

УДК 581.44

ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА *SOLANUM DULCAMARA* (*SOLANACEAE*) В РАЗНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ

И.А. Журавлёва, Н.П. Савиных

Вятский государственный гуманитарный университет, Киров

Дана морфологическая, таксономическая, географическая и экологическая характеристика *Solanum dulcamara* L. В пределах одной из жизненных форм в зависимости от условий произрастания выделены 3 экобиоморфы: прямостоячий полукустарник, стелющийся полукустарник и стелющийся кустарник. Охарактеризованы условия произрастания каждой экобиоморфы (наземные, прибрежно-водные и водные). Описаны корневая и побеговая системы, выделены типы монокарпических побегов, слагающих симподиальную ось, определено их структурно-функциональное зонирование. Дана характеристика экобиоморф и показана зависимость их распространения от условий произрастания. По шкалам Д.Н. Цыганова уточнен диапазон для данного вида (до 23 баллов по шкале увлажнения почв).

Ключевые слова: жизненная форма, *Solanum dulcamara*, экологические условия, экобиоморфа, монокарпический побег, симподиальная ось, структурно-функциональное зонирование, полукустарник, кустарник.

Введение. Понятие «жизненная форма» (*Lebensform*) как меру приспособленности растения к экологическим условиям – «форма, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни, от колыбели до гроба, от семени до отмирания» ввёл Е. Warming в 1884 г. [22]. Ко второй половине XX в. жизненные формы (биоморфы) становятся важным объектом исследований ботаников и широко рассматриваются в работах И.Г. Серебрякова, его учеников, соратников и последователей. Эти исследования позволили добавить к классическому определению ритмологический и исторический аспекты: «жизненная форма – это габитус, связанный с ритмом развития и приспособленный к современным и прошлым условиям среды» [15].

Уже в работах И.Г. Серебрякова [13; 14] показано существование особей одного вида в разных условиях среды в виде различных жизненных форм. При перенесении взрослого растения в другие условия также возможно изменение биоморфы. С этого времени изучение разнообразия жизненных форм одного вида в разных условиях произрастания становится важным в эколого-эволюционном аспекте. Она способствует выявлению путей структурно-функциональных адаптаций организмов, которые, возникнув первоначально как

экологическая модификация («фенокопия»), затем сменяются генетически закреплённой формой («генокопией»).

Настоящая работа посвящена характеристике вариантов одной из жизненных форм паслёна сладко-горького в разных экологических условиях.

Паслён сладко-горький (*Solanum dulcamara* L.) относится к семейству *Solanaceae* Juss., подроду *Solanum*, секции *Dulcamara* (Dun.) Bitter. Естественный ареал охватывает всю Европу и часть Западной Сибири. Как заносное растение он встречается в Предкавказье, Средней Азии и Северной Америке, где местами натурализовался [7].

Отмечена широкая экологическая валентность вида по шкалам Д.Н. Цыганова [6]: $K_n=0,73$; $L_c=0,89$; $R_c=0,85$; $T_m=0,47$; $O_m=0,53$; $C_r=0,47$; $H_d=0,48$; $N_t=0,46$; $T_r=0,37$; $I_t=0,58$). Она обеспечивает значительный его полиморфизм, что проявляется в высокой вариабельности как отдельных структур, так и жизненной формы в целом. В зависимости от условий произрастания растение представлено несколькими экобиоморфами, под которыми мы вслед за Е.М. Лавренко [3] понимаем экологически обусловленные формы вида.

Материал и методика. Исследование основано на материалах собственных сборов в Кировской (2009–2010 гг.) и Ярославской (2010 г.) областях, изучении фондов гербарной коллекции ВятГГУ и гербариев LE, МНА, SYKO, IBIW, ТК, NS, NSK, MWV, MOSP и SYKT. Всего просмотрено более трех тысяч отдельных побегов и побеговых систем.

Структура побеговых систем *S. dulcamara* изучена сравнительно-морфологическим методом [10; 11]. Структурно-функциональные зоны побегов определены исходя из представлений W. Troll [23] с последующими дополнениями [2; 4; 5; 8; 17; 19]; структурно-функциональные зоны осей выделены вслед за Н. П. Савиных [9] и ее последователями [1; 6]; модель побегообразования описана по Т.И. Серебряковой [16; 18], жизненная форма – в соответствии с представлениями И.Г. Серебрякова [14].

Результаты и обсуждение.

Solanum dulcamara – полегающее вегетативно-подвижное поликарпическое длиннокорневищное многолетнее растение с симподиально нарастающими и одревесневающими осями, состоящими из серии монокарпических побегов. Он характеризуется акросимподиальной длиннопобеговой моделью побегообразования, нормальной полной морфологической дезинтеграцией.

S. dulcamara произрастает в разных экологических условиях – наземных, прибрежно-водных и водных. В результате адаптации к ним видоизменяется в первую очередь габитус растения, формируется определенная экобиоморфа.

Экобиоморфа 1 (Э₁)

В наземных условиях взрослое целостное растение *S. dulcamara* имеет подземную и надземную части. Подземная включает корневую и часть побеговой системы, надземная – другую часть побеговой системы. Корневая система представлена неветвящимися узловыми и внеузловыми стеблеродными придаточными корнями длиной до 20 см. Они образуются в год формирования побега только при его полегании на влажный субстрат, и выполняют функцию закрепления, поглощения воды и минеральных веществ. Подземная часть побеговой системы представлена эпигеогенным корневищем из остатков резидов надземных побегов, пассивно погружающихся в почву в результате засыпания грунтом. Резид остается живым как минимум 3–4 года, а затем отмирает с проксимального конца.

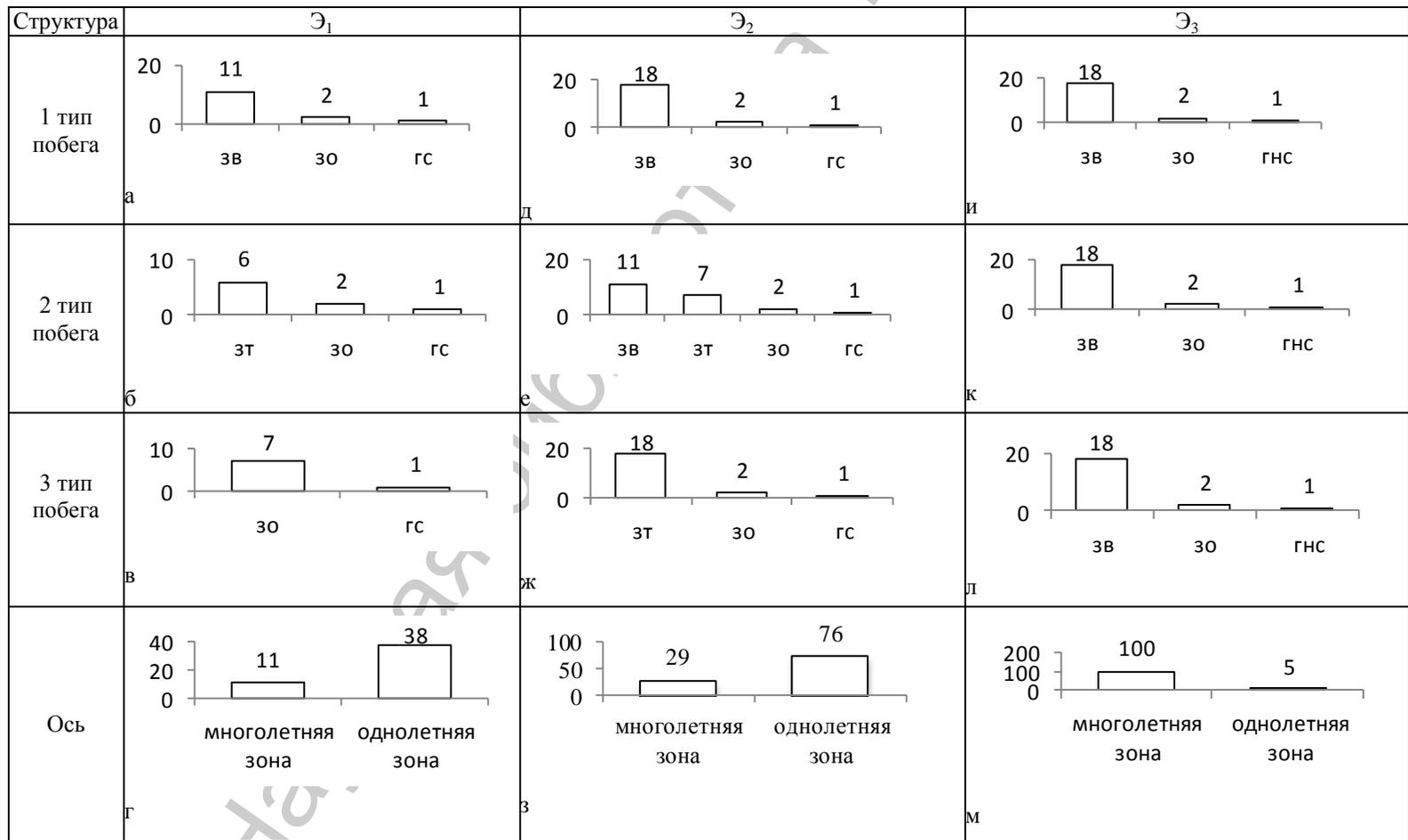
Надземная часть побеговой системы образована непогрузившимися в грунт резидами и побегами текущего года, среди которых мы выделили 3 типа структурно отличающихся монокарпических побегов.

1 тип – моноциклические ортотропные, лежащие основанием побеги, развивающиеся из почек регулярного возобновления (побеги условно 1-го порядка ветвления). Они включают до 14 метамеров с длинными междоузлиями, узлами с листьями разного типа (катафиллы, паракатафиллы, листья срединной формации) и пазушными почками. Заканчиваются они терминальным соцветием – эбрактеозной двойной кистью. В процессе роста под своей тяжестью побеги полегают основанием, укореняются, одревесневают. Зимой часть их отмирает. В состав многолетнего тела растения включаются базальный и средний укоренённые участки с почками возобновления.

2 тип – моноциклические ортотропные побеги, развивающиеся из верхних почек обогащения на приростах текущего года (побеги 2–4-го порядков ветвления). В отличие от побегов первого типа, они силлептические, состоят из 5–7 метамеров с листьями срединной формации, не полегают, не укореняются и полностью отмирают зимой.

3 тип – моноциклические ортотропные побеги, развивающиеся из верхних пазушных почек на последних приростах текущего года (побеги последнего 5-го порядка ветвления). Эти побеги представлены 4–5 метамерами, все пазушные почки которых трогаются в рост в текущем году. Зимой такие побеги полностью отмирают.

У каждого типа монокарпических побегов мы выделили структурно-функциональные зоны, представленные диаграммами (рисунок а, б, в), где цифрами показано число метамеров зоны. Главное соцветие (ГС) условно представлено как один метамер. Зона возобновления (ЗВ) развита только у побега 1-го порядка. В основании побега следующего порядка – зона торможения (ЗТ). Зона обогащения (ЗО) представлена всегда. У побега последнего порядка она максимально велика из-за развития всех пазушных почек.



Р и с у н о к. Структурно-функциональное зонирование побегов и осей разных экобиоморф

Перечисленные выше монокарпические побеги составляют симподиально нарастающую ось с 4–5 последовательно зацветающими соцветиями. В структуре растения она выступает как целостная единица, подобная настоящему монокарпическому побегу, поэтому мы, вслед за Н.П. Савиных [9], впервые выделившей структурно-функциональные зоны у моноподиально нарастающей оси, считаем возможным описать такие зоны и у оси, нарастающей симподиально. При характеристике жизненной формы необходимо учитывать долю сохраняющейся (многолетней) и отмирающей (однолетней) части, их функциональное значение. Мы выделяем многолетнюю вегетативную зону из 11 метамеров и однолетнюю вегетативно-генеративную зону из 38 метамеров (рисунок г). Учитывая структуру побегов и габитуальные особенности растения мы относим экобиоморфу 1 в соответствии с классификацией жизненных форм И.Г. Серебрякова [13; 14] к прямостоячим полукустарникам.

Таким образом, *S. dulcamara* в наземных условиях – вегетативно-подвижный явнополицентрический поликарпический прямостоячий полукустарник с симподиально нарастающими одревесневающими и полегающими основанием осями, формирующимися по акросимподиальной длиннопобеговой модели побегообразования, с нормальной полной морфологической дезинтеграцией.

Экобиоморфа 2 (Э₂)

В прибрежно-водных условиях целостное растение представлено грунтовой и надгрунтовой частями (водной и воздушной). Грунтовая и надгрунтовая водная части также состоят из корневой и побеговой систем; надгрунтовая воздушная – только из побеговой. Корневая система образована придаточными корнями двух типов: 1) корни первого порядка ветвления развиваются на побеге в год его формирования и весной следующего года, то есть являются стеблеродными; 2) корни второго и больших порядков ветвления развиваются в следующий год эндогенно, формируя сложную бахромчатую систему.

Придаточные корни первого типа длиной до 30 см в толще воды имеют зеленую окраску, и вероятно, выполняют функцию фотосинтеза, при продвижении в грунт теряют хлорофилл и ветвятся. Корни второго типа не имеют хлорофилла, обильно ветвятся. И те, и другие в первую очередь выполняют функцию дыхания и поглощения минеральных веществ, и в меньшей степени служат для закрепления растения в грунте.

Грунтовая часть побеговой системы, как и у экобиоморфы 1, представлена эпигеогенным корневищем из системы резидов. Однако под влиянием активных процессов гниения в воде, резид обычно разрушается по истечении 2–3 лет. Надгрунтовая часть (водная и воздушная) образована непогрузившимися резидами и побегами

текущего года, среди которых нами выделено 2 типа монокарпических побегов.

1 тип – подобен 1-му типу монокарпических побегов экобиоморфы 1, но содержит 20 и более метамеров. Их части, развивающиеся в воде, образуют придаточные корни, теряют листья и зимуют. Части побегов, выходящие на сушу, образуют мощный фотосинтезирующий аппарат, не укореняются, зимой чаще всего полностью сохраняются с почками регулярного возобновления под слоем отмершей травы и снежного покрова.

2 тип – моноциклические ортотропные побеги, развивающиеся из верхних почек обогащения на приростах текущего года (побеги 2-го порядка ветвления). Как и побеги первого типа, они состоят примерно из 20 метамеров, но с листьями срединной формации. Эти побеги развиваются на суше, лежат за исключением верхушки, не укореняются и частично сохраняются в зимний период.

3 тип – подобен 2-му типу монокарпических побегов экобиоморфы 2. Это побеги 3–5-го порядков ветвления, чаще полностью отмирающие зимой.

Структурно-функциональное зонирование данных побегов специфично (рисунок д, е, ж). Здесь 1-ый тип побегов подобен 1-му типу побегов экобиоморфы 1, отличается лишь числом метамеров зоны возобновления. Далее у побегов 2-го типа выделяется зона торможения, которая у побегов 3-го типа полностью вытесняет зону возобновления.

Монокарпические побеги слагают симподиально нарастающую ось, у которой выделена многолетняя вегетативная и однолетняя вегетативно-генеративная зоны (рисунок з). Соотношение числа метамеров многолетней зоны к однолетней – 29 к 76. Учитывая способ нарастания, характер зонирования побегов и другие особенности растения, мы считаем, что экобиоморфа 2 является по системе жизненных форм И.Г. Серебрякова [13; 14] стелющимся полукустарником.

Таким образом, в прибрежно-водных условиях *S. dulcamara* существует в виде вегетативно-малоподвижного [20] неявнополицентрического поликарпического стелющегося полукустарника с симподиально нарастающими одревесневающими и лежащими основанием осями, которые формируются по акросимподиальной длиннопобеговой модели побегообразования, с нормальной полной морфологической дезинтеграцией.

Экобиоморфа 3 (Э₃)

В водных условиях целостное растение *S. dulcamara* представлено грунтовой и надгрунтовой частями (водной и воздушной). Строение этих частей почти аналогично строению описанного выше стелющегося полукустарника. Отличается большими размерами погруженной части побеговой системы; на поверхность выходят лишь

верхушки побегов каждого порядка ветвления. В связи с этим у растения хорошо развиты корни первого и второго типов; побеги этой формы теряют листья, не цветут и не плодоносят: вероятно, из-за низких температур соцветие закладывается, но развивается только до фазы бутонизации, и в таком виде отмирает. Такие побеги мы предлагаем называть квазигенеративными, понимая их как промежуточный тип между скрытогенеративными, описанными И.Г. Серебряковым [12], которые «несут на своем конусе нарастания зачаточное заложённое соцветие, но никогда его не раскрывают», и настоящими генеративными, которые нормально цветут. Несмотря на вышесказанное, у Э₃ также развивается 3 типа побегов.

1 тип – подобен 1-му типу монокарпических побегов экобиоморфы 2. Отличаются они образованием почти у всех метамеров в узлах и на междоузлиях придаточных корней. Такие побеги теряют листья, не цветут, полностью сохраняются в неблагоприятный период в толще воды.

2 тип – подобен 1-му типу монокарпических побегов экобиоморфы 3. Они развиваются из почек, расположенных в воде, выходят на поверхность, лежат под собственной тяжестью, погружаются в толщу воды и теряют листья. Как и побег 1 типа, в конце вегетационного периода полностью сохраняется.

3 тип – в отличие от предыдущих моноциклических побегов данный тип представлен дициклическими ортотропными побегами, развивающимися из верхних пазушных почек на приростах текущего года в воздушной и водной среде (побеги условно 5-го порядка ветвления). В первый год формируется вегетативная часть побега с верхушечной почкой, а во второй – дополнительно закладывается соцветие.

У этих типов побегов мы также выделили структурно-функциональные зоны (рисунок и, к, л). Благодаря постоянству водной среды функционально и структурно побеги одинаковы, причем участки с зоной возобновления занимают не менее $\frac{3}{4}$ объема всей побеговой системы. Здесь мы видим явное сходство с 1-м типом побегов экобиоморфы 1 и 2. Вероятно, их структурное сходство связано с стабильностью среды, так как наземный побег полегает, укореняется, может пассивно заноситься почвой и опадом, зимует под слоем снега, то есть условия достаточно постоянны, как и в водной среде. В данном случае целесообразнее, на наш взгляд, говорить о рассеянном ветвлении, так как почки возобновления трогаются в рост хаотично.

Как и у остальных экобиоморф эти побеги также составляют симподиально нарастающую ось с многолетней вегетативной и однолетней вегетативно-генеративной зонами (рисунок м), соотношение которых 100 к 5, то есть здесь отмирают только соцветия. Мы считаем, что экобиоморфа 3 по классификации жизненных форм

И.Г. Серебрякова [13; 14] представляет стелющийся кустарник.

Таким образом, в водных условиях *S. dulcamara* по стратегии побегообразования – вегетативно-подвижный ацентрический поликарпический стелющийся кустарник с симподиально нарастающими одревесневающими полегающими основанием осями, формирующимися по акросимподиальной длинопобеговой модели побегообразования, с нормальной полной морфологической дезинтеграцией.

Таким образом, *S. dulcamara* в разных экологических условиях реализует различные стратегии побегообразования древесных и полудревесных растений – прямостоячего полукустарника (в наземных условиях), стелющегося полукустарника (в прибрежно-водных условиях), стелющегося кустарника (в водных условиях). Растение сочетает в себе признаки травянистых (укоренение в год формирования побега) и древесных (одревеснение побегов и вхождение их в состав многолетней побеговой системы) форм, являясь промежуточной биоморфой. Вслед за Т.И. Серебряковой мы считаем, что «характер отмирания побегов и корней, соотношение отмирающих и остающихся частей, имеют решающее значение для определения жизненных форм, особенно полудревесных...» [15]. Кроме того, *S. dulcamara* существует в наземных условиях еще и в форме одревесневающей лианы. Образование воздушных корней таких растений – адаптация к повышенной влажности воздуха и почвы. Они выполняют функцию дыхательных корней. Вероятно, основной жизненной формой *S. dulcamara* является именно лиана, которая способна образовывать придаточные корни во влажных условиях. Эта особенность дала возможность растению развиваться как в наземно-воздушной, так и в водной среде. Мы считаем, что для *S. dulcamara* укоренение в год формирования побега не является приоритетным признаком биоморфы.

Заключение. *Solanum dulcamara* в зависимости от условий произрастания образует 3 экобиоморфы с разной стратегией побегообразования: прямостоячий полукустарник, стелющийся полукустарник, стелющийся кустарник.

По шкале увлажнения почв Д.Н. Цыганова [21] вид традиционно приводят в диапазоне от 11 до 21 балла. По нашим данным, к меньшим значениям приурочена экобиоморфа «прямостоячий полукустарник», к большим – «стелющийся кустарник». Жизненная форма «стелющийся кустарник» развивается в воде, в связи с чем, мы предлагаем расширить интервал значений для этого вида по данной шкале до 23 баллов.

При развитии растения в воде усиливается вегетативная подвижность особи за счет сохранения всей оси с почками регулярного возобновления в неблагоприятный период, а семенное размножение полностью утрачивается. Придаточные корни выполняют преимущественно функции дыхания и минерального питания, а не

закрепления в грунте.

Стелющийся полукустарник по своей структуре занимает промежуточное положение между наземной и водной экобиоморфами. Кроме того, вероятно, одна и та же особь может в разные годы развиваться как в воде, так и в прибрежно-водных условиях (в зависимости от направления отрастания побегов от берега или к берегу). Однако возврат к наземному образу жизни мы не наблюдали.

Поливариантность структуры и ритма развития, высокая адаптированность к качественно разным условиям среды обеспечивается у *S. dulcamara* одной морфологической структурой – симподиальной осью из побегов текущего года, которая в зависимости от условий в разной степени одревесневает, по-разному располагается в пространстве и различно представлена в составе многолетней побеговой системы.

Список литературы

1. Бобров Ю.А. Биоморфология некоторых видов семейства *Pyrolaceae*: дис. ... канд. биол. наук. Киров, 2004. 198 с.
2. Борисова И.В., Попова Г.А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботан. журн. 1990. Т. 75, № 10. С. 1420–1426.
3. Лавренко Е.М., Свешникова В.М. О синтетическом изучении жизненных форм на примере степных дерновинных злаков // Журн. общ. биологии. 1965. Т. 23, № 3 С. 12–37.
4. Мусина Л.С. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 123–132.
5. Мусина Л.С. Эколого-морфологические взаимоотношения стержнекорневых и кистекокорневых жизненных форм трав в некоторых группах сложноцветных: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977. 14 с.
6. Пичугина Е.В. Биоморфология и структура ценопопуляций *Jurinea cyanoides* (L.) Reichenb. и *Dianthus arenarius* L. на северо-востоке европейской части России в связи с их охраной: дис. ... канд. биол. наук. Киров, 2007. 261 с.
7. Пояркова А.И. *Solanaceae* // Флора Европейской части СССР / под ред. А.А. Федорова. Т. 5. Л., 1981. С. 179–201.
8. Савиных Н.П. Розеточные травы в роде *Veronica* L. (*Scrophulariaceae*) и их происхождение // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103, вып. 3. С. 34–41.
9. Савиных Н.П. Род Вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006. 324 с.
10. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших

- растений. М.: Сов. наука, 1952. 390 с.
11. *Серебряков И.Г.* О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах // Доклады совещания по стационарным геоботаническим исследованиям. Л., 1954. С. 145–159.
 12. *Серебряков И.Г.* Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Учен. зап. МГПИ им. Потемкина. 1959. Т. 100, вып. 5. С. 3–37.
 13. *Серебряков И.Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 378 с.
 14. *Серебряков И.Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.;Л., 1964. Т. 3. С. 146–208.
 15. *Серебрякова Т.И.* Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 1. М., 1972. С. 84–169.
 16. *Серебрякова Т.И.* Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, № 5. С. 112–128.
 17. *Серебрякова Т.И., Петухова Л.В.* «Архитектурная модель» и жизненные формы некоторых травянистых Розоцветных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83, вып. 6. С. 51–66.
 18. *Серебрякова Т.И.* Жизненные формы и модели побегообразования наземно-ползучих многолетних трав // Жизненные формы: Структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 161–179.
 19. *Серебрякова Т.И., Павлова Н.Р.* Побегообразование, ритм развития и вегетативное размножение в секции *Potentilla* рода *Potentilla* (*Rosaceae*) // Ботан. журн. 1986. Т. 71, № 2. С. 154–167.
 20. *Смирнова О.В., Торопова Н.А.* О сходстве жизненных циклов и возрастного состава популяций некоторых длиннокорневищных растений дубрав // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М., 1974. С. 56–69.
 21. *Цыганов Д.Н.* Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М.: Наука, 1983. 196 с.
 22. *Шафранова Л.М., Гатцук Л.Е., Шорина Н.И.* Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. М., 2009. 86 с.
 23. *Troll W.* Die Infloreszenzen. Bd. 1. Jena: Fischer Verlag, 1964. 615 s.

**GROWTH FORM OF THE *SOLANUM DULCAMARA*
(*SOLANACEAE*) IN DIFFERENT ECOLOGICAL CONDITIONS**

I.A. Zhuravleva, N.P. Savinykh

Vyatka State University of Humanities, Kirov

Morphological, systematical, geographical and ecological characteristic of *Solanum dulcamara* L. is given. Depending on ecological conditions in one of growth form of the plant 3 ecobiomorphs are marked out: standing hemishrub, prostrate hemishrub and prostrate shrub. Environmental conditions (ground, coastal and water), description of root and shoot systems were described for each ecobiomorph. Types of monocarpical shoots in sympodial axis are marked out; structural and morphological zoning of these shoots are detected. Characteristics of growth forms were given and them dependence from environmental conditions were shown. Diapasons for this species on scales of Tzyganoff are prolonged to 23 points (on scale of soil's moistening).

Keywords: *growth form, Solanum dulcamara, ecological conditions, ecobiomorph, monocarpical shoot, sympodial axis, structural and morphological zoning, hemishrub, shrub.*

Об авторах:

ЖУРАВЛЕВА Ирина Александровна—аспирант кафедры биологии, ФГБОУ ВПО «Вятский государственный гуманитарный университет», 610007, Киров, ул. Ленина, д. 198, e-mail: S-dulcamara@yandex.ru

САВИНЫХ Наталья Павловна—доктор биологических наук, профессор, заведующая кафедрой биологии, ФГБОУ ВПО «Вятский государственный гуманитарный университет», 610007, Киров, ул. Ленина, д. 198, e-mail: botany@vshu.kirov.ru