

УДК 577:582.57

БОТАНИКА

МАЛЫЙ ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ЧЕМЕРИЦЫ ЛОБЕЛЯ (*VERATRUM LOBELIANUM* BERNH.)

М. П. Бахматова

Изучен малый жизненный цикл чемерицы Лобеля в условиях заливных лугов Архангельской области. Рассмотрена морфологическая структура вегетативных и генеративных побегов чемерицы. Отмечено, что чемерица Лобеля представляет собой систему моноподиальных полициклических, монокарпических побегов последовательных порядков, которые формируются из совокупности элементарных побегов. Наиболее удобной единицей при исследовании малого жизненного цикла чемерицы Лобеля оказался элементарный побег. Малый жизненный цикл элементарного побега чемерицы длится от 5 до 7—8 лет и включает эмбриональную фазу (около 2 лет), фазу подземного и надземного развития побега (около 1 года) и фазу существования базальной части побега в составе многолетнего корневища (от 2 до 5 лет). Длительность последней фазы закономерно меняется в процессе большого жизненного цикла.

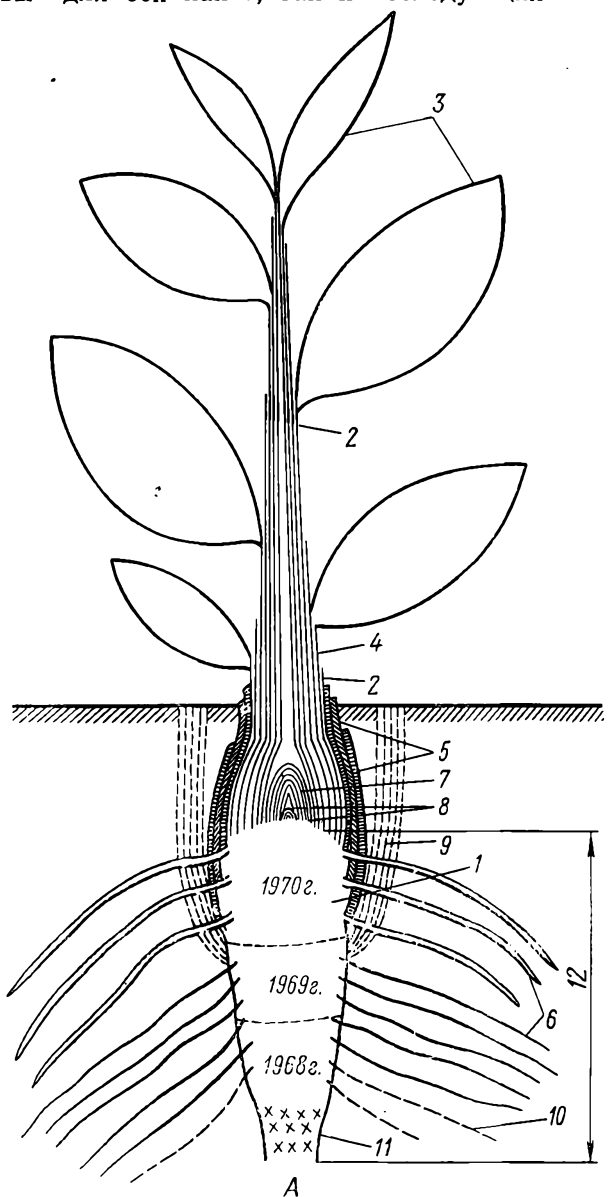
Чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum* Bernh.) — один из наиболее ядовитых луговых сорняков, с которым ведется упорная борьба. Все данные относительно биологии этого растения представляют несомненный интерес. В настоящем сообщении приводятся результаты изучения малого жизненного цикла побега чемерицы в условиях заливных лугов Архангельской области.

Veratrum lobelianum — многолетнее кистекорневое растение. Длительность жизни чемерицы составляет не менее 50 лет [7], а может быть и значительно больше. До первого цветения, которое может наступить через 10—25—30 лет с момента прорастания [5, 7, 9], растение существует в вегетативном состоянии и представлено неветвящимся моноподиально нарастающим побегом I порядка. На поверхность почвы у чемерицы ежегодно выходит ложный стебель, составленный из влагалищ зеленых листьев, отходящих, наряду с чешуевидными листьями, от укороченного подземного обратноконусовидного, или, скорее, удлиненно-яйцевидного, корневища, снизу постоянно отгнивающего (рис. 1, А). После цветения нарастание побега I порядка прекращается, а на следующий год из пазушных почек, заложившихся в верхней части корневища, появляются крупные вегетативные розеточные побеги, которые развиваются по типу или моно-, или ди-, или полициклических. Это тоже монокарпические побеги, образующие после цветения побеги следующего порядка. Таким образом, после первого цветения моноподиальное нарастание растения в целом сменяется симподиальным. Отсюда видно, что чемерица представляет собой систему моноподиальных (в трактовке Л. Е. Гатцук [2]) побегов последовательных порядков в типе полициклических и в то же время монокарпических.

Но если моноподиальный побег I порядка нарастает 10—30 лет с момента прорастания из семени до первого цветения и проходит в своем развитии ряд возрастных изменений (от проростка до молодого генеративного состояния), то побеги II и более высоких порядков появляются из боковых почек сразу же как сильно развитые, характерные для взрослых вегетативных и генеративных растений. Эти побеги более однообразны по своему возрастному состоянию и не имеют строго определенной цикличности.

Все сказанное дает основание считать, что для выявления малого жизненного цикла чемерицы Лобеля нецелесообразно брать какой-нибудь моноподиальный побег и более удобной единицей является элементарный побег в понимании И. А. Грудзинской [3]. Элементарный побег чемерицы соответствует годичному побегу, или годичному приросту. Из совокупности элементарных побегов формируются все моноподиальные побеги чемерицы. Морфогенез и цикл развития элементарного побега одинаковы для оси как I, так и последующих порядков.

В понятие малого жизненного цикла различные ученые вкладывают разное содержание [15]. Варминг [21], А. П. Шенников [19] и И. Г. Серебряков [9, 10] понимают под малым жизненным циклом побега его существование от разворачивания почки (зародышевой или стеблевой) до цветения и плодоношения. В зависимости от длительности надземной жизни побеги делят на моно-, ди-, три- и полициклические [21]. Л. Г. Раменский [8] и С. П. Сметлов [16] включают в малый жизненный цикл и эмбриональную фазу жизни побегов, и период существования его нижнего участка в составе многолетнего корневища после отмирания надземной части и прекращения верхушечного роста. Описывая малый жизненный цикл побега чемерицы Лобеля, мы будем придерживаться взглядов Л. Г. Раменского и С. П. Сметлова.



Рассмотрим подробно строение элементарного побега чемерицы на примере взрослых вегетативных и генеративных особей.

Вегетативный элементарный побег чемерицы — розеточный (рис. 1, А). В момент его активной вегетации, т. е. в июне—июле, он представлен укороченным ортотропным подземным стеблем длиной 1—2 см, толщиной 2—3 см, располагающимся в почве на глубине от 2—3 см (у молодых и сенильных особей) до 8—12 см (у взрослых особей). От этого укороченного стебля отходят 2—4 катафилла, за которыми следуют иногда 1—2 переходных листа с недоразвитыми пластинками, а за ними помещаются довольно многочисленные (до 14) зеленые листья срединной формации с хорошо развитыми влагалищами и эллиптическими или овальными, сильно гофрированными листовыми пластинками. Вытянутые трубчатые влагалища срединных листьев, плотно примыкая друг к другу, образуют ложный стебель, выходящий на поверхность почвы. К осени надземная часть ложного стебля отмирает. Базальная часть этого «стебля», несколько утолщенная за счет отложения пластических веществ в основании влагалищ зеленых листьев, образует луковицеобразное расширение, разрушающееся лишь в июле—августе следующего года, видимо, после того, как питательные вещества израсходуются на весеннее отрастание нового побега. Поэтому основание нового элементарного побега бывает окружено массой перегнивающих влагалищ прошлогодних листьев. Стебель элементарного побега несколько удлиняется с конца июня, в основном за счет

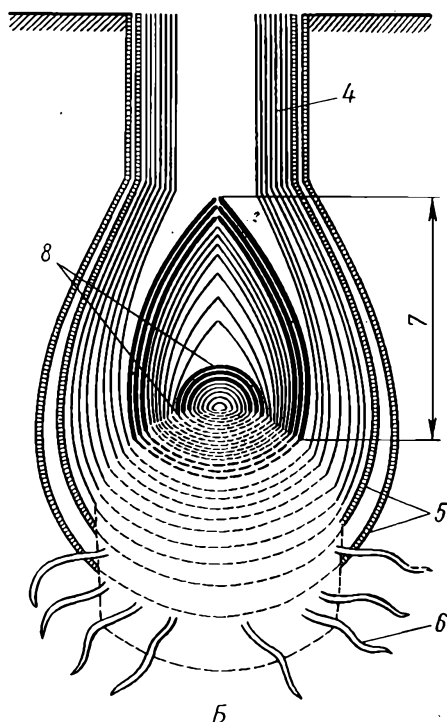


Рис. 1. Схема строения вегетативной особи (А) и почки возобновления (Б) *Veratrum lobelianum* в конце июля:

1 — укороченный подземный стебель элементарного побега, 2 — ложный надземный стебель, образованный влагалищами зеленых листьев, 3 — листовые пластинки, 4 — влагалища зеленых листьев, 5 — катафиллы, 6 — придаточные корни, 7 — верхушечная почка возобновления 1971 г., 8 — верхушечная почка возобновления 1972 г., 9 — отгнивание влагалища листьев прошлого года, 10 — отгнивающие корни, 11 — перегнившая часть корневища, 12 — корневище чемерицы

незначительного растяжения междоузлий в месте прикрепления к стеблю катафиллов. Одновременно происходит и его утолщение. Междоузлия в области срединных листьев совершенно не удлиняются. От укороченного подземного стебля кругами отходят многочисленные светлые шнуровидные придаточные корни с морщинистой поверхностью. Как показали наши наблюдения, у взрослой особи чемерицы каждый элементарный побег образует обычно по 3 круга корней, выходящих из той части стебля, где располагаются катафиллы. Заложение корней начинается в конце мая, начале июня, а полностью их формирование заканчивается в июле; корни значительно отстают в росте от побега, получающего необходимые питательные вещества за счет корней прошлого года. Корни и укороченный стебель служат местом отложения запасных питательных веществ, главным образом углеводов [18], и в отличие от ежегодно отмирающего надземного «стебля» составляют многолетнюю часть растения. Из совокупности таких укороченных стеблевых участков элементарных побегов с корнями формируется корневище чемерицы. Корни каждого элементарного побега остаются в живом состоянии 2—3 года, затем отгнивают, в то время как выше нарастают новые. Поэтому на корневище всегда можно видеть светлые молодые корни, желтоватые, иногда покрытые пробкой корни прошлого или позапрошлого года и темные отмирающие.

Различить членики или годовичные приросты на корневище легче всего по корням. Выше указывалось, что на каждом элементарном побеге, членике образуется обычно по 3 круга корней. Сосчитав общее число кругов живых и отмирающих корней и поделив их на 3, можно определить количество годовичных приростов, члеников в составе корневища, т. е. его условный возраст [17]. Несмотря на большую длительность нарастания моноподиального побега I порядка, в составе его корневища обычно имеется не больше 3 члеников, элементарных побегов, годовичных приростов, поскольку, нарастая верхушкой, корневище снизу все время отгнивает (рис. 1, А). Отгнивание начинается еще у ювенильных растений и продолжается у побегов последующих порядков. Условный возраст молодых особей чаще равен 2 годам, но в предгенеративный период и в период цветения темпы отмирания корневища замедляются, и оно может включать до 3—4 члеников. После цветения нарастание вверх побега I порядка прекращается, а возобновление, как уже сказано, происходит за счет пазушных почек, дающих боковые побеги. Вследствие замедленного темпа отгнивания корневища I порядка боковые побеги иногда нарастают в течение 4—5 лет, оставаясь связанными воедино с остатком побега I порядка. Условный возраст таких разветвленных корневищ многопобеговых особей может достигать 5—6 лет. Но когда по истечении этого срока корневище I порядка сгниет полностью, боковые побеги обособляются и становятся самостоятельными особями. У стареющих генеративных растений, представленных побегами n-порядка, темп отгнивания корневища ускоряется, и условный возраст его не превышает 3 лет, в большинстве случаев равняясь 2 годам.

Корневище чемерицы Лобеля формируется под землей и никогда не выходит на поверхность. Оно втягивается в почву в результате контракtilной деятельности корней. Верхушечная почка возобновления может находиться на глубине 1,5—3 см (у молодых и старых особей) и 5—7 см (у взрослых особей), а нижний конец корневища достигает глубины 2—5 см (у молодых и старых) и 10—16 см (у взрослых). Глубина расположения в почве корневища является одним из показателей возрастного состояния особей чемерицы. По происхождению корневище чемерицы гипогеогенное [11]. Однако мы применяем этот термин в более широком смысле, поскольку И. Г. Серебряков и Т. И. Серебрякова [11] относят к гипогеогенным плагиотропные корневища, несущие чешуевид-

ные катафиллы и лишь со временем выходящие на поверхность почвы, где и образуются зеленые листья.

На верхушке корневища чемерицы, в глубине ложного стебля, располагается трехгранная желтоватая почка (рис. 1, А, Б). Объем почки у чемерицы, т. е. ее длина и толщина, весьма значительный. К августу второго года развития длина почки достигает 3—4 см, толщина 1—2 см, почка имеет полную емкость [13, 14] и представлена 2—4 колпачковидными зачаточными катафиллами со щелью в верхней части, покрывающими зачатки будущих ассимилирующих листьев с сильно гофрированными листовыми пластинками желтоватого цвета и уже заметными влагищами. Листорасположение у чемерицы трехрядное. К августу в почке заложены зачатки всех срединных листьев будущего года. Эти зачатки окружают почку последующего года высотой 1,5—2 мм (рис. 1, Б). Таким образом, внутрипочечная фаза развития элементарного побега продолжается у чемерицы не менее 2 лет. На это указывали многие авторы, изучавшие биологию чемерицы [1, 4, 5, 12].

Как идет формирование почки в течение 2 лет? Начнем рассмотрение этого вопроса с образования маленькой «почки в почке». Наши круглогодичные наблюдения показали, что в июне на конусе нарастания появляются зачаточные катафиллы, прикрывающие зачатки будущих зеленых листьев, большая часть которых к августу уже имеет вид колпачков с чуть намечающейся гофрированностью, и 3—4 примордия в форме воротничков и серповидных валиков. Все будущие зеленые листья закладываются быстро, поч-

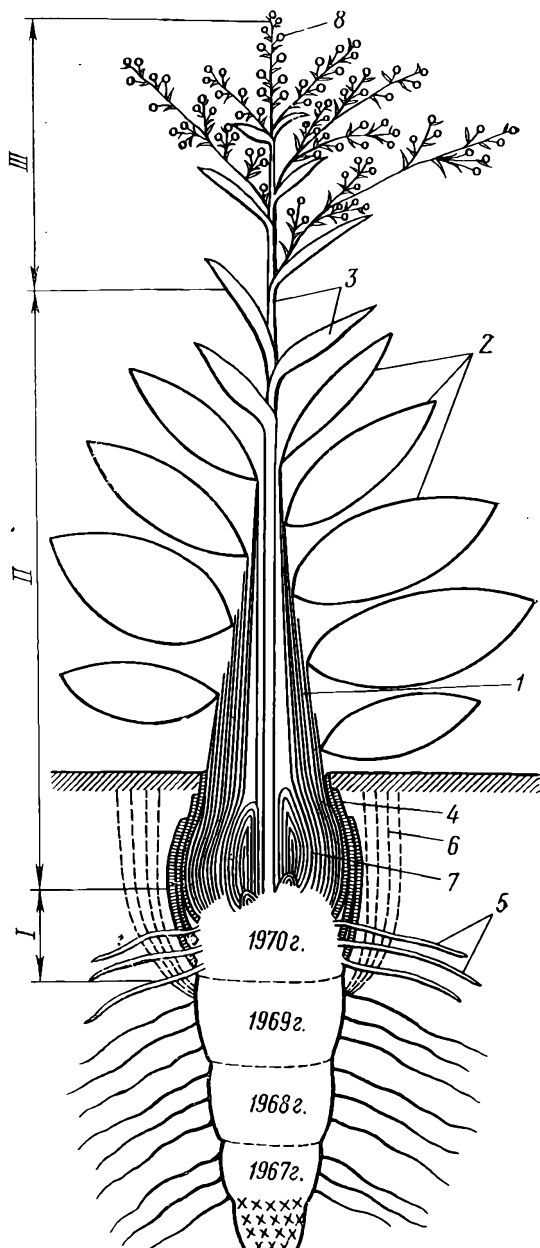


Рис. 2. Схема строения генеративной особи *Veratrum lobelianum*. I — зона возобновления генеративного побега; II — зона торможения; III — флоральная зона: 1 — ложный надземный стебель, образованный длинными влагищами срединных зеленых листьев, 2 — листовые пластинки срединных зеленых розеточных листьев, 3 — переходные стеблевые листья зоны торможения, 4 — катафиллы, 5 — придаточные корни, 6 — отгнивающие влагища прошлых лет, 7 — боковые пазушные почки возобновления (слева почка в пазухе предпоследнего срединного листа, справа почка в пазухе верхнего срединного листа), 8 — верхушечная кисть соцветия

ти сразу, в июле — августе и осенью листовых зачатков не образуется, что было отмечено Т. И. Серебряковой [12] как особенность лилейных. Объем почки в течение первого года развития остается незначительным: высота редко превышает 3 мм, толщина — 4 мм. До конца мая следующего года в почке видимых изменений не происходит. С июня следующего года объем почки быстро нарастает, так как увеличивается поверхность катафиллов, листовых пластинок, усиливается гофрированность и образуются небольшие зачаточные влагалища срединных листьев. Таким образом, уже в конце июня второго года развития почка имеет не только полную емкость, но и хорошо различимые зачатки всех листьев. К августу почка приобретает описанный выше вид и объем и содержит внутри новую закладывшуюся почку. В таком состоянии прикрытая основаниями отмирающих зеленых листьев ложного стебля почка перезимовывает в почве на глубине 1—5 см. В конце мая — начале июня следующего года почка быстро развивается и дает надземный стебель.

Развитие цветочной верхушечной почки длится тоже 2 года. В литературе [4, 5, 12] указывалось, что чемерица относится к растениям, у которых довольно рано и быстро закладывается соцветие. Заложение его идет в акропетальном порядке с июня того же года, который предшествует году цветения. В конце августа в соцветии полностью сформированы цветки вплоть до пестиков. В условиях Подмоскovie этот процесс заканчивается несколько раньше, к началу августа [12].

Цветением, развитием из верхушечной почки генеративного побега завершается рост моноподиального побега как I, так и любого другого порядка. Элементарный побег цветущего растения чемерицы полурозеточный. Базальная подземная часть побега остается розеточной с сильно сближенными катафиллами и зелеными листьями, за ней следует удлиненная до 60—80 см, а иногда до 100 см и более, часть побега, выходящая на поверхность, несущая на себе листья, отличающиеся от розеточных, и оканчивающаяся соцветием.

Таким образом, в генеративном элементарном побеге чемерицы можно различить 3 зоны, аналогичные трем зонам, выделенным для монокарпических побегов злаков Т. И. Серебряковой [15] на основании схемы Тролля [20] (рис. 2).

I — базальная зона, зона возобновления (Erneuerungszone или Bestockungszone по Троллю) — розеточная часть побега, к которой приурочено расположение пазушных почек возобновления и в дальнейшем ветвление.

II — префлоральная зона, зона торможения (Hemmungszone по Троллю) — удлиненный участок побега с коротковлагалищными листьями продолговатой формы, которые можно считать переходными от срединных к верховым. Первое междоузлие стебля в зоне торможения сильно вытянуто и равно длине ложного стебля, что связано с прохождением удлиненной части генеративного побега внутри трубки листовых влагалищ. В этой зоне мы не наблюдали заложения боковых почек и ветвления побега, что и определило ее название — зона торможения.

III — соцветие, флоральная зона (Bereicherungszone по Троллю), где идет ветвление стебля. Здесь располагаются верховые, безвлагалищные, ланцетные и почти линейные листья. Из их пазух выходят цветущие боковые побеги II порядка, нижние из которых, в свою очередь, имеют боковые ветви III порядка. Число ветвей II порядка может достигать 15—16. Еще выше по главной оси соцветия располагаются прицветники с отдельными цветками в пазухах, составляющие верхушечную кисть в целом метельчатого соцветия. Максимальное количество цветков в соцветии чемерицы, которое нам удалось установить путем непосредственного счета, равнялось 1700.

В июне после разворачивания листовых пластинок ложного стебля происходит быстрое вытягивание удлиненной части генеративного побега, достигающего в третьей декаде июня предельной длины. Массовое цветение чемерицы отмечено в конце июня, начале июля (в Подмосковье в начале июня [12]), плодоношение — в августе. Со второй половины июля срединные листья покрываются бурыми пятнами и в августе подсыхают. В сентябре, октябре отмирает и удлиненная надземная часть генеративного побега. Но его нижняя розеточная часть, оставаясь живой, сохраняется как хранилище запасных питательных веществ, корни продолжают функционировать и на следующий год. В зависимости от длины и толщины этот участок стебля, ставший членником корневища, может жить в его составе от 2 до 5 лет.

В верхней части корневища, сбоку от основания удлиненной зоны генеративного побега, в пазухах верхних розеточных листьев развиваются боковые почки возобновления по одной, реже по две, коллатерально. Общее число их колеблется от 1 до 5. Боковые почки, конусы нарастания которых возникают еще внутри цветочной почки, повторяют план строения уже описанной терминальной почки, но несколько сплющены со стороны генеративного стебля. На следующий год они разовьются в боковые побеги следующего порядка, и корневище разветвится, станет многоглавым. Следовательно, базальная часть цветоносного побега служит зоной возобновления и зоной ветвления, связывающей боковые побеги, которые ритмично сменяют друг друга во времени с закономерно меняющимся по продолжительности периодом. Ее можно назвать и зоной размножения, так как функция вегетативного размножения концентрируется в последнем приросте, где у чемерицы сосредоточены все почки возобновления. Эта ее особенность была отмечена рядом авторов [1, 5, 6], предложивших для борьбы с чемерицей на лугах прием обезглавливания корневища, который оправдал себя на практике. Таким образом, элементарные побеги чемерицы можно дифференцировать на 2 типа: чисто вегетативные и вегетативно-генеративные.

Итак, малый жизненный цикл каждого элементарного побега, из совокупности которых складываются моноподиальные побеги чемерицы Лобеля, длится от 5 до 7—8 лет и включает эмбриональную фазу (около 2 лет), фазу подземного и надземного развития побега (около 1 года) и фазу существования базальной части побега в составе многолетнего корневища (от 2 до 5 лет). Последняя фаза наиболее продолжительна у молодых, средневозрастных генеративных особей и менее продолжительна у молодых виргинильных и старых особей. С процессом старения уменьшается условный возраст корневища, поскольку ускоряется процесс его разрушения.

Литература

1. Буш Е. А. Об истреблении чемерицы (*Veratrum Lobelianum* Bernh) на лугах. Сов. ботаника, 1940, № 2.
2. Гатцук Л. Е. Элементы структуры жизненных форм геммасиллярных растений и биоморфологический анализ копеечника кустарникового (*Hedysarum fruticosum* Pall). Кандид. дисс., М., 1970.
3. Грудзинская И. А. Летнее побегообразование у древесных растений и его классификация. Ботан. журн., 1960, т. 45, № 7.
4. Денисова Г. М. Побегообразование и ритм сезонного развития луговых растений низовий Сев. Двины. Кандид. дисс. М., 1953.
5. Кварацхелия Г. П. К морфологии, биологии и экологии важнейших горнолуговых сорняков Кавказа. Ботан. журн., 1938, т. 23, № 4.
6. Работнов Т. А. Борьба с чемерицей на лугах. Ветеринария, 1946, № 5—6.
7. Работнов Т. А. Чемерица. В кн.: Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР, т. 1. М.—Л., Сельхозгиз, 1950.
8. Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз, 1938.
9. Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., «Сов. наука», 1952.

10. Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. Вопросы биологии растений. Уч. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина, 1959, т. 100, кафедра ботаники, вып. 5.
11. Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетников. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1965, т. 70, вып. 2.
12. Серебрякова Т. И. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов Средней Оки. Уч. зап. МГПИ им. В. И. Ленина, 1956, т. 97, вып. 3.
13. Серебрякова Т. И. О некоторых морфологических закономерностях побегообразования у овсяницы луговой (*Festuca pratensis* Huds.). Бюлл. МОИП, отд. биол., 1959, т. 64, № 3.
14. Серебрякова Т. И. Некоторые закономерности формирования почек и побегов у луговых злаков. Бюлл. МОИП, отд. биол., 1961, т. 66, № 4.
15. Серебрякова Т. И. Морфогенез вегетативных органов и эволюция жизненных форм в семействе злаков. Докт. дисс., М., 1967.
16. Смелов С. П. Биологические основы луговодства. М., Сельхозгиз, 1947.
17. Смирнова О. В. Жизненный цикл сибирской пролески (*Scilla sibirica* Andrews). Биол. науки, 1967, № 9.
18. Старостенко А. Г., Бондаренко Н. В. и Ященко В. К. Углеводы чемерицы. Растительные ресурсы, 1969, т. 5, вып. 1.
19. Шенников А. П. Луговедение. Л., 1941.
20. Troll Wilhelm. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Erster Band. Jena, 1964.
21. Warming E. Über Sprossbau, Überwinterung, Verjungung Engler's Bot. Jahrb., 1883, Bd. 5.

Рекомендована кафедрой
ботаники Московского государствен-
ного педагогического института
им. В. И. Ленина

Поступила
15 мая 1971 г.