

# К ВОПРОСУ СТАНОВЛЕНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ В ОНТОГЕНЕЗЕ

© 2015

**Е.В. Алексеева**, кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии и экологии  
Бурятский государственный университет, Улан-Удэ, Бурятия (Россия)

**П.В. Алексеев**, кандидат фармакологических наук, преподаватель кафедры постдипломного образования  
Бурятский государственный университет, Улан-Удэ, Бурятия (Россия)

**Аннотация.** Эколого-биологическая оценка и исследование на популяционном уровне ценных представителей флоры наиболее актуальны. С этой точки зрения большой научный и практический интерес представляет *Astragalus propinquus* Schischk. В данной работе представлены обобщенные материалы по выявлению особенностей развития в онтогенезе и становление морфологической структуры у многолетнего травянистого поликарпика *A. propinquus* и его викарных видов *A. membranaceus* и *A. mongholicus*., это близкие виды семейства *Fabaceae* рода *Astragalus*. Данные виды входят в число 50-ти базовых лечебных растительных средств традиционной тибетской и китайской медицины. Нами изучалась структура и возрастной состав популяций *Astragalus propinquus*, *A. membranaceus*, состояние популяций и особенности морфогенеза *A. mongholicus* на территории Северной Монголии. По жизненной форме виды относятся к длинностержневым многоглавым травянистым поликарпикам, с монокарпическими побегами удлинённого типа, последовательно развивающимися и сменяющимися друг друга; гемикриптофиты. В онтогенезе изучаемых видов четко выделяется 4 периода: латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный. И десять возрастных состояний: семена (se), проростки (p), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g1), среднегенеративные (g2), старые генеративные (g3), субсенильные (ss) и сенильные (s). Онтогенез полный простой.

Таким образом, морфологическая структура подземных органов у *A. propinquus*, *A. membranaceus* и *A. mongholicus* формируется последовательно, проходя четыре этапа становления: предкаудексного развития, формирования обратноконусовидной формы каудекса, формирования развалистой формы каудекса и партикуляции с неполным разделением каудекса, что соответствует четырем периодам онтогенеза.

**Ключевые слова:** бобовые; лекарственные растения; онтогенез; возрастные состояния; морфологическая структура.

Эколого-биологическая оценка и исследование на популяционном уровне самых ценных представителей флоры, в тканях которых в процессе эволюции заложены ксероморфные структуры наиболее актуальны. С этой точки зрения большой научный и практический интерес представляет *Astragalus propinquus* Schischk.

А.В. Положий [1] относит *Astragalus propinquus* Schischk. к роду *Astragalus* подроду *Phaca* секции *Cenantrum* Koch. семейства *Fabaceae*. И выделяет три близких между собой вида, различающиеся по степени опушения [2]: *A. propinquus*—опушены бобы и чашечки; *A. membranaceus*—имеющий слабо опушенную (лишь по зубцам) чашечку и *A. mongholicus*—с голыми завязями и бобами.

По мнению Р.Я. Пленник [3] *A. propinquus* древний вид с южносибирско-монгольским типом ареала, связан с Маньчжурским центром видообразования, имеющий викарных партнеров: *A. Membranaceus* L. и *A. mongholicus*. Именно эти виды входят в число 50-ти базовых лечебных растительных средств традиционной тибетской и китайской медицины [4].

Нами изучалась экология, структура и возрастной состав популяций, а также поведение в интродукции *Astragalus propinquus* на территории Бурятии [5,6], состояние популяций и особенности морфогенеза *A. mongholicus* на территории Северной Монголии [7,8]. Характеристику возрастного состава ценопопуляций и морфологию возрастных состояний у *A. membranaceus* анализировали по работам Шипулиной Е.М. [9].

По нашим исследованиям, а также, по мнению Р.Я. Пленник [3] и Е.М. Шипулиной [9] виды можно отнести к горно-степному поясу, характеризующимся наиболее жестким водным режимом, входят в состав различных растительных сообществ лесостепной и степной зон. Предпочитают открытые пространства, микроклиматические особенности которых характеризуются большой освещенностью, воздействию ветров, колебаниям температур воздуха. В высотном отношении популяции занимают широкий диапазон, в основном на уровне 650–800 м над уровнем моря, однако встречаются и на более высоких точках 1000–1240 м.

Целью нашего исследования стало выявление

особенностей развития в онтогенезе и становление морфологической структуры у многолетних травянистых поликарпиков у *A. propinquus* и его викарных видов *A. membranaceus* и *A. mongholicus*.

## Объект и методы исследования

Сбор материалов проводили в течение сезонов вегетации 1999–2010 годов в типичных для трех видов местообитаниях на территории Бурятии, северной Монголии, Читинской области: разреженных лесных сообществах, на вырубках, гарях, полянах и степях. Сборы сопровождали геоботаническими описаниями растительности, используя метод популяционного анализа в геоботанических исследованиях [10]. Возрастные состояния особей определяли по совокупности количественных и качественных признаков. Онтогенез изучали в соответствии с концепцией дискретного описания индивидуального развития, предложенной Т.А. Работновым [11,12], получившую дальнейшее развитие в работах школы А.А. Уранова [13,14]. Характерные особенности возрастных состояний, а также биоморфологические признаки описаны на основании анализа более 500 особей трех изучаемых видов, с использованием терминологии иллюстрированного словаря «Биоморфология растений» П.Ю. Жмылева с соавторами [15]. Морфологию подземных органов изучали по методике Шалыта М.С. [16].

## Результаты и обсуждение

Нами выявлено, что в онтогенезе изучаемых видов *A. propinquus* и его викарных видов-партнеров *A. membranaceus* и *A. mongholicus*. четко выделяется 4 периода: латентный, прегенеративный, генеративный и постгенеративный. И десять возрастных состояний: семена (se), проростки (p), ювенильные (j), имматурные (im), виргинильные (v), молодые генеративные (g1), среднегенеративные (g2), старые генеративные (g3), субсенильные (ss) и сенильные (s). Характеристика морфологических признаков всех возрастных состояний представлена в таблице 1 и рисунке 1. Из анализа представленных материалов видно, что данные виды астрагалов имеют простой полный онтогенез, включающий четыре периода и десять возрастных состояний.

Изучаемые виды относятся к типу моноцентрических биоморф, то есть корни, побеги и почки возобновления сосредоточены в единственном центре, который является источником разрастания. Взрослые особи представляет собой элементарный источник фитогенного поля. Так как, данные виды астралогов стержнекорневые и у них нет вегетативного размножения, то морфологическая и фитоценотическая единицы у них совпадают. Основной структурной единицей надземной части является монокарпический побег, что, по мнению Серебрякова И.Г. [17] вообще характерно для травянистых многолетников.

Таблица 1

Характеристика возрастных состояний

Период	Возрастное состояние	Морфологические признаки	Обозначение
Латентный	1. Семена	Округло-почковидный, коричневатый боб	se
Прегенеративный	2. Проросток	Наличие желто-зеленых округлых семядольных листьев, корешок длиннее семядолей.	p
	3. Ювенильное	Ортотропный побег с тройчато-ложными листьями, стержневая корневая система еще слабо развита, основной корень достигает длины 3 – 5 см. На верхушке корня появляется поперечная складчатость, 1-2 почки возобновления. В конце вегетационного периода осевой побег первого года отмирает до уровня семядольного узла, где располагаются крупные пазушные почки, которые являются первыми почками возобновления. На следующий год трогаются в рост пазушные почки семядольного узла или почки базальной части отмерших побегов, образуя соответственно побеги 2-го порядка. Поэтому со второго года жизни растение переходит к симподиальному возобновлению. Благодаря контрактильной способности тканей гипокотилия происходит углубление корня в почву, это этап предкаудекового развития.	j
	4. Имматурное	Это состояние характеризуется появлением одного - двух ортотропных побегов с пяти-семичленными листьями. Побеги отрастают из почек возобновления, развивающихся с осени и расположенных на каудексе. Система главного корня продолжает нарастать, боковые разветвления достигают 3-го порядка. Со второго года из семядольного узла начинает формироваться многолетняя часть – каудекс. Базальные части побегов, развивающиеся из пазушных почек семядольного узла, дают начало осм каудекса, образуя его скелетную основу. Начало формирования обратноконусовидной формы каудекса, на котором закладывается от 3 до 5 почек возобновления.	im
	5. Виргинильное	Происходит ветвление ортотропных побегов главной осью нарастающей моноподиально верхушечной почкой. Лист непарноперистосложный. Побеги, листья и корневая система приобретают вид взрослого растения. На каудексе много спящих почек возобновления и 4-5 растущих. Пазушная часть разрастается, хорошо развита система главного корня, ветвление корней до 3-го порядка, продолжают формироваться и развиваться клубеньки астралоидного типа. Раскрываются самые верхние почки в базальной части каждого побега 2-го порядка, почки нижних узлов спящие. Сохраняющиеся базальные участки побегов входят в состав каудекса, пополняя его многолетнюю часть.	v
Генеративный	6. Молодое генеративное	Защепают побеги первого порядка, развиваются побеги второго порядка (побеги обогащения, увеличивающие ассимиляционную поверхность). Цветоносы пазушные и формируются как боковые побеги. Соцветие рыхлая кисть, цветки в кисти распускаются в акропетальной последовательности, также идет и созревание плодов. Монокарпические побеги обладают неограниченным ростом: конусы нарастания верхушечных почек остаются вегетативными, не образуя терминального цветка. Побеги располагаются плагнотропно. Каудекс увеличивается в размерах, на месте отмерших побегов начинают развиваться процессы разрушения. Каудекс представлен совокупностью многолетних базальных частей побегов 2-го, 3-го, 4-го порядков, связанных между собой в симподиальную систему. Сформирован каудекс обратноконусовидной формы. Спящих почек возобновления до 30, растущих - от 5 до 9.	g <sup>1</sup>
	7. Среднее генеративное	Цветут побеги обогащения, они становятся ортоплагиотропными. Все биоморфологические параметры достигают максимума. На каудексе начинаются процессы разрушения. Начало формирования развалистой формы каудекса. Большое количество почек возобновления: спящих - до 50, растущих - до 22.	g <sup>2</sup>
	8. Старое генеративное	Хорошо развитые побеги обогащения второго порядка ветвятся до побегов третьего порядка. Единично цветут побеги второго порядка. Усиливаются процессы гниения каудекса. Формируется развалистая форма каудекса. Почки возобновления в основном спящие до 20, растущих 3-5.	g <sup>3</sup>
Постгенеративный	9. Субсенильное	Побеги второго и третьего порядка имеют мелкие семичленные листья. Период партикуляции с неполным разделением каудекса. Почки возобновления спящие - до 16, растущие 1-3.	ss
	10. Сенильное	Побеги тонкие, с мелкими листочками, с полным разрушением каудекса, особи отмирают.	s

По классификации Раункиера [18], в основу которой положены различия в приспособлении растений к переживанию неблагоприятного времени года, виды относятся к гемикриптофитам. Почки возобновления у которых, лежат на уровне поверхности почвы и слегка прикрыты отмирающими частями растения и почвой.

По отношению к почвам-ксеропетрофиты, так как

чаще занимают открытые каменисто-щебнистые пологие склоны западной, юго-западной и северо-западной экспозиций с жестким водным режимом, реже встречаются на северных и северо-восточных склонах.

По классификации жизненных форм травянистых многолетних растений И.Г. Серебрякова [19], их можно отнести к группе длинностержневых многоглавых травянистых поликарпиков с монокарпическими побегами удлинённого типа, последовательно развивающимися и сменяющимися друг друга.

Нижние части стеблей с почками возобновления втягиваются в почву и оказываются защищенными от резких колебаний внешних условий. Мы считаем, что способностью *A. propinquus*, *A. membranaceus* и *A. mongholicus* располагать свои жизненно важные части под укрытием почвы выработались в суровых условиях и наследственно закрепились как биологическая особенность и, явились определяющим структурно-биологическим признаком в эволюционной адаптации.

В течение жизни у *A. propinquus*, *A. membranaceus* и *A. mongholicus* формируется каудекс-многолетняя стеблевая часть, образующаяся в результате постепенного накопления, утолщения и одревеснения базальных участков ежегодных приростов, служащая зоной возобновления и органом отложения запасных питательных веществ (рис.1).

В результате анализа морфологических признаков подземных органов у особей разных возрастных состояний нами выявлено, что становление морфологической структуры у этих видов в онтогенезе, проходит несколько этапов:

I. Этап предкаудекового развития однолетнего сеянца.

соответствующий началу виргинильного периода - это первый год жизни особей.

II. Этап формирования обратно конусовидной формы каудекса, соответствующий концу виргинильного периода и началу генеративного периодов.

III. Этап формирования развалистой формы каудекса, соответствующий середине и концу генеративного периода.

IV. Этап партикуляции с неполным разделением каудекса, соответствующий сенильному и субсенильному периодам.

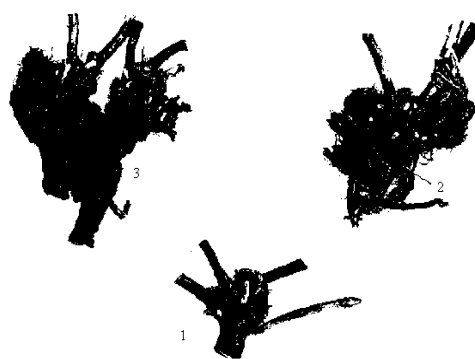


Рисунок 1 - Становление морфологической структуры каудекса *Astragalus propinquus*:

- 1- обратноконусовидная форма каудекса (соответствует виргинильному возрасту),
- 2 - формирование развалистой формы каудекса (молодому и среднему генеративному),
- 3 - партикуляция с неполным разделением каудекса (старому генеративному, субсенильному).

Таким образом, всю последовательность этапов развития проходит одна и та же особь, умирающая по завершению онтогенеза. По мнению М. С. Шальта [20], это так называемое явление «партикуляции без полного обособления партикулы». Важной характеристикой пол-

ных онтогенезов является их абсолютная длительность во времени.

Исходя из выше изложенного, можно предположить что: *A. propinquus*, *A. membranaceus* и *A. mongholicus* по жизненной форме относятся к длинностержневым многоглавым травянистым поликарпикам, с монокарпическими побегами удлиненного типа, последовательно развивающимися и сменяющимися друг друга; гемикриптофиты.

Онтогенез у *A. propinquus*, *A. membranaceus* и *A. mongholicus* полный простой, включающий четыре периода и десять возрастных состояний последовательно сменяющие друг друга,

Морфологическая структура подземных органов у *A. propinquus*, *A. membranaceus* и *A. mongholicus* в онтогенезе проходит четыре этапа становления: предкаудексного развития, формирования обратноконусовидной формы каудекса, формирования развалистой формы каудекса и партикуляции с неполным разделением каудекса, что характерно для многих длинностержневых поликарпиков, на что указывает в своих работах и Михайловская И.С. [21].

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Положий А.В. Реликтовые и эндемичные виды бобовых во флоре Средней Сибири в аспекте ее послетретичной истории // Изв. Сиб. Отд. АН СССР. Сер.биол.-мед. Наук. Вып. 2. 1964. №4. С. 3-11.
2. Положий А.В. Флора Красноярского края. Бобовые. Томск: ТГУ, 1960. Т. 6. С. 24-39.
3. Пленник Р.Я. Морфологическая эволюция бобовых Юго-Восточного Алтая.-Новосибирск, 1976. 215 с.
4. Дунгэрдорж Д. Изучение флавоноловых соединений некоторых видов рода астрагал, применяемых в народной медицине Монголии: автореф. дис. канд. фарм. наук. М., 1978. 23 с.
5. Алексеева Е.В. Эколого-биологические особенности *Astragalus propinquus* Schischk. в Западном Забайкалье. Улан-Удэ: издательство Бурятского госуниверситета, 2004. 106 с.
6. Алексеева Е.В. Определение календарного возраста *Astragalus propinquus* Schischk (Fabaceae) // Изд-во: БГУ. Вестник БГУ. Вып. 5. Биология, география, 2009. С. 113-115.
7. Алексеева Е.В. К вопросу о структуре популяций *Astragalus mongholicus* Bunge // Изд-во: БГУ. Вестник БГУ. Вып. 14а. Биология, география, 2011. С. 98-100.

8. Алексеева Е.В. Биология развития *Astragalus mongholicus* Bunge // Чита: Изд-во ЗГГПУ им. Чернышевского. Ученые записки. Серия Естественные науки. Вып. 42, 2012. С. 7-11.

9. Шипулина Е.М. Возрастной состав ценопопуляций и активность *Astragalus membranaceus* L.в Восточном Забайкалье. // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Томск: ТГУ, 1995.

10. Рысин Л.П., Казанцева Т.Н. Метод популяционного анализа в геоботанических исследованиях // Ботанический журнал. Т. 60. №2. 1975. С. 199-209.

11. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Геоботаника. М.-Л., 1950. С. 7-204.

12. Работнов Т.А. Определение возрастного состава популяций видов и в сообществе // Полевая геоботаника.-Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 132-145.

13. Уранов А.А. Большой жизненный цикл и возрастной спектр ценопопуляций цветковых растений // Тез. докл. V делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. Киев, 1973. С. 217-219.

14. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. Науки. 1975. №2. С. 7-34.

15. Жмылев П.Ю., Алексеев Ю.Е., Карпухина Е.А., Баландин С.А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2002. 240 с.

16. Шалыт М.С. Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ // Полевая геоботаника. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 2. С. 269-447.

17. Серебряков И.Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Вопросы биологии растений. М.: МГПИ, 1959. С. 3-37.

18. Raunkiaer Ch. Plant life forms / transl. from Danish by H. Gilbert-Carter. — Oxford: Clarendon Press, 1937. vi, 104 p.

19. Серебряков И.Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1964. Т. 3. С. 146-205.

20. Шалыт М.С. Партикуляция у высших растений // Проблемы современной ботаники.-М.-Л.: Наука, 1965.

21. Михайловская И.С. Формирование внутренних структур корней у травянистых бобовых растений // Морфогенез растений. М.: Изд-во АН СССР, 1961. Т. 1.

## ON THE ISSUE OF FORMATION OF THE MORPHOLOGICAL STRUCTURE OF THE UNDERGROUND ORGANS IN ONTOGENY

© 2015

**E.V. Alekseeva**, candidate of biological sciences, associate professor, department of Zoology and Ecology  
*Buryat State University, Ulan-Ude, Buryatia (Russia)*

**P.V. Alekseev**, candidate of medical sciences, lecturer, department of Postgraduate Education  
*Buryat State University, Ulan-Ude, Buryatia (Russia)*

**Annotation.** Ecological and biological assessment and research at the population level securities flora are most relevant. From this point of view, of great scientific and practical interest *Astragalus propinquus* Schischk. This paper presents a synthesis to identify the characteristics of development in ontogenesis and formation of the morphological structure in perennial herbaceous polycarpic *A. propinquus* and his vicar species *A. membranaceus* and *A. mongholicus*. Is closely related species cemeystva Fabaceae genus *Astragalus*. These species are among the 50 basic medicinal plant resources of traditional Tibetan and Chinese medicine.

We have studied the structure and age structure of populations of *Astragalus propinquus*, *A. membranaceus*, state of populations and features of morphogenesis *A. mongholicus* in Northern Mongolia. By life form species belong to many-headed longrod grassy polycarpic with monocarpic shoots elongated type, consistently developing and replacing each other; hemikryptophytes.

In the ontogeny of the species studied clearly distinguished 4 periods: latent, pregenerativny, generative and postgenerativny. The ten states of age: seeds (se), the seedlings (p), juvenile (j), immature (im), virginal (v), the young generative (g1), srednegenerativnye (g2), the old generative (g3), subsenilnye (ss ) and senile (s). Ontogeny complete simple. Thus, the morphological structure of the underground organs *A. propinquus*, *A. membranaceus* and *A. mongholicus* formed sequentially, there are four stages of formation: predkaudeksnogo development, formation obratnokonusovidnoy forms caudex, forming razvalistoy forms caudex and particulation with incomplete separation caudex, which corresponds to four periods ontogeny.

**Keywords:** beans; herbs; ontogeny; age status; morphological structure.