

**ОНТОГЕНЕЗ И ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА *ACONITUM KRYLOVII*
(*RANUNCULACEAE*) – ЭНДЕМИКА ГОРНОГО АЛТАЯ**

Л.В. Волкова

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: wolklv@mail.ru

Описан онтогенез редкого вида флоры Сибири, эндемика горного Алтая – *Aconitum krylovii* Steinb. На начальных этапах онтогенеза жизненная форма особей стержнекорневая, взрослые особи являются длиннокорневищными. Длиннокорневищная жизненная форма для видов рода *Aconitum* приведена впервые. В естественных ценозах Алтая совместно с *A. krylovii* произрастает *Aconitum septentrionale* Koell., морфологически очень сходный с *A. krylovii*. Показаны признаки, по которым эти два вида можно различать на разных этапах онтогенеза.

Ключевые слова: *Aconitum krylovii*, *Aconitum septentrionale*, онтогенез, онтогенетическое состояние, жизненная форма, длиннокорневищный вид, Горный Алтай.

**THE ONTOGENESIS AND THE LIFE-FORM OF THE *ACONITUM KRYLOVII*
(*RANUNCULACEAE*) WHICH IS THE ENDEMIC SPECIES OF MOUNTAIN ALTAI**

L.V. Volkova

Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: wolklv@mail.ru

Ontogenesis of a rare species of flora of Siberia, endemic of mountain Altai, *Aconitum krylovii* Steinb. is described. At the initial stages of ontogenesis the life-form of individuals are the short-rhizomatous, adult individuals are the long-rhizomatous. The long-rhizomatous life-form to species of the genus *Aconitum* described for the first time. In natural cenosis of Altai together with *A. krylovii* *Aconitum septentrionale* morphologically very similar to *A. krylovii* grows. Signs on which this two species can be distinguished at different stages of ontogenesis are shown.

Key words: *Aconitum krylovii*, *Aconitum septentrionale*, ontogenesis, ontogenetic stage, life-form, long-rhizomatous species, mountain Altai.

ВВЕДЕНИЕ

Aconitum krylovii Steinb. – редкий вид флоры Сибири, эндемик горного Алтая. Основная часть ареала расположена в пределах Республики Алтай, в Горно-Алтайском флористическом районе (Флора Сибири, 1993). Единичные местонахождения зарегистрированы в Алтайском крае, в Восточном Казахстане, в западной части Тувы (Щеголева, Эбель, 2005; Луферов, 2014). В Алтайском крае *A. krylovii* внесен в “Красную книгу” как редкий эндемичный вид, охраняется в заказнике “Каскад водопадов на р. Шинок” (южная часть Солонешенского р-на, на границе с Республикой Алтай) (Красная книга..., 2006). Произрастает в негустых горных лесах, на луговых склонах, лесных лугах, редко поднимается выше границы лесного пояса (Флора СССР, 1937; Флора Сибири, 1993).

Вид мало изучен. Краткое описание побеговой системы для близкородственных *A. krylovii*

видов рода приведено в монографии С.Н. Зиман (1985). Некоторые аспекты биологии вида изучались в интродукции (Семёнова, 2007). Сведений об онтогенезе *A. krylovii* в естественных условиях обитания, а также данных о численности, структуре и состоянии природных ценопопуляций вида в литературе не обнаружено.

В настоящей работе по материалам, собранным в естественном местообитании вида на Алтае, приводится описание онтогенетических состояний *A. krylovii* и обсуждается вопрос о жизненной форме вида.

Периодизация онтогенеза и выяснение жизненной формы особей – необходимый этап для исследования структуры ценопопуляций вида. Характер жизненной формы особей позволяет установить объем счетной единицы при изучении онтогенетического состава ценопопуляций, что также входило в задачу нашего исследования.

Одна из сложностей изучения онтогенеза *A. krylovii* в естественных ценозах Алтая заключается в том, что в растительных сообществах этот вид произрастает совместно с *Aconitum septentrionale*. Оба вида относятся к секции *Lycostonum* DC. рода *Aconitum*, которая объединяет корневищные акониты. Морфологически оба вида крайне сходны и по надземным побегам хорошо различимы только генеративные особи во время цветения – у *A. krylovii* цветки желтые, соцветие простое, почти неразветвленное, у *A. septentrionale* цветки грязно-

фиолетового цвета и сильно разветвленное соцветие. Исследователи отмечают, что начальные этапы онтогенеза у всех видов секции *Lycostonum* сходны и "...по морфологическим особенностям проростков и ювенильных растений близки к сведениям о *A. excelsum* Reichb.*" (Зиман, 1985, с. 74).

Поэтому еще одной из задач исследования был поиск признаков, которые позволяли бы различать растения этих двух видов в прегенеративном/постгенеративном состоянии и генеративные особи до их зацветания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал для периодизации онтогенеза *A. krylovii* был собран в северо-западной части Республики Алтай, в окрестностях с. Камлак Шебалинского района (51°37'32" с.ш., 86°45'15" в.д), на участке соснового леса, расположенного на северо-восточном склоне. Сосновый лес разновозрастный, с примесью березы, с разреженным подлеском из кустарников, травостой по составу папоротниково-осочково-вейниковый. На участке в значительном обилии произрастают как *A. krylovii*, так и *A. septentrionale*.

Растения аккуратно выкапывали, измеряли и гербаризировали для дальнейшего анализа. Измеряли высоту побегов, длину и ширину листовых

пластинок, длину и разветвленность соцветий, размеры элементов подземной сферы особей, число гипогеегенных побегов. В отдельных случаях выполняли зарисовку схемы распределения побегов в составе взрослых особей. Проанализировано около 200 особей *A. krylovii* и около 50 особей, преимущественно прегенеративных, *A. septentrionale*. При выделении онтогенетических периодов и состояний у *A. krylovii* использовали представления школы Работнова–Уранова о возрастных состояниях у растений (Смирнова и др., 1976).

Рис. 1–4 выполнены на основе гербарных образцов особей с помощью сканирующего прибора Herbscan (ЦСБС СО РАН, г. Новосибирск).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Прежде чем перейти к описанию онтогенетических состояний *A. krylovii*, следует остановиться на жизненной форме этого вида. Жизненные формы многолетних травянистых растений определяются совокупностью строения их надземных и подземных частей. По характеру надземных побегов все корневищные виды аконитов секции *Lycostonum* DC. сходны. Надземные побеги в этой группе видов укороченные вегетативные и удлиненные репродуктивные, полурозеточные, полициклические. Базальная часть годичных побегов формирует эпигеогенное корневище (Серебрякова, Польшцева, 1974; Михайловская, 1976; Зиман, 1985; Барыкина, 2005; Семёнова, 2007).

Подземные органы корневищных видов аконитов описывают как "сетчатое" или "дырчатое" корневище, возникающее в результате срастания "тяжей", "шнуровидных корней" или "корневых мочек", или как систему корневища, связанного с главным корнем, в результате "переплетения" и "срастания" корневых мочек (цит. по: Серебрякова, Польшцева, 1974). Одни авторы весь подземный орган растения считают корневищем, другие – корнем, расчлененным на вертикальные

тяжи, свободные или анастомизирующие (цит. по: Михайловская, 1976).

Подземные органы *A. krylovii* в литературе описываются крайне немногословно: "Корневище покрыто черными корневыми мочками" (Флора СССР, 1937, с. 206), "Корневище 5–8 мм толщиной" (Флора Сибири, 1993, с. 135), "Корневище многолетнее, внизу с переплетенными и частично сросшимися между собой корневыми мочками..." (Ворошилов, 1967, с. 36), "...Базальные части главного и боковых побегов, погружаясь в почву, образуют эпигеогенные ветви каудекса. Придаточные корни развиваются в конце ювенильной фазы и постепенно сменяют систему главного корня" (Зиман, 1985, с. 75). "Корневая система представлена корневищем, внизу которого переплетены вертикальные корни, которые частично срастаются корневыми мочками..." (Семёнова, 2007, с. 281).

Природу "сетчатой" структуры подземных органов корневищных аконитов на примере типичных представителей секции *Lycostonum* DC. *Aconitum orientale* Mill. и *A. septentrionale* изучили и описали Р.П. Барыкина с коллегами (1976) и И.С. Михайловская (1976). "Сетчатая" структура

* В настоящее время *Aconitum septentrionale* Koell (Черепанов, 1995).

подземного органа формируется в результате разрушения сильно развитых паренхимных тканей в сердцевине и первичных лучах корня и стебля. На стеблевой части подземного органа отмирают и выкрашиваются старые пазушные почки. В результате этих процессов обнажаются проводящие пучки, которые и образуют “сетку”. В проводящих пучках сохраняется камбий, за счет деятельности которого отдельные “тяги” проводящих пучков сохраняются длительное время и служат не только проводящими, но и запасными, и всасывающими органами. Такой геофильный орган продолжает нарастать как в его верхушечной части, так и в верхушечной части корня. С возрастом границы между стеблевой и корневой частью растения исчезают. В центральной части стеблекорня формируется полость, которая изнутри покрывается пробковой тканью. У старых особей происходит разрушение и отмирание фрагментов “сетки”, т. е. партикуляция стеблекорня, расчленение его на вертикальные участки, которые постепенно утрачивают связь друг с другом. При наличии почек такие партикулы продолжают существовать как самостоятельные растения. Одни авторы (Михайловская, 1976) не считают такую партикуляцию вегетативным размножением, а рассматривают как сенильный этап существования особи, другие – как обособление корневищных или побеговых партикул своеобразной формой вегетативного размножения (Барыкина, 2005).

Структура подземных органов в роде *Aconitum* является одним из систематических признаков, на основании которого виды его объединяются в секции. В настоящее время для многолетних аконитов секции *Lycostonum* описаны три жизненные формы: 1) короткостержнекорневой многолетник с полурозеточными полициклическими побегами; 2) вертикально-корневищные партикулирующие многолетники с полициклическими полурозеточными побегами; 3) вертикально-корневищные партикулирующие многолетники с дициклическими полурозеточными побегами (Барыкина, 2005). На начальных этапах онтогенеза все корневищные акониты представлены стержнекорневой жизненной формой (Серебрякова, Полынцева, 1974; Барыкина и др., 1976).

Наши материалы по онтогенезу *A. krylovii* позволяют говорить о длиннокорневищной жизненной форме этого вида, что будет показано ниже при описании онтогенетических состояний особей. В литературе сведения о длиннокорневищных видах рода *Aconitum* отсутствуют.

Латентный период

Этот период в природе автором не изучался, сведения приводятся по литературным данным. Семена *A. krylovii* имеют глубокий покой, нужда-

ются в длительной стратификации пониженными температурами (0–5 °С), прорастание их начинается весной при температуре 0–3 °С и продолжается на протяжении всего вегетационного сезона. В условиях интродукции всхожесть семян составила 91 % (Семёнова, 2007). По данным И.Ф. Сацыперовой (1972), в лабораторных условиях семена видов *Aconitum* секции *Lycostonum* всходят через 3–4 месяца.

Прегенеративный период

Проростки (pl) – растения высотой 6–7 см, имеют два длинночерешковых семядольных листа с широкоовальными листовыми пластинками, сердцевидными в основании (рис. 1, pl). Черешки на незначительном протяжении срастаются друг с другом, образуя трубку, что отмечалось и для других видов *Aconitum* (Барыкина и др., 1976). Гипокотиль короткий, главный корень простой, неветвящийся, проникает в почву на 2–3 см, развивает тонкие придаточные корни. В состоянии проростка растения пребывают весь первый вегетационный сезон.

В природе проростки разных видов корневищных аконитов не различимы.

Ювенильное состояние (j). Растения высотой от 10–15 до 20–25 см, одно-двулистные. Черешки листьев чаще голые, реже опушены в нижней части отстоящими волосками. Листовые пластинки округло-сердцевидные, трех-пятираздельные, с почти ромбовидными долями, надрезанными на зубцы с округлой верхушкой (см. рис. 1, j). Ширина листовых пластинок (4–9 см) почти вдвое превышает их длину (2–4 см), т. е. длину центральной доли. Это соотношение длины к ширине листовых пластинок розеточных листьев сохраняется на протяжении всего онтогенеза особей. На укороченном основании годичного побега отмечаются 1–2 чешуевидных листа с почками возобновления в их пазухах. Начинается формирование вертикального эпигеогенного корневища. Корневище не превышает в длину 10–30 мм, в диаметре 1–4 мм, нарастает моноподиально. Главный корень проникает в почву на 5–6 см. Продолжительность состояния – не менее 3–5 лет.

Уже в этом онтогенетическом состоянии у некоторых особей наблюдается начало формирования “сетки” вертикального подземного органа. У самых крупных экземпляров из почек на корневище появляются гипогеогенные побеги (плагиотропные корневища). Они не превышают в длину 4 см, в диаметре 0.1 см.

Более чем у половины обследованных особей ювенильного облика главный корень отсутствует. Подземная сфера таких особей представлена вертикальным укороченным корневищем эпигеогенного происхождения, которое формируется на

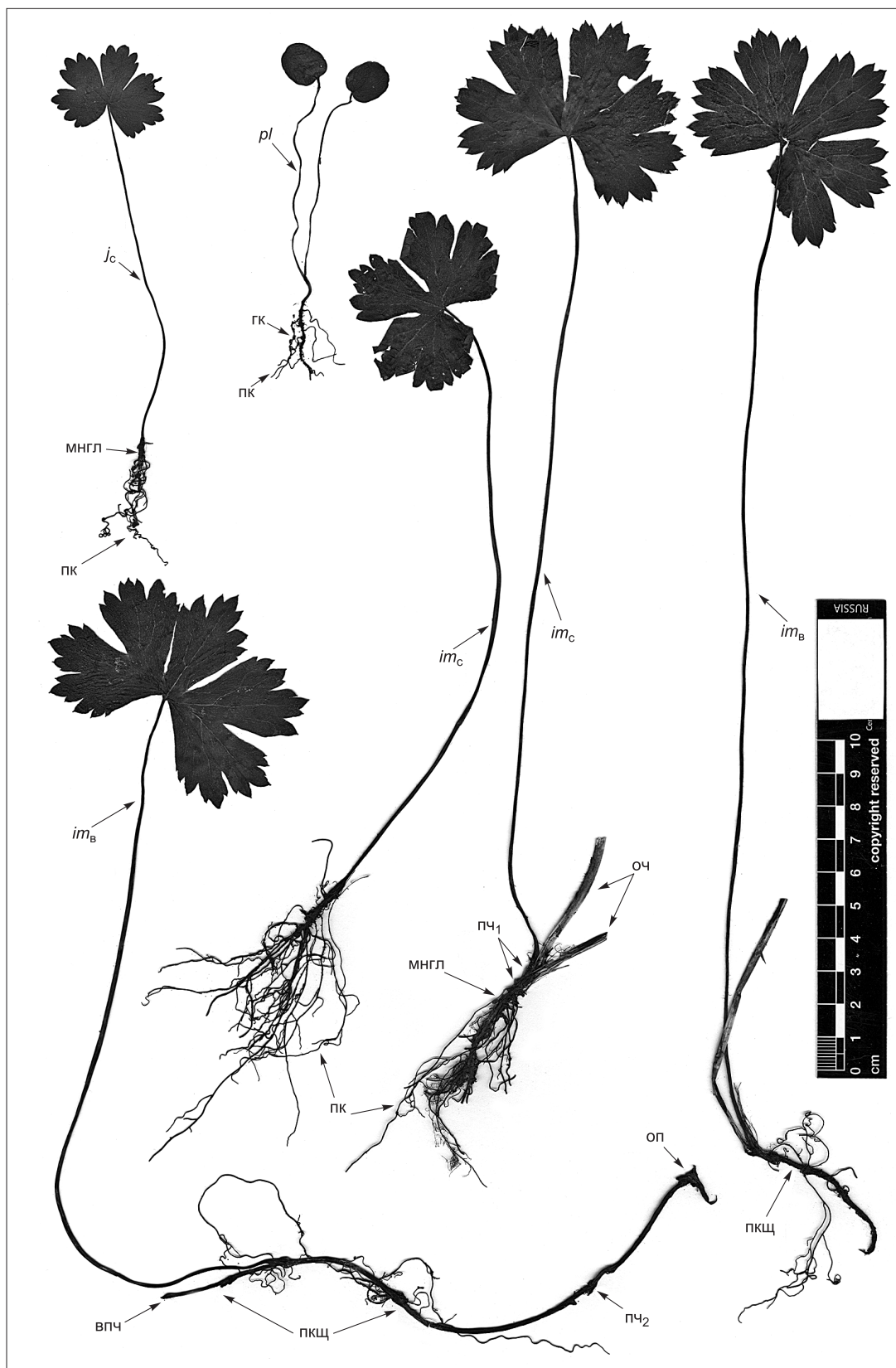


Рис. 1. *Aconitum krylovii*, прегенеративные особи:

pl, j_c, im_c, im_b – проросток, ювенильная, имматурные особи, семенного (с) или вегетативного (в) происхождения.
 гк – главный корень, пк – придаточные корни, мнгл – многолетнее корневище, пкщ – плагиотропные корневища или гипогеегенные побеги, пч₁ – почки возобновления на многолетнем корневище, пч₂ – почки на плагиотропных корневищах, впч – верхушечная почка плагиотропного побега, оч – остатки черешков листьев прошлого года, оп – остатки побегов прошлых лет.

верхушке удлинённого плагиотропного корневища. Иными словами, это особи вегетативного происхождения. И в эпигеогенной, и в гипогеогенной части подземной сферы особи развиваются тонкие придаточные корни. Диаметр “материнского” плагиотропного корневища составляет 3–4 мм, длина его варьирует от 4–5 до 9–15 см. Ювенильные особи вегетативного происхождения отличаются от семенных более крупными размерами побегов и листовых пластинок, у них чаще наблюдается развитие не одного, а двух ассимилирующих листьев. На рис. 1 не приводится образец ювенильной особи вегетативного происхождения, по структуре побегов они сходны с имматурными особями вегетативного происхождения.

Так же, как и проростки, ювенильные особи разных видов корневищных аконитов плохо различимы. По сравнению с ювенильными особями произрастающего здесь же *A. septentrionale*, у растений *A. krylovii* опушение на черешках (если оно есть) не прижатое, а горизонтально отстоящее, волоски довольно длинные, видимые визуально. Для *A. septentrionale* характерно опушение прижатыми и более короткими волосками (Флора СССР, 1937). Листовые пластинки ювенильных растений *A. krylovii* более тонкие, чем у *A. septentrionale*, что может быть обусловлено меньшим числом слоев мезофилла (Барыкина и др., 1976). Наличие гипогеогенных побегов также свидетельствует о принадлежности особи к *A. krylovii*, но этот признак не постоянный. Других явных различий между этими двумя видами на данном этапе онтогенеза не наблюдается.

В растительном сообществе, где собирался материал для исследования, распределение *A. krylovii* и *A. septentrionale* неравномерное, образует мозаику пятен (скоплений) различной плотности. При повидовой дифференциации молодых особей внимание обращали на приуроченность особей к скоплениям того или другого вида.

Имматурное состояние (im). Высота побегов в среднем составляет 40–45 см (от 25 до 50 см). Как и в ювенильном состоянии, побеги чаще одиночные. Ассимилирующих листьев от 1 до 3, у половины обследованных имматурных особей развивается единственный ассимилирующий лист. Листовые пластинки по форме округло-овальные, 3–5-раздельные, доли их обратотреугольные, надрезанные на зубцы с заостренными верхушками (см. рис. 1, im). Длина листовой пластинки составляет 6–9 см, ширина – 12–20 см. Практически у всех особей черешки листьев опушены хорошо заметными горизонтально отстоящими волосками, у единичных экземпляров опушение отсутствует.

Среди почти 40 имматурных растений обнаружены единичные особи, имеющие вертикально-

стержнекорневую структуру многолетнего подземного органа – стеблекорня. Предположительно, это особи семенного происхождения (см. рис. 1, im_с). На эпигеогенной части корневища таких особей многочисленны почки возобновления (пч₁), обильны придаточные корни. Большая часть имматурных растений вегетативного происхождения и представляют собой партикулы, т. е. отделившиеся фрагменты более взрослых особей (см. рис. 1, im_б). В основании ортотропного побега и в местах формирования на плагиотропном корневище боковых почек образуются пучки тонких придаточных корней (см. рис. 1, пк). Хорошо заметна сетчатая структура стеблекорня.

Экземпляр в нижней части рис. 1 представляет собой имматурную особь, сформировавшуюся из верхушечной почки плагиотропного корневища предыдущего ортотропного побега, остатки которого хорошо видны на этом образце (см. рис. 1, оп). Длина “материнского” для данной особи плагиотропного корневища составляет около 14 см, диаметр – 2–3 мм, а продолжительность его развития не менее 3 лет. Годичный прирост корневища около 5 см. На этом же экземпляре видно, что имматурные особи вегетативного происхождения способны продуцировать собственные гипогеогенные побеги, часто всего один. Реализация верхушечных почек этих гипогеогенных побегов в надземные ортотропные побеги происходит, вероятно, уже в виргинильном онтогенетическом состоянии.

Возраст имматурных партикул составляет 2–3 года. Абсолютный возраст семенных имматурных особей не превышает 5–7 лет, т. е. продолжительность имматурного состояния невелика – 2–3 года.

Виргинильное состояние (v). Высота побегов виргинильных особей достигает 60–70 см, в среднем около 50 см. Побеги одно-двухлистные, часть особей развивает 3–4 ассимилирующих листа. Листовые пластинки 8–13 см в длину, 16–20 см в ширину, в очертании округлые, глубоко 5–7-раздельные, надрезанные на широкоромбовидные зубчатые доли (рис. 2, v_с). На черешках листьев хорошо заметно опушение отстоящими волосками. Доли листовых пластинок расположены в одной плоскости, не заходят друг на друга, как это описано для взрослых особей *A. septentrionale* (Флора СССР, 1937). С учетом характера опушения черешков это позволяет различать по надземным побегам виргинильные особи этих двух видов при их совместном произрастании. У некоторой части виргинильных особей *A. krylovii* опушение черешков очень редкое или отсутствует.

Среди обследованных виргинильных особей единичные экземпляры можно отнести к особям семенного происхождения (см. рис. 2, экземпляр



Рис. 2. *Aconitum krylovii*, виргинильные особи:

v_c, v_b – виргинильные особи (с) и вегетативного (в) происхождения; im_n – партикула имматурного онтогенетического состояния в составе виргинильной особи. Остальные обозначения см. на рис. 1.

слева). У таких особей в подземной сфере формируется вертикальный или косовертикальный стеблекорень длиной 6–7 см, диаметром в стеблевой части до 1 см, с хорошо выраженной сетчатой структурой по всей длине. В верхней части стеблекорня сохраняются почки возобновления (см. рис. 2, пч₁). Побег нарастает моноподиально.

Основная масса обследованных виргинильных особей представлена партикулами вегетативного происхождения, как правило, однопобеговыми (см. рис. 2, экземпляры справа). Моноподиальный тип нарастания побегов сменяется симподиальным. Очередные побеги ди-трициклические, отрастают из боковых почек в основании побега прошлого года. Остатки ортотропных побегов прошлых лет хорошо различимы на подземных органах (см. рис. 2, оп). Часть виргинильных особей имеют в своем составе 2–3 побега, представляющих собой парциальные побеги.

С появлением ортотропного побега из верхушечной почки плагиотропного гипогенного побега последний становится “коммуникационным корневищем” (Смирнова, 1974; Смирнова, Торопова, 1974), связывающим новую парциаль с материнской особью. При этом парциали могут быть онтогенетически более молодыми, чем материнская особь, например, имматурными (см. рис. 2, особь в центре).

Эпигенный участок корневища виргинильной особи достигает 1.5–3.0 см в длину, 0.8–1.0 см в диаметре. Из почек в базальной части эпигенного корневища отрастают очередные гипогенные побеги, часто единственный.

Обращает на себя внимание своеобразная структура коммуникационных (плагиотропных) корневищ, которые на отдельных участках разединены продольно на 2–3 тяжа диаметром не более 1 мм (см. рис. 2, пкщ, экземпляры в центре рисунка и справа). На отдельных тяжах сохраняются почки возобновления (см. рис. 2, пч₂). Вероятно, природа такого “расщепления” корневищ та же, что и при образовании “сетки” стеблекорня, т. е. отмирание и выкрашивание паренхимных тканей гипогенного побега. Первые признаки “расщепления” плагиотропных корневищ наблюдаются уже у имматурных особей – в форме продольных щелевидных углублений на гипогенных побегах.

Возраст виргинильных партикул 3–4 года, абсолютный возраст виргинильных особей семенного происхождения не менее 10 лет. Установить продолжительность виргинильного состояния так же, как и прегенеративного периода в целом, не представляется возможным.

Генеративный период

Этот период начинается с появлением репродуктивных побегов, вероятно, не ранее чем на

10 год жизни семенной особи. В изученной популяции все генеративные особи являются вегетативно возникшими партикулами, генеративных особей семенного происхождения не обнаружено. Репродуктивные побеги полурозеточные, удлиненные, равномерно облиственные, с верхушечным простым или слабо разветвленным соцветием. Укороченная часть побега несет чешуевидные листья с пазушными почками и 1–2 длинночерешковых (“прикорневых”) листа, по размерам и форме листовых пластинок сходных с листьями виргинильных особей. По составу особей, размерам репродуктивных побегов и их флоральной зоны, по размерам эпигенного корневища и гипогенных побегов выделяются молодое, зрелое и старое генеративные состояния.

Молодые генеративные особи (g_1) в наземной сфере представлены, как правило, единственным репродуктивным побегом высотой 110–160 см, развивают 1–2 “прикорневых” листа, 4–5 стеблевых листьев, соцветие длиной 4–15 см, простое или несущее в нижней части 2–3 боковые ветви. Генеративные побеги ди-трициклические. Эпигенная часть корневища g_1 -особей сетчатой структуры длиной 1.5–2.0 см и столько же в диаметре (рис. 3, g_1). У растений регистрируется до четырех гипогенных побегов разной длины и возраста. Молодые, 1–2-летние, гипогенные побеги отличаются от более старых светлой окраской и целостной структурой.

Часть g_1 -особей – двухпобеговые, при этом второй побег представляет собой парциаль, как правило, имматурного облика (см. рис. 3, g_1). Расслоение участков коммуникационных корневищ на отдельные тяжи, начавшееся в прегенеративном периоде, усиливается.

Зрелые генеративные особи (g_2) в своем составе могут содержать от 2–4 до 8 генеративных побегов и до 4–5 вегетативных, реже представлены единственным генеративным побегом. Высота генеративных побегов от 130 до 190 см, число “прикорневых” листьев увеличивается до 3–4, стеблевых – до 6. Соцветие длиной 10–15 см, более разветвленное, чем у g_1 -особей, формирует 5–6 боковых ветвей.

Как и у молодых генеративных особей, побеги в составе особи являются парциалами, сформировавшимися в результате отрастания и развития ортотропных побегов из верхушечных почек гипогенных побегов (см. рис. 3, g_2). Реже дополнительные ортотропные побеги формируются из боковых почек на эпигенном корневище. Побеги зрелой генеративной особи ди-тетрациклические. Эпигенное корневище горизонтальное или косовертикальное, структуры наподобие каудекса растения не образуют.

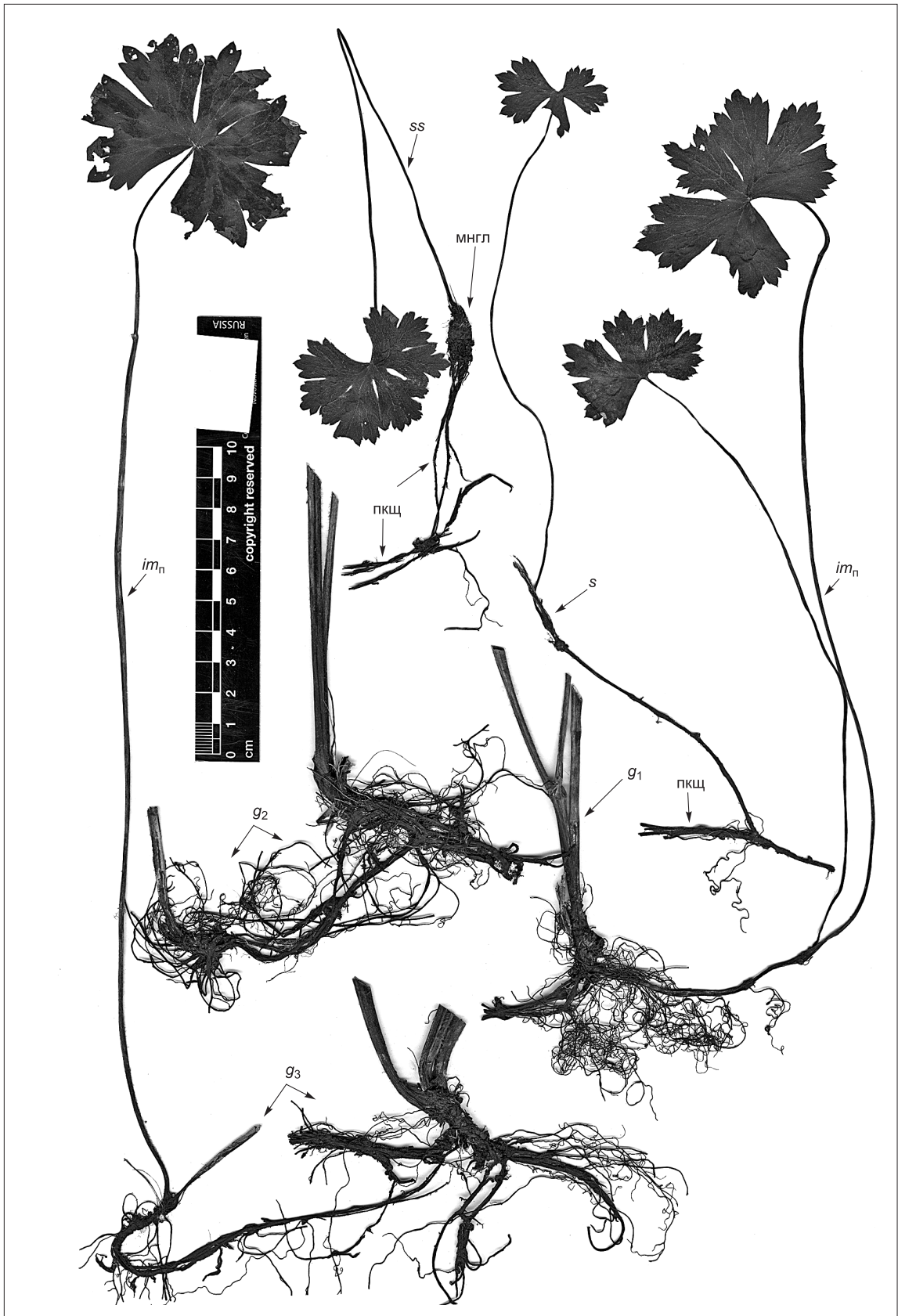


Рис. 3. *Aconitum krylovii*, генеративные и постгенеративные особи:

g_1, g_2, g_3 – генеративные особи, соответственно молодая, зрелая, стареющая и их парциальные побеги (im_n); ss – субсенильная особь, s – сенильная особь; мнгл – многолетнее корневище субсенильной особи, пкщ – плагиотропные корневища субсенильной и сенильной особей.

Экземпляр двухпобеговой g_2 -особи представлен на рис. 3, оба ее побега генеративные. Парциальный побег по развитию соответствует молодой генеративной особи (g_1). Хорошо видно расслоение коммуникационного корневища на несколько тяжей. Размеры эпигеогенного корневища “материнской” партикулы: длина 3.0–4.0 см и диаметр до 1.5 см. На рис. 4 продемонстрирован экземпляр зрелой 3-побеговой генеративной особи (см. рис. 4, а). У этой особи сформированы два ортотропных парциальных побега и пять растущих гипогеогенных побегов. Парциальные побеги по развитию соответствуют иммаурному (справа) и виргинильному (слева). Приведена также схема фрагмента зрелой генеративной особи, включающей участок старого корневища, две генеративные парциали, четыре вегетативных парциальных побега и девять гипогеогенных побегов (см. рис. 4, б). У взрослых особей гипогеогенные побеги обладают анизотропией – могут развиваться как плагитропно в приповерхностном слое почвы, так и погружаться в почву до 20 см, и вновь подниматься к поверхности почвы.

Взрослая особь представляет собой сложную систему ортотропных парциальных и растущих

гипогеогенных побегов, связанных между собой коммуникационными корневищами.

Старое генеративное состояние (g_3). Особи 2–6-побеговые, состоят из 1–2 генеративных и 1–4 вегетативных парциалей. Вегетативные парциали соответствуют иммаурному или виргинильному состояниям (см. рис. 3, g_3). Появляются также парциали с побегами сенильного облика. Высота генеративных побегов 130–170 см, вегетативных – 45–50 см, побеги сенильных парциалей – около 20 см. Вегетативные побеги одно-двухлистные, реже развивается до 4 листьев. Генеративный побег несет 1–2 “прикорневых” листа, 4–5 стеблевых, соцветие длиной 10–15 см, простое неразветвленное или с 2–4 боковыми ветвями. Гипогеогенных побегов разной длины и возраста регистрируется от 3 до 5.

Отличить старые генеративные особи от молодых по надземным побегам часто невозможно, но они хорошо различаются по структуре подземной сферы. У g_3 -особей, по сравнению с g_1 -особями, более развита эпигеогенная часть корневища и более разветвленная сеть подземных корневищ (см. рис. 3). Кроме того, у молодых генеративных особей продолжительность развития

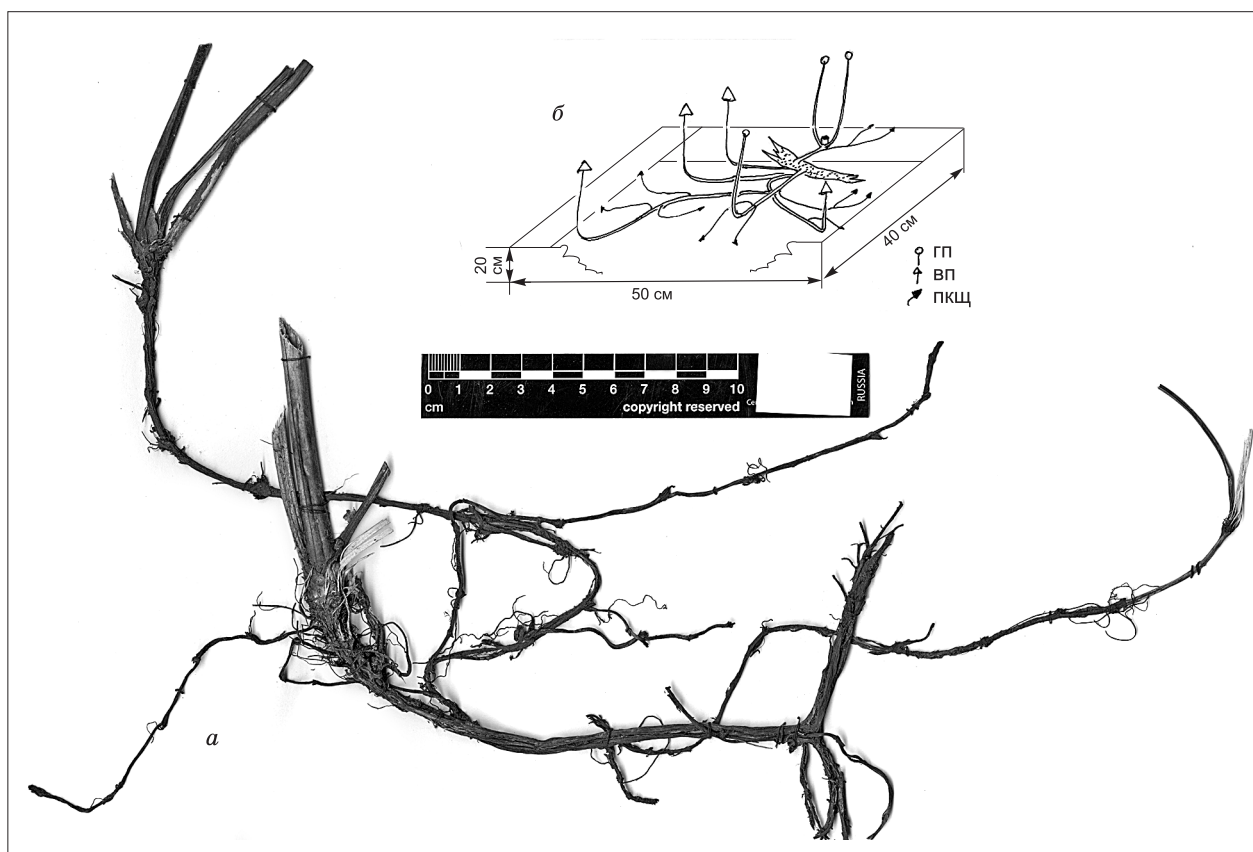


Рис. 4. Генеративные особи *Aconitum krylovii*:

а – фрагмент генеративной особи с двумя парциальными побегами; б – схема фрагмента генеративной особи с генеративными, вегетативными и гипогеогенными побегами (пояснения см. в тексте).

гп – генеративный побег, вп – вегетативный побег, пкщ – плагитропное корневище.

гипогеогенных побегов до момента реализации в ортотропный побег, по-видимому, меньше, чем у старых генеративных особей. На рис. 3 у молодой g_1 -особи возраст коммуникационного корневища, связывающего иммаатурную парциаль с материнской, не более 2–3 лет. Возраст коммуникационного корневища иммаатурной парциали в составе g_3 -особи – не менее 6 лет.

Увеличение продолжительности развития гипогеогенных побегов у стареющих генеративных особей по сравнению с молодыми, вероятно, говорит о затухании ростовых процессов. Максимальный возраст коммуникационных корневищ или, иными словами, продолжительность развития гипогеогенных побегов, у старых генеративных особей составил 8 лет. Средняя длина таких корневищ 10–17 см, максимальная достигает 40 см.

Разрушение коммуникационных корневищ приводит к обособлению парциальных побегов и групп побегов, т. е. к вегетативному размножению особей. Вегетативное размножение начинается не ранее виргинильного состояния, особенно активно происходит на протяжении генеративного периода.

По данным Г.П. Семёновой (2007), в условиях культуры семенные растения *A. krylovii* зацветали на 2–3 год жизни и формировали до 6–12 боковых генеративных побегов на одном растении. Наличие у растений гипогеогенных побегов автор не отмечает. По-видимому, в условиях культуры *A. krylovii* развивается как стержнекорневой многолетник, не образуя гипогеогенных побегов.

Постгенеративный период представлен **субсенильным (ss)** и **сенильным (s)** онтогенетическими состояниями.

Постгенеративные особи чаще представлены однопобеговыми партикулами (см. рис. 3, ss, s). Среди субсенильных особей встречаются 2–4-побеговые. На протяжении постгенеративного периода высота побегов снижается от 65–50 до 35–20 см, число ассимилирующих листьев уменьша-

ется от 2–5 до 1. Могут наблюдаться возврат к моноподиальному типу нарастания побегов (см. рис. 3, ss) и появление листьев с листовыми пластинками ювенильной формы и размеров (см. рис. 3, s).

Субсенильные особи по развитию надземных побегов сходны с виргинильными, но хорошо различаются по структуре подземных органов. В подземной сфере у постгенеративных особей прекращается образование придаточных корней и гипогеогенных побегов. Субсенильные и сенильные партикулы часто формируются на гипогеогенных побегах, отрастающих из почек, сохранившихся на плагиотропных корневищах или их фрагментах (см. рис. 3, ss, s). Возраст субсенильных партикул составляет от 3 до 6 лет, сенильных – 2–3 года. С учетом продолжительности развития гипогеогенных побегов и возраста субсенильных и сенильных партикул продолжительность постгенеративного периода, вероятно, не менее 10 лет.

При совместном произрастании *A. septentrionale* и *A. krylovii* постгенеративные особи этих двух видов достоверно различимы только по строению подземных органов.

Общую продолжительность большого жизненного цикла длиннокорневищных растений оценивают от 50–70 до 100–150 лет и более (Работнов, 1950; Смирнова, Торопова, 1974). Продолжительность онтогенеза *A. krylovii*, по-видимому, составляет не менее 50 лет, более половины этого срока приходится на генеративный период.

Жизненные формы видов рода *Aconitum* неоднократно привлекали внимание исследователей (Серебрякова, Полицева, 1974; Барыкина и др., 1976, 1977; Ворошилов, 1977; Литвиненко, 1977, 1997; Зиман, 1980, 1985; Барыкина, 2005; Нестеренко, Колдаева, 2008). Однако длиннокорневищных форм до сих пор не описывалось. Вероятно, *A. krylovii* не попал в поле зрения исследователей в связи с ограниченностью своего ареала.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В онтогенезе *A. krylovii* выделены три онтогенетических периода и девять онтогенетических состояний: проростки, ювенильное, иммаатурное, виргинильное состояния (прегенеративный период), молодое, зрелое и старое генеративные состояния (генеративный период), субсенильное и сенильное состояния (постгенеративный период).

Молодые и старые генеративные особи, а также виргинильные и субсенильные сходны по развитию надземных побегов и хорошо различимы только по структуре подземной части особей.

На начальных этапах онтогенеза растения представлены стержнекорневой жизненной фор-

мой, начиная с иммаатурного–виргинильного состояний – длиннокорневищной. Взрослая особь – это система надземных ортотропных (парциальные побеги или парциали), подземных гипогеогенных побегов и связывающих парциали коммуникационных корневищ. Ортотропные побеги первоначально нарастают моноподиально, с виргинильного состояния – симподиально, формируют вертикальное или косовертикальное эпигеогенное корневище, у взрослых особей сетчатого строения. Гипогеогенные побеги отрастают из почек в базальной части эпигеогенного корневища, продолжительность их подземного развития до

8 лет, годичный прирост их составляет до 5 см. Гипогеогенные побеги анизотропны, пронизывают почву до 20 см. Верхушечная почка гипогеогенного побега реализуется в надземный ортотропный побег имматурного или виргинильного состояния. Гипогеогенные побеги могут отрастать из старых почек, сохранившихся на коммуникационных корневищах. Эти гипогеогенные побеги обычно реализуются в надземные побеги субсенильного и сенильного состояний.

Коммуникационные корневища в среднем от 10–15 до 40 см длиной, продолжительность их существования от 3–4 до 8 лет. Характерная особенность коммуникационных корневищ – продольное расщепление их на отдельные тяжи. Первые признаки такого расщепления наблюдаются на гипогеогенных побегах имматурных особей. Формирование расщепленных корневищ, по-видимому, происходит по тем же причинам, что и формирование сетчатого стеблекорня, т. е. в результате разрушения и выкрашивания паренхимных тканей корневища.

С отмиранием участков коммуникационных корневищ происходит обособление парциалей, т. е. вегетативное размножение, которое может начинаться уже в виргинильном состоянии, но наиболее активно – в генеративном периоде. Вегетативное размножение сопровождается неглубоким омоложением дочерних особей и преобладает в ценопопуляции над семенным.

При изучении онтогенетической структуры ценопопуляций вида следует учитывать особенности жизненной формы особей и в качестве счетной единицы использовать фитоценотическую единицу – особь семенного происхождения, вегетативно возникшую партикулу или пространственно обособленную парциаль.

При совместном произрастании в ценозах обоих видов вегетирующие растения *A. krylovii* отличаются характером опушения черешков листьев и структурой листовых пластинок. У *A. krylovii* опушение отстоящими, относительно длинными волосками, у *A. septentrionale* – прижатое, короткими волосками. Листовые пластинки листьев *A. krylovii*, как правило, более тонкие, чем у *A. septentrionale*, у взрослых особей их доли расположены в одной плоскости, не заходят друг на друга, как у *A. septentrionale*. Однако эти признаки не достаточно четкие. В большинстве случаев различие взрослых особей этих двух видов наиболее надежно по структуре подземных органов.

При определении видовой принадлежности проростков, ювенильных растений, а также имматурных и виргинильных семенного происхождения, имеющих стержневой стеблекорень и не образовавших гипогеогенных побегов, следует учитывать горизонтальную мозаику распределения этих видов в ценозе, доминирование *A. krylovii* или *A. septentrionale* в скоплении, к которому приурочены конкретные особи.

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р.П.** Морфолого-экологические закономерности соматической эволюции в семействе лютиковых (*Ranunculaceae* Juss.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2005. Т. 10, вып. 3. С. 44–67.
- Барыкина Р.П., Гуланиян Т.А., Чубатова Н.В.** Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секции *Lycostopium* DC. в онтогенезе // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 1. С. 99–116.
- Барыкина Р.П., Гуланиян Т.А., Чубатова Н.В.** К вопросу о направлениях эволюции жизненных форм в роде *Aconitum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып. 3. С. 114–124.
- Ворошилов В.Н.** Сибирские виды рода *Aconitum* // Бюл. ГБС. 1967. Вып. 64. С. 33–40.
- Ворошилов В.Н.** Замещающая двулетность как этап перехода между монокарпической и поликарпической формами роста // Бюл. ГБС. 1977. Вып. 106. С. 71–78.
- Зиман С.Н.** Эколого-морфологический анализ семейства *Ranunculaceae* // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 8. С. 120–1130.
- Зиман С.Н.** Морфология и филогения семейства Лютиковых. Киев, 1985. 247 с.
- Красная книга Алтайского края.** Барнаул, 2006. 261 с.
- Литвиненко О.И.** Морфогенез и эволюционные взаимоотношения жизненных форм некоторых видов рода *Aconitum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82, вып.34. С. 68–77.
- Литвиненко О.И.** Морфогенез и строение подземных органов некоторых видов рода *Aconitum* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1997. 20 с.
- Луферов А.Н.** О некоторых находках видов семейства *Ranunculaceae* в Азиатской России // Turczaninowia. 2014. Вып. 17. С. 69–71.
- Михайловская И.С.** Особенности анатомической структуры геофильного органа борца высокого *Aconitum excelsum* // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81, вып. 6. С. 95–111.
- Нестеренко М.А., Колдаева М.Н.** Жизненные формы редких видов *Aconitum* дальневосточной флоры // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Материалы Междунар. науч. конф., посвящая 135-летию со дня рождения И.И. Спрыгина (13–16 мая 2008 г.). Пенза, 2008. Ч. 1. С. 62–64.
- Работнов Т.А.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений // Тр. БИН АН СССР. Геоботаника. 1950. Вып. 6. С. 7–197.
- Сацыперова И.Ф.** Биологические особенности семян лютиковых // Тр. БИН. Сер. V. 1972. Вып. 16. С. 136–147.

- Семёнова Г.П.** Редкие и исчезающие виды флоры Сибири: биология, охрана. Новосибирск, 2007. 281 с.
- Серебрякова Т.И., Полинцева Н.А.** Ритм развития побегов и эволюция жизненных форм в роде *Aconitum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79, вып. 6. С. 78–98.
- Смирнова О.В.** Особенности вегетативного размножения травянистых растений дубрав в связи с вопросом самоподдержания популяций // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М., 1974. С. 168–195.
- Смирнова О.В., Торопова Н.А.** О сходстве жизненных циклов и возрастного состава ценопопуляций некоторых длиннокорневищных растений дубрав // Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их онтогенезом. М., 1974. С. 56–69.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д.** Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). М., 1976. С. 14–44.
- Флора Сибири.** Новосибирск, 1993. Т. 6. С. 135.
- Флора СССР.** М.; Л., 1937. Т. 7. С. 183–236.
- Черепанов С.К.** Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
- Щеголева Н.В., Эбель А.Л.** О видах лютиковых (*Ranunculaceae*) – эндемиках Алтае-Саянской флористической провинции // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы IV науч.-практ. конф. (12–14 дек. 2005 г., Барнаул). Барнаул, 2005. С. 93–94.