К ВОПРОСУ ОБ ОНТОГЕНЕЗЕ ГЮЛЬДЕНШТЕДТИИ ЦЕЛЬНОЛИСТНОЙ В УСЛОВИЯХ ГОРНОГО АЛТАЯ

Опарин Р.В., Гауэрт В.И.
Горно-Алтайский государственный университет, г. Горно-Алтайск

Комплексные исследования растительного покрова, исследования разнообразных сторон жизни биоценозов и отдельных вида растений Горного Алтая неразрывно связаны с учеными ботаниками Горно-Алтайского государственного университета, проводившими ежегодно полевые практики и экспедиционные работы со студентами, учеными и специалистами Центрального сибирского ботанического сада СО РАН, а также учеными других НИУ.

Все большее значение приобретает изучение возрастных состояний онтогенеза цветковых растений. Считая популяцию структурной единицей сообщества, Т.А. Работнов (1950) пришел к выводу, что «по состоянию возрастных групп в составе видовой ценопопулляции, по отсутствию некоторых из них, можно составить представление о прошлом, настоящем и даже будущем данного вида в ценозе». В онтогенезе изменяются не только форма, размеры, число отдельных органов, но и габитус – внешний облик всего организма – его жизненная форма, что существенно влияет на пространственную организацию популяции, на взаимоотношения со средой, в частности, с другими видами растений и животных. Очевидно, что морфо-онтогенетические исследования – первый и совершенно необходимый шаг в изучении объектов более высокого уровня организации: популяций, синузий, консорций, парцелл и сообществ в целом.

Периоды и возрастные состояния онтогенеза цветковых растений были предложены Т.А. Работновым (1950), детализированы А.А. Урановым (1975, 1976) (табл. 1).

Таблица 1

Периоды и возрастные состояния онтогенеза цветковых растений

Период	Возрастное состояние (возрастная группа)	Индексы (Уранов, 1975)
I. Латентный	1. Семена (растения находятся в состоянии покоящегося зародыша).	se
II. Прегенеративный	2. Проростки (растения с первичным побегом и корнем). 3. Ювенильные (молодые вегетативные растения). 4. Имматурные (полувзрослые вегетативные растения). 5. Виргинильные (взрослые вегетативные растения).	pl j im v
III. Генеративный	6. Молодые (ранне-) генеративные растения. 7. Средневозрастные (зрелые) генеративные растения. 8. Старые (поздне-) генеративные растения.	g_1 g_2 g_3
IV. Постгенеративный (старческий)	9. Субсенильные (старые) растения без генеративных побегов. 10. Сенильные (отмирающие) растения максимально маленькие без ветвящихся побегов.	ss s

У разных видов растений возрастные изменения проявляются по-разному. В наиболее общей форме их можно охарактеризовать следующими качественными признаками (табл. 2).

В настоящей статье приведены результаты наблюдений за онтогенезом редкого (Красная книга Республики Алтай, 1996, 2000) высокогорного, ксеропетрофитного, эндемичного травянистого растения гюльденштедтии цельнолистной - *Guldenstaedtia monophylla* Fish. из семейства бобовые – *Fabaceae*. Прежде этот вид растения назывался

гюльденштедтией однолистной, что не совсем соответствовало действительности. Безусловно, у многих бобовых растений листья состоят не из одной листовой пластинки, а из нескольких. Это могут быть: тройчатосложные, парно- и непарноперистосложные и пальчатосложные листья. У гюльденштедтии цельнолистной лист простой и состоит всего из одной листовой пластинки, отсюда ее старое название - гюльденштедтия однолистная. Однако листьев у этого растения много.

Таблица 2

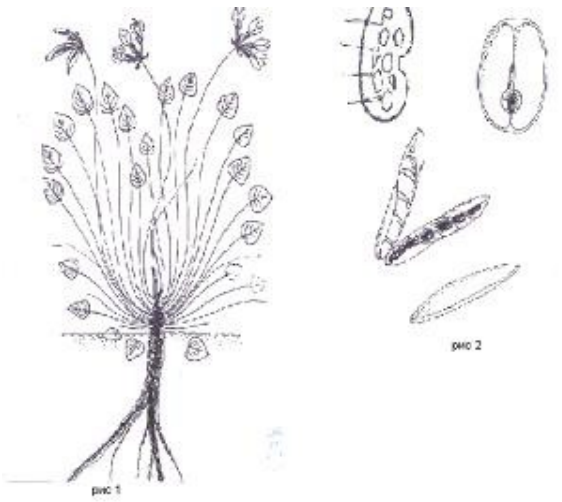
Общие признаки возрастных состояний в онтогенезе цветковых растений

Индекс возрастного состояния	Признаки
se	Растение находится в семени в состоянии покоящегося зародыша. Зародыш, как производное зиготы имеет в своих клетках диплоидный набор хромосом. Питание его гетеротрофное за счет веществ семени, хотя иногда зародыш может иметь зеленую окраску и, вероятно, способен к самостоятельному фотосинтезу.
pl	Смешанное питание (за счет веществ семени и ассимиляции первых листьев). Связь с семенем, наличие зародышевых структур: семядолей, первичного (зародышевого) побега и корня.
j	Простота организации, несформированность признаков и свойств, присущих взрослой особи. Наличие листьев иной формы и расположения. Потеря связи с семенем, как правило, отсутствие семядолей.
im	Наличие свойств и признаков переходных от ювенильных растений к взрослым: развитие листьев, побеговой и корневой системы переходного (полувзрослого) типа, появление отдельных взрослых черт в структуре побегов (например, смена типов нарастания, начало ветвления, появление плагиотропных побегов и т.д.) – сохранение отдельных элементов первычных (зародышевых) структур.
v	Преобладание взрослых черт в структуре особи. Развитие характерных для вида взрослых листьев, побеговой и корневой системы. Следует отметить, что у гомеобластных жизненных форм (Серебряков, 1952) разделение имматурных и виргинильных состояний представляет значительные трудности. Оба эти состояния по сути характеризуют переход от «детских» структур к «взрослым» и при незначительных изменениях внешнего вида особей в ходе онтогенеза не разделяются. В таком случае принято говорить об отсутствии имматурного состояния.
g_1	Дальнейшее развитие взрослых структур: появление генеративных побегов. Усиление процессов роста и формообразования в побеговой и корневой системах.
g_2	Максимальное развитие побеговой и корневой систем особей, окончательное становление жизненной формы, наибольшая семенная продуктивность и др.
g_3	Ослабление процессов роста и формообразования в побеговой и корневой системах, упрощение жизненной формы (потеря способности к разрастанию, резкое снижение числа генеративных побегов и др.).

ss	Полное отсутствие генеративных побегов, дальнейшее упрощение жизненной формы (смена способов нарастания, потеря способности к ветвлению, вторичное появление побегов переходного имматурного типа, чаще из спящих почек, уменьшение размеров и биомассы особи).
s	Предельное упрощение жизненной формы, вторичное появление некоторых «детских» черт в структуре особи (ювенильных листьев, отсутствие ветвления побегов и др.), максимальное уменьшение размеров и биомассы.

Гюльденштедтия цельнолистная интересна тем, что она весьма декоративна: красивые темно-зеленые округлые листья на длинных черешках, великолепные зигоморфные фиолетовые цветки, собранные по 2-6 в зонтики, последних может быть до 7. В июне-июле, во время цветения это небольшое растение буквально усыпано цветами. Гюльденштедтия цельнолистная – прекрасное кормовое растение, приспособленное к суровым высокогорным условиям. Поскольку ее охотно поедают домашние животные, она весьма редко встречается во флоре Горного Алтая. Гюльденштедтия - род маловидовой. Во флоре Горного Алтая известны лишь два ее вида: *Guldenstaedtia monophylla* Fish. - гюльденштедтия цельнолистная и *Guldenstaedtia verna* Boriss. – гюльденштедтия весенняя, малоцветковая. Гюльденштедтия цельнолистная – экологически и биологически узкоспециализированный вид с дизъюнктивным ареалом. В Горном Алтае произрастает исключительно на щебнистых, галечниковых и каменистых склонах, скалах, осыпях и сухих террасах рек. Экологический оптимум - каменистые, теплые склоны южных экспозиций на высоте 1300- 2100 м над ур.м. В Горном Алтае известны три местонахождения гюльденштедтии цельнолистной: 1 - верховье долины реки Катуни, близ устья ее притоков Чуи и Аргута; 2 – сухие берега небольшой р. Сальдьяр, протекающей по Чуйской высокогорной пустыне, находящейся на высоте более 2000 м над ур. м и 3 – хребты: Чулышманский, Катунский.

Гюльденштедтия цельнолистная – многолетнее поликарпическое травянистое растение, 10-15 см высотой. Листья длинно-черешковые с прилистниками, простые, округлые, цельнокрайние с перистым жилкованием. Цветки фиолетовые, неправильные, обоеполые. Околоцветник двойной: чашечка из 5 сросшихся чашелистиков, венчик из 5 лепестков, андроцей из 9 сросшихся и 1 свободной тычинки, гинецей апокарпный, завязь верхняя (рис. 1). Плод – боб до 3 см длиной и 0,5 см шириной с 5 мелкими (3-5 мм в диаметре), круглыми, жестко-шероховатыми семенами (рис. 2).



Гюльденштедтия цельнолистная - растение древнее, потенциально исчезающее, занесено в Красные книги Республики Алтай (1996, 2000).

Во время экспедиции нами была найдена гюльденштедтия цельнолистная 17 июля 2003 года в окрестностях села Большой Яламан (Онгудайский район) на 3-ей надпойменной террасе притока реки Катуни – Большой Ильгумень среди ксеропетрофитной растительности, представленной видами, встречающимися в большом количестве (cop): *Poa glauca* (мятлик сизый), P. *attenuata var. tschuensis*, (м. чуйский), *Stipa glareosa* (ковыль галечный); изредка (sp): *Artemisia frigida* (полынь холодная), *Astragalus multicaulis* (астрагал многостебельный), *A. lupulinus* (а. хмелевидный), *Saussurea salicifolia* (соссурея или горькуша иволистная) и редко (sol): *Thalictrum foetidum* (василистник вонючий), Oxytropis pumila (остролодочник малорослый).

Популяция данного вида оказалась малочисленной. Состояла она из разновозрастных

особей (табл. 3), среди которых доминировали прегенеративные (имматурные и виргинильные) и генеративные (молодые и зрелые) растения над постгенеративными (старческими): субсенильными и сенильными, что указывает на энергичные процессы возобновления гюльденштедтии цельнолистной в данном фитоценозе. Однако популяция этого вида, несмотря на высокую жизнеспособность и хорошую семенную продуктивность, не занимала в найденном месте произрастания большой площади, по всей вероятности из-за перевыпаса скота.

Несколько молодых экземпляров гюльденштедтии цельнолистной мы перенесли из естественных условий произрастания в город Горно-Алтайск, на пришкольный коллекционный участок Республиканской гимназии. Однако они не прижились в этих условиях и погибли. Семена, высеянные здесь же, дали всходы, но проростки развивались настолько слабо, что вскоре тоже погибли. Таким образом, пронаблюдать онтогенез гюльденштедтии цельнолистной в природе нам не удалось. Оставались лишь лабораторные условия. С этой целью 7 февраля 2005 года мы отобрали 17 лучших семян гюльденштедтии цельнолистной и высадили их в специальную емкость с черноземнолуговой почвой.

Таблица 3

Возрастные состояния онтогенеза гюльденштедтии цельнолистной в естественных условиях произрастания

Период онтогенеза	Возрастное состояние	Индекс	Общие признаки возрастных состояний	Кол-во особей на площадке
I. Латентный	1. Семена	se	Растения находятся в состоянии покоящегося зародыша, защищенного жесткой семенной кожурой. Питание гетеротрофное за счет семядолей зародыша.	
II. Прегенеративный	2. Проростки	pl	Два семядольных зеленых листочка диаметром 4-6 мм, питание смешанное.	-
	3. Ювенильные растения	j	Молодые вегетативные, самостоятельно питающиеся растения с 1-5 настоящими листьями, выполняющими функцию фотосинтеза.	-
	4. Имматурные растения	im	Полувзрослые вегетативные растения с более крупными листьями.	2
	5. Виргинильные растения	v	Взрослые вегетативные растения с максимальным количеством листьев (13).	2
	6. Молодые генеративные растения	g_1	Растения, имеющие первые генеративные побеги.	5

III. Генеративный	7. Зрелые генеративные растения	g_2	Растения с максимально развитой побеговой и корневой системой и наибольшей семенной продуктивностью (378).	6
	8. Старые генеративные растения	g_3	Растения с единичными генеративными побегами.	2
IV. Постгенеративный (старческий)	9. Субсенильные растения	ss	Растения, не имеющие генеративные побеги со сниженной биомассой особи.	1
	10. Сенильные растения	s	Максимально уменьшенная биомасса особи.	1

Наблюдения за ростом и развитием этого растения проводились в лабораторных условиях с февраля 2005 г включительно по апрель 2006 г. Результаты наблюдений оказались следующими: через 2 недели после посева семян над почвой появились всходы в виде тугих желтоватых комочков. Всхожесть семян составила 47%, то есть из 17 семян взошло 8. Эти 8 растений стали объектами наших наблюдений и биометрических измерений. Спустя еще неделю, т.е. 28 февраля, появились проростки (pl) в виде развернувшихся двух первых зеленых листочков – семядолей зародыша с идеально ровными краями без видимого жилкования. 14 марта появился первый настоящий лист, свернутый вдвое по центральной жилке, т.е. на верху оказался слегка опушенный нижний эпидермис листа, защищающий ювенильное растение (j) от перегрева и транспирации. Каждый появляющийся новый лист имел всегда свернутую вдвое листовую пластинку и очень короткий черешок. В течение марта и апреля развернулось в среднем 8 листочков, в мае – 5. в это время гюльденштедтия цельнолистная перешла из ювенильного (j) в имматурное (im) – молодое вегетативное возрастное состояние. Наибольшее количество листьев образуется в июне месяце. В июле начинался спад. Последний лист у гюльденштедтии цельнолистной появился 28 июля. Это 21–й лист по счету. После этого не появилось больше ни одного листа за последующие 6 месяцев. На каждом растении листьев оставалось не 21, а 8–13. Оказывается, в мае-июне по мере появления нового листа, листовая пластинка старого сбрасывается. Процесс идет синхронно: один лист появляется и один лист отмирает, если появляются одновременно два листа, то и два опадает. В июне по мере активного роста стержневой корневой системы и ее положительного геотропизма наблюдается процесс втягивания очень короткого надземного побега в почву. При этом с почвой в первую очередь начинают соприкасаться нижние, более старые листья. Они оказываются распластанными по земле. Листовые пластинки в течение 2–3 суток полностью минерализуются сапрофитной микрофлорой, прежде всего целлюлозоразрушающими микроорганизмами: актиномицетами (*Actinomyces griseus, A. cellulosae, A. viridis*), бактериями (*Cytophaga hutchinsonii, Sporocytophaga ellipsospora, Sorangium cellulosum*) и микроскопическими грибами (*Monotospora brevis, Gliobotrys alboviridis, Stachibotrys alternans, Chaetonium globosum, Ch. cochloides*). Участвуют в разложении растительных остатков и плесневые грибы: аспергиллы (*Aspergillus glaucus, A. niger, A. flavus) и пенициллы (Penicillium notatum, P. chrisogenum*).

Ежедневные наблюдения выявили интересные закономерности в биологии изучаемого растения. Во-первых, укороченный, 1 см надземный стебель в течение июня оказывается втянутым в почву, и растение выглядит уже как бесстебельное. Во–вторых, на протяжении марта, апреля и мая листовые пластинки имели несколько удлиненную форму, то – есть их длина превосходила ширину. Но в июне рост клеток в ширину стал опережать рост в длину и листовые пластинки из овальных превратились в округлые с максимальным диаметром 30

мм. В третьих, черешки листьев, как показали биометрические измерения имели максимальную длину в июне месяце. В среднем она составляла 130 мм. Наибольшее количество листьев образуется также в июне месяце. В научной литературе (Соболевская, 1984) указывается, что гюльденштедтия цельнолистная имеет зимнезеленые листья. Наши наблюдения показали, что это растение сбрасывает зеленую без изменения окраски листву в сентябре месяце, причем опадают только листовые пластинки, черешки остаются. В декабре опадают один за другим черешки листьев. Таким образом, листопад у гюльденштедтии цельнолистной происходит в 2 этапа: в сентябре отделяются листовые пластинки, а через 2 месяца – черешки листьев. В январе начинают появляться новые листочки, но уже не свернутые вдвое, видимо, нет необходимости при слабом зимнем освещении уменьшать рабочую поверхность листовых пластинок и бояться солнечного ожога. В апреле начинается вегетативное размножение. У каждого безлистного «пенечка» появляется 1-3 вегетативных побега, которые быстро развиваются в самостоятельные растения. Когда гюльденштедтия цельнолистная перейдет из прегенеративного периода в генеративный, сказать трудно. Наблюдения за ее онтогенезом будут продолжены.

Заключение

Гюльденштедтия цельнолистная, как вымирающее растение, как ценное кормовое и декоративное нуждается в изучении биологии, в охране, в прогнозировании, выявлении новых мест ее произрастания и в ежегодном контроле за состоянием известных популяций.

Для сохранения гюльденштедтии цельнолистной – редчайшего высокогорного вида, необходимо введение его в культуру, организация заказников и памятников природы во всех местах ее произрастания. В случае удачной интродукции гюльденштедтию цельнолистную можно рекомендовать как ценное кормовое растение для выращивания его семенами на больших площадях с обедненной, неразвитой каменистой или щебнистой почвой, малопригодной для других растений, т.к. гюльденштедтия цельнолистная, обитая высоко в горах на скалах (в их расщелинах), осыпях, галечниках, не требовательна к воде и почве. Как декоративное растение гюльденштедтию цельнолистную можно выращивать в альпинариях, украшать альпийские горки.

Литература

1. Красная книга Республики Алтай (растения). – Новосибирск, 1996.
2. Красная книга Республики Алтай (особо охраняемые территории и объекты). – Горно-Алтайск, 2000.
3. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. Тр. БИН АН СССР, серия 3, Геоботаника. – М.-Л., 1950.
4. Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1983.
5. Соболевская К.А. Исчезающие растения Сибири в интродукции. – Новосибирск: Наука, 1984.
6. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопулляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биологические науки. 1975, №2. - С. 7-34.
7. Уранов А.А. Ценопопулляции растений. – М.: Наука, 1976.