

УДК 582.929.4:574.3

Онтогенез *Salvia scabiosifolia* Lam. в фитоценозах Предгорного Крыма

Вахрушева Л. П., Заднепровская Е. В.

Крымский федеральный университет имени В. И. Вернадского
Симферополь, Республика Крым, Россия
vakhhl@inbox.ru, light.midnight1994@gmail.com

Выявлены признаки дифференциации особей *Salvia scabiosifolia* Lam. в прегенеративной фазе онтогенеза (количество и длина листьев, степень дифференциации листовой пластинки), которые позволили подразделить растения на возрастные состояния j, im (молодые и взрослые) и v. В ювенильном возрастном состоянии происходит дифференциация листовой пластинки с преобразованием ее из цельной в перисторассеченную. Установлена поливариантность морфологических признаков, возникающая в im и v возрастных состояниях, при развитии растений на склонах крутизной 40–50°. Приводится схема полного онтогенеза вида. Установлено, что онтогенез *Salvia scabiosifolia* протекает в течение 34–35 лет, является неполным, поскольку в изученных природных популяциях отсутствуют проростки. По комплексу признаков, установленных в естественных и лабораторных условиях, он дифференцируется на 4 периода: латентный, прегенеративный, генеративный и сенильный и включает 10 возрастных состояний.

Ключевые слова: *Salvia scabiosifolia*, морфологические критерии, возрастные состояния, поливариантность, фитоценоз, онтогенез, ценопопуляция, Крым.

ВВЕДЕНИЕ

Концепция комплексного изучения охраняемых видов предполагает использование полного арсенала ботанических и экологических методов исследований. Для ее реализации необходим анализ жизненных форм, особенностей морфогенеза особей, гендерной, онтогенетической, виталитетной структуры популяций и др. (Злобин, 2013). Поскольку к настоящему времени отсутствуют полные сведения о разнообразных признаках структуры популяций и ходе онтогенеза большинства видов, вошедших в Красную книгу Республики Крым (2015), наши исследования направлены на ликвидацию этого досадного зоологического пробела (Вахрушева, Абдулганиева, 2015; Вахрушева, Левина, 2017 и др.). Не вызывает сомнения тот факт, что преамбулой к исследованию популяций всегда является получение данных о комплексе признаков, характеризующих различные возрастные состояния вида, поскольку их знание – необходимое условие для выявления возрастной структуры популяций редких растений. Ранее авторами (Вахрушева, Заднепровская, 2016; 2017) были установлены особенности пространственной, виталитетной и возрастной структур ценопопуляций шалфея скабиозолистного, а также изучены критерии, лежащие в основе дифференциации растений генеративного возраста, на фазы g₁, g₂, g₃ и отмечены признаки сенильных особей вида, поэтому в настоящем сообщении остановимся на раскрытии характеристик прегенеративных возрастных состояний особей *Salvia scabiosifolia* и выяснении хода его онтогенеза.

Цель исследования – выявить критерии, дифференцирующие прегенеративную группу особей *Salvia scabiosifolia* на проростки, ювенильные, имматурные и виргинильные растения, а также построение схемы онтогенетического развития вида от проростков до сенильных особей с использованием данных, полученных в настоящем исследовании и в предыдущие годы наблюдений (2016–2017 гг.).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объектом исследования является *Salvia scabiosifolia* – вид, занесенный в Красную книгу Республики Крым. Природоохранный статус – «редкий» (Красная книга..., 2015). Фитоценотически популяции приурочены к петрофитным степям и фриганоидным сообществам сухих мергелистых склонов рекреационно используемых местообитаний, вследствие чего страдают от высокой антропогенной нагрузки. Шалфей скабиозолистный – полукустарник высотой 20–60 см (Голубев, 1996). Листья перисторассеченные, с линейными долями; венчик беловатый, с голубоватым (Флора СССР..., 1954; Определитель..., 1972; Флора Европейской..., 1978) или с лиловым крапчатым рисунком (Красная книга..., 2015).

Фитоценозы, в которых производилось изучение вида, относятся к ассоциациям *Stipeto-Festucetum salvinoso-zerosum* и *Elytrigieto-Agropyretum salvinoso-stiposum* (Вахрушева, Заднепровская, 2016а; 2016б). Поиск и анализ морфолого-биологических признаков возрастных состояний *Salvia scabiosifolia* осуществлялся по общепринятым методикам (Работнов, 1950; Уранов, 1975).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Исследованные фитоценозы локализованы на мергелистых и щебнисто-известняковых экотопах Крымского предгорья в Белогорском и Симферопольском районах. Возрастные спектры ценопопуляций *Salvia scabiosifolia*, полученные ранее, оказались неполночленными, так как в них отсутствовали проростки и ювенильные особи. Была установлена причина такой неполночленности: 90 % семян шалфея скабиозолистного были поражены личинками насекомого-фитофага *Eurytoma infracta* Maug (Зерова, 2010; Вахрушева, Заднепровская, 2016; 2017).

Проращивание растения из семян в лабораторных условиях позволило установить признаки проростков (неопубликованные данные А. В. Омельченко, Е. В. Заднепровской), а наши наблюдения в природных популяциях дали возможность выявить дальнейшее развитие растений *Salvia scabiosifolia* в естественных условиях произрастания.

Латентный период (se) – семена шалфея скабиозолистного черные (реже коричневые), округлые, длиной до 3–4 мм, шириной до 3 мм.

Прегенеративный период.

Проростки (р). Многочисленные попытки проращивания семян шалфея скабиозолистного (с различными вариациями стандартной методики) позволили получить лишь три экземпляра проростков, однако для дальнейшего развития они оказались не жизнеспособными, так как при пересадке в грунт вскоре погибали. Схематически растение на стадии проростка изображено на рисунке 1. В данной стадии растение находится один год (в случае подземного прорастания – два года). Максимальная высота, до которой выросли особи в лабораторных условиях, – 1,5 см. Семядольные листья округлые, цельнокрайние, имеющие диаметр около 0,3 см и хорошо выраженный (0,5 см) черешок. Стебель, семядольные листья и зачатки следующей пары листьев имеют выраженное опушение.

Ювенильное возрастное состояние (j). Ювенильные растения достигают в высоту до 5 см. Количество листьев увеличивается до 2–7 штук. Длина листа варьирует от 0,5 до 2,5 см. Количество долей листа последовательно увеличивается от 2 до 10. Именно в ювенильном возрастном состоянии в первый же вегетационный период начинается активная дифференциация листовой пластинки. В частности, первая пара листьев, следующая за семядольными, имеет яйцевидную форму (до 1,5 см длиной), сохраняет цельный край, развивает черешки до 1 см длины (рис. 2а).



Рис. 1. Растение *Salvia scabiosifolia* на стадии проростка



Рис. 2. Развитие и дифференциация листовой пластинки *Salvia scabiosifolia* в ювенильной (j) стадии

Следующая пара характеризуется тройчатосложным рассечением, причем непарная доля – яйцевидная, а парные – линейно-ланцетные, симметричные, сидящие непосредственно у основания верхней доли (рис. 2b). У третьей пары листьев уже имеется две пары линейно-ланцетных долей, но доли правой и левой сторон, как правило, по точке прикрепления слегка смещены относительно друг друга, а верхняя доля становится остроконечной (рис. 2c). Помимо сложной дифференциации листьев, происходит обильное ветвление корневой системы за счет образования боковых корней, преимущественно 2-го порядка (рис. 3a)¹. Рубцы на стебле зафиксированы в количестве 4–8 штук.

Далее растение переходит в зрелое ювенильное состояние (рис. 3b). В этом возрасте происходит дальнейшее увеличение числа боковых долей листа (6–10) при сохранении асимметричности по их расположению на оси, количеству и смещению относительно друг друга по точке прикрепления (рис. 2d и 2e). Количество листьев у зрелой ювенильной особи может достигать 5–7. Количество рубцов от прошлогодних листьев – 8–20.

Характерно дальнейшее утолщение и обильное ветвление корневой системы за счет образования боковых корней 2-го и 3-го порядков (рис. 3). Эпи- и гипокотиль проявляют выраженную тенденцию к формированию прямого угла относительно друг друга (рис. 3b).

В ювенильном возрасте растение пребывает 2–3 года. За вегетационный период первого ювенильного года проходит дифференциация листа (в фазе j₁); во второй год, при условии достаточного количества влаги, растение переходит в стадию j₂, но в засушливые сезоны это или происходит на 3-й год, или растение гибнет.

¹ Структура подземных органов изучалась с соблюдением правил биологической этики: исследовались экземпляры, находящиеся на контакте с тропами и дорогами или вымытые из почвы после ливневых дождей.

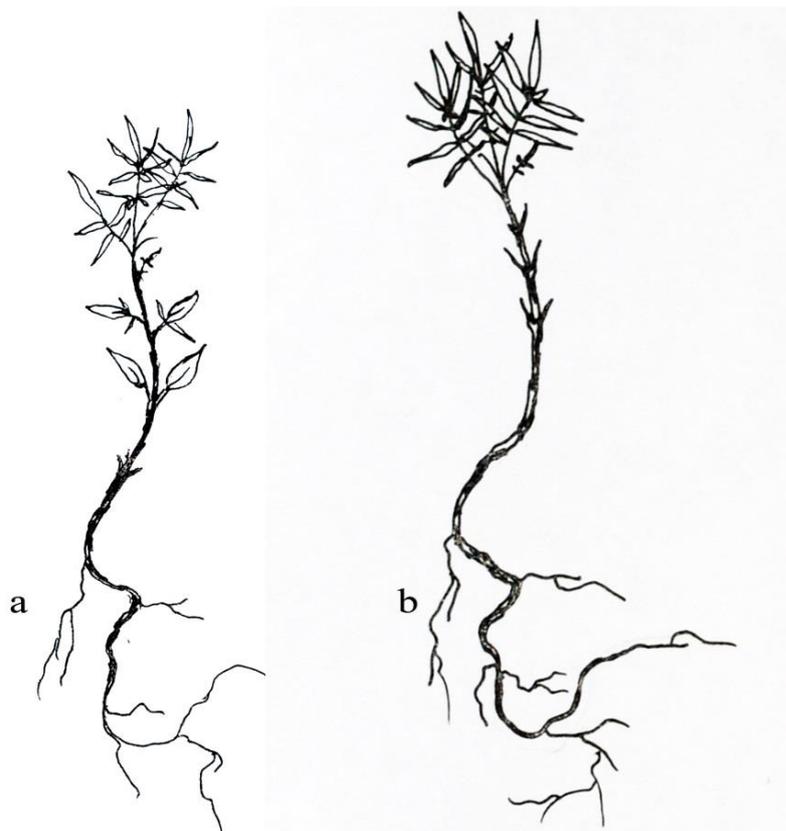


Рис. 3. Ювенильная молодая (а) и зрелая (б) стадии развития *Salvia scabiosifolia*

Имматурное возрастное состояние (im). Растения в имматурной фазе онтогенеза заметно увеличиваются в высоту – до 17 см; одновременно происходит увеличение длины листьев, количества долей (сегментов) листа и рубцов на стебле от листьев предыдущих лет. На этой стадии начинается ветвление надземных частей, вследствие чего дополнительно к главной оси формируется обычно 1, редко две оси (рис. 4). Характерная черта – появление у листовых пластинок долей 2-го порядка, а также общее увеличение их количества за счет того, что в одной мутовке формируются не две доли листа, как у ювенильных растений, а четыре. Оказалось также, что увеличение количества долей идет в направлении сверху вниз, то есть базипетально.

Благодаря четким отличиям растения данного возрастного состояния, на наш взгляд, следует дифференцировать на имматурные молодые растения (im₁) и имматурные зрелые (im₂).

Для im₁ характерно: количество листьев – 7–12, длина листа – 2,2–5,0 см. Количество долей листа – 10–17. Количество рубцов на стебле – 15–23. Эпи- и гипокотиль располагаются под тупым углом друг к другу.

Растения im₂ отличаются большими значениями метрических показателей. Количество листьев – 13(12)–17 штук; количество долей листа – до 17(15)–25. Длина листа – 4,5–6,5 см. Высота растений – 15–17 см. Эпи- и гипокотиль располагаются относительно друг друга почти под прямым углом (рис. 4b). Развитие имматурных растений протекает в течение 3–4 лет.

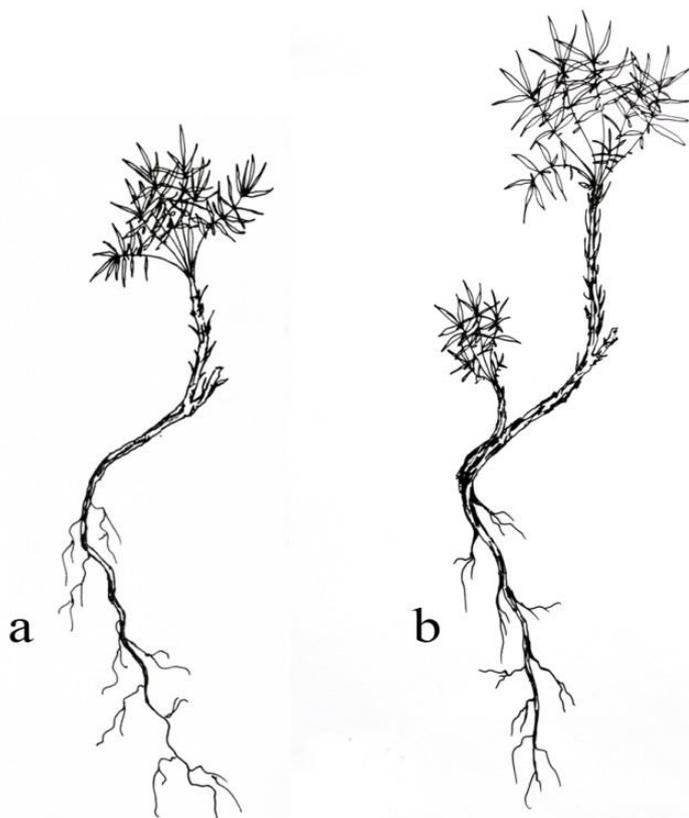


Рис. 4. Имматурная стадии развития *Salvia scabiosifolia*
а – имматурные молодые; б – имматурные зрелые.

Виргинильное возрастное состояние (v). Растения внешне напоминают особи возраста g_1 , но не формируют генеративных побегов. Число вегетативных побегов – 3 и более. Длина листовой пластинки – 6,5–7,0 см. Количество долей листа до 23–25; число листьев – до 30. Высота растения – 25–35 см. Число отмерших листьев варьирует от 17 до 35 штук. Длительность виргинильной стадии составляет 3–4 года (иногда задерживается до 5 лет).

В том случае, если популяции произрастают на участках фитоценозов с практически равнинным микрорельефом или имеющим незначительный уклон, то в виргинильном возрасте у растений сохраняется в большей или меньшей степени изогнутый эпикотиль, появившийся еще в имматурном состоянии (рис. 4 и 5).

В случае произрастания растений шалфея на сильно осыпающихся склонах или имеющих уклон 40° и более, у имматурных растений появляется тенденция к образованию плагитропных участков стебля (рис. 6а). У виргинильных растений базальные части нижних ветвей становятся слегка полегающими или практически плагитропными, расположенными параллельно склону, и они нередко оказываются погребенными под осыпающимся щебенчатым материалом, за исключением верхушечной части, где располагаются зеленые листья (рис. 6б).

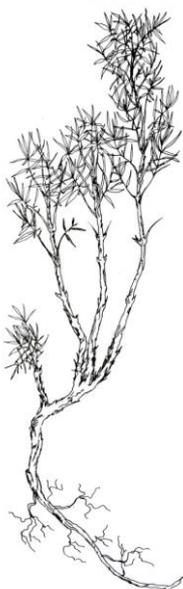


Рис. 5. Виргинильная стадии развития *Salvia scabiosifolia*

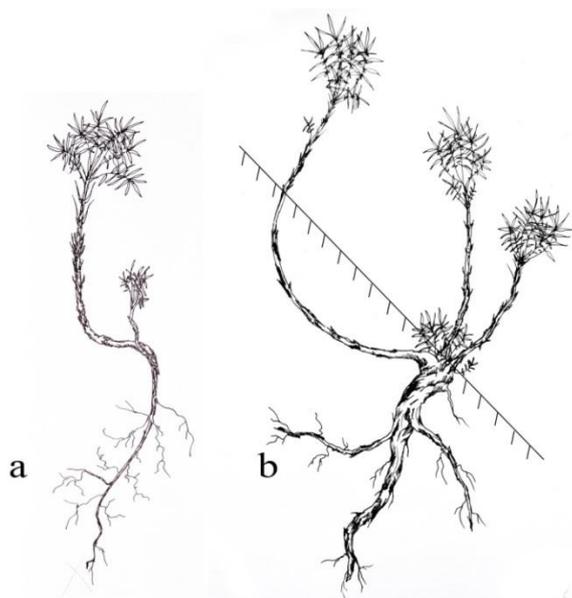


Рис. 6. Схема поливариантного развития особей *Salvia scabiosifolia*
а – имматурное возрастное состояние; б – виргинильное возрастное состояние.

Кроме того, в случае такого поливариантного развития, обусловленного особенностями рельефа, у виргинильных растений (рис. 7) начинают формироваться ксилоризомы (Биоморфология..., 2005), способствующие более надежному закреплению растений на динамичном грунте осыпных склонов, что является дополнительным морфо-биологическим приспособлением к подобным экотопам.

За счет осыпных склоновых процессов растение вместе с осыпавшимся грунтом смещается вниз, стержневой корень теряет строгую вертикальность, изгибается, а кончик корня оказывается на одном уровне с рядом расположенным ксилоризомом и надземным побегом (рис. 7). Это имеет место на склонах крутизной 40–50°.



Рис. 7. Сместившееся виргинильное растение, образующее ксилоризом на склоне крутизной 50°

Прегенеративный период *Salvia scabiosifolia* длится 10–11 лет. В генеративном периоде развития растение может находиться от 5 до 18 лет (Вахрушева, Заднепровская, 2017). В сенильном возрастном состоянии оно пребывает еще 2–3 года, но (в зависимости от погодных условий) может потерять все жизнеспособные побеги в течение первого года старения.

Общая продолжительность онтогенеза, таким образом, – около 34–35 лет. Полная схема жизненного цикла представлена на рисунке 8.

ВЫВОДЫ

1. Основными критериями прегенеративных возрастных состояний для *Salvia scabiosifolia* являются: количество листьев, их длина, степень рассечения листовой пластинки; дополнительными – взаимное расположение эпи- и гипокотилия, степень ветвления надземной и подземной частей. В ювенильном возрастном состоянии происходит дифференциация листовой пластинки с преобразованием ее из цельной в перисторассеченную.

2. Онтогенез *Salvia scabiosifolia* в изученных природных популяциях неполный, так как отсутствуют проростки, но по комплексу признаков, установленных в естественных и лабораторных условиях, он дифференцируется на 4 периода (латентный, прегенеративный, генеративный и сенильный) и включает 10 возрастных состояний.

3. Результатом адаптации вида к рельефу экотопа является реализация в онтогенезе механизмов нормального и поливариантного морфологического развития.

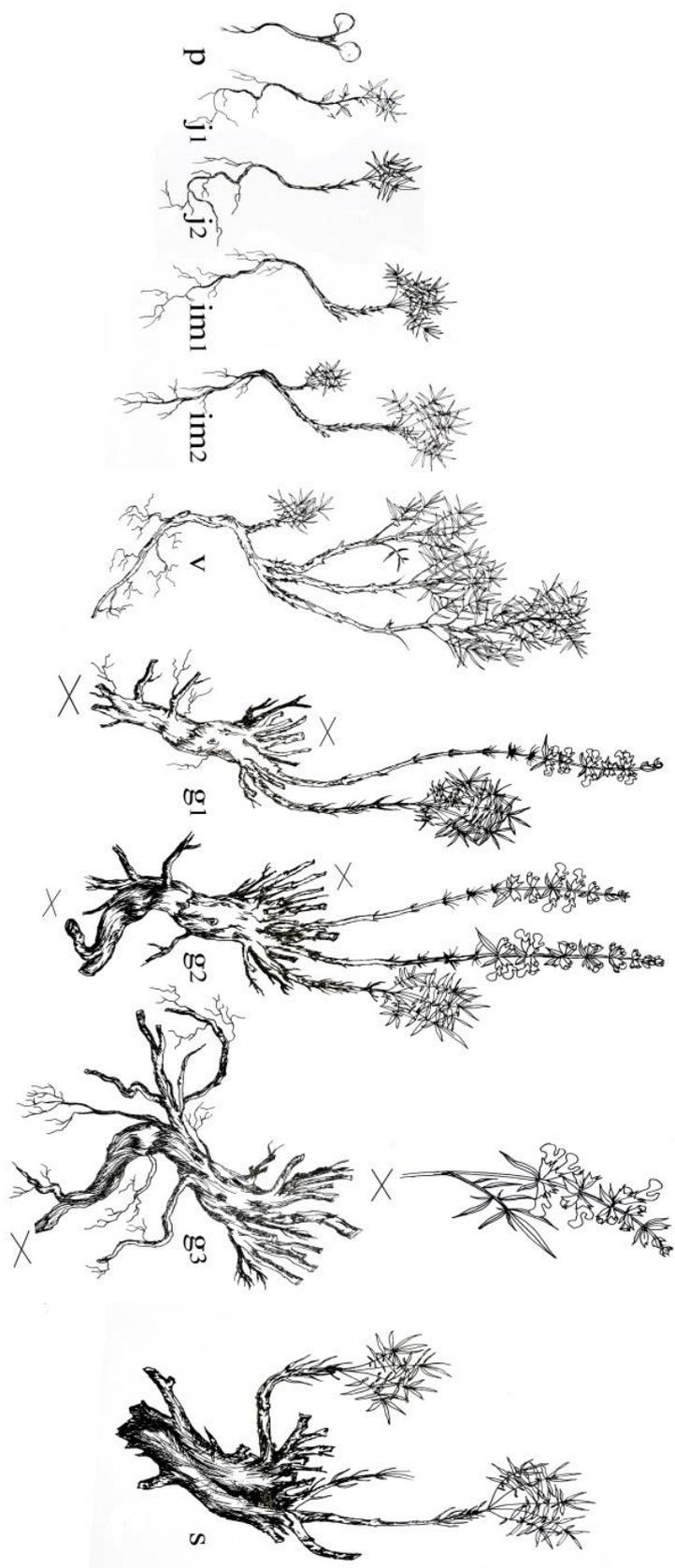


Рис. 8. Схема онтогенеза *Salvia scabiosifolia*

Список литературы

- Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие / [Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А.]. – Изд. 2-е, испр. и доп. – М., 2005. – 256 с.
- Вахрушева Л. П., Абдулганиева Э. Ф. Анатомические и некоторые биологические особенности *Verbascum pinnatifidum* (Scrophulariaceae) // Ботанический вестник Северного Кавказа, – 2015. – № 1. – С. 17–22
- Вахрушева Л. П., Заднепровская Е. В. Фитоценотическая приуроченность и пространственная структура особей ценопопуляций *Salvia scabiosifolia* Lam. // Заповедники Крыма – 2016а: Материалы VIII Международной научно-практической конференции, посвященной 100-летию системы ООПТ в России (Симферополь, 28-30 апреля 2016 г.). – Симферополь. – 2016а. – С. 182–184.
- Вахрушева Л. П., Заднепровская Е. В. Состояние ценопопуляций *Salvia scabiosifolia* Lam. в фитоценозах Предгорного Крыма // Перспективы науки – 2016б: Сборник докладов IV Международного конкурса научно-исследовательских работ (10 октября 2016 года). Т. III (Естественные и технические науки). – Казань: ООО «Рокета Союз», 2016б. – С. 25–29.
- Вахрушева Л. П., Заднепровская Е. В. Морфологическая дифференциация особей *Salvia scabiosifolia* Lam. на возрастные состояния в генеративной фазе развития // Актуальные проблемы ботаники и охраны природы: сб. науч. статей Междунар. науч.-практич. конф., посвящ. 150-летию со дня рождения профессора Г. Ф. Морозова (г. Симферополь, 28–30 ноября 2017 г. / под ред. С. Ф. Котова. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2017. – С. 40–44.
- Вахрушева Л. П., Левина Т. З. Пространственная структура популяций *Ophris oestriifera* M. Vieb. в сообществах северного и южного макросклонов Крымских гор // Ученые записки КФУ им. В. И. Вернадского. Биология. Химия. – 2017. – Т. 3 (69), № 1. – С. 32–41.
- Голубев В. Н. Биологическая флора Крыма. – 2-е изд. – Ялта: ГНБС, 1996. – 86 с.
- Заднепровская Е. В. Виталитетная структура ценопопуляций *Salvia scabiosifolia* Lam. в фитоценозах Предгорного Крыма // Дни науки КФУ им. В. И. Вернадского: Сборник тезисов участников II науч. конф. (Симферополь, 24–28 октября 2016). – Симферополь, 2016. – Т. 7. – С. 505–506.
- Зерова М. Д. Палеарктические виды рода *Eurytoma* (Hymenoptera, Chalcidoidea, Eurytomidae): морфобиологический анализ, трофические связи, таблица для определения // Вестник зоологии. – 2010. – № 24. – 203 с.
- Злобин Ю. А., Скляр В. Г., Клименко А. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения: монография // Сумы: Университетская книга, 2013. – 439 с.
- Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / [отв. ред. А. В. Ена, А. В. Фатерыга]. – Симферополь: АРИАЛ, 2015. – 480 с.
- Определитель высших растений Крыма / [ред. Н. И. Рубцов]. – Л.: Наука, 1972. – 550 с.
- Работнов Т. А. Вопросы изучения состава ценопопуляций для целей фитоценологии // Проблемы ботаники. – 1950. – Вып. I. – С. 465–483.
- Уранов А. А. Волновой спектр ценопопуляции как функция времени и энергетических процессов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7–34.
- Флора Европейской части СССР. Т. 3 / [ред. А. А. Федоров]. – Л.: Наука, 1978. – 259 с.
- Флора СССР. Т. 21 / [ред. В. Л. Комаров]. – М.: Изд-во АН СССР, 1954. – 704 с.

Vakhrusheva L. P., Zadneprovskaya E. V. Ontogenesis of *Salvia scabiosifolia* Lam. in the phytocoenoses of the Crimean Foothill // Ekosistemy. 2018. Iss. 14 (44). P. 42–50.

The differentiation criterion of *Salvia scabiosifolia* Lam. in the pregenerative phase of ontogenesis (the number and length of leaves, the degree of differentiation of the leaf blade) revealed. It criterions made the possibility to subdivide plants into age states j, im (young and adults) and v. A differentiation of the leaf blade with the transformation from of the whole plate into a pinnately divided plate occurs in the juvenile age state. The polyvariance of morphological signs for im and v age states is established, if plant development on the slopes 40–50° steep. The scheme of complete ontogenesis of the species is given. It has been established that the ontogenesis of *Salvia scabiosifolia* occurs within 34–35 years. It is incomplete, since seedlings are lacking in the studied natural populations. According to a set of characteristics established in natural and laboratory conditions, it is differentiated into 4 periods: latent, regenerative, generative and senile and consist of 10 age state of this species.

Key words: *Salvia scabiosifolia*, morphological criterion, age states, polyvariance, phytocoenosis, ontogenesis, coenopopulation, Crimea.

Поступила в редакцию 10.01.2018