

УДК 582.998.2:581.4:581.8

DOI: 10.14258/pbssm.2021055

Морфология и анатомия *Anthemis caucasica* Chandjian (Asteraceae Dumort.) на альпийских лишайниковых пустошах Северо-Западного Кавказа

Morphology and anatomy *Anthemis caucasica* Chandjian (Asteraceae Dumort.) in Alpine lichen tundra northwest Caucasus

Любезнова Н. В.

Lyubeznova N. V.

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия. E-mail: nvlubeznova@gmail.com
Lomonosov's Moscow State University, Moscow, Russia

Реферат. Для эндемика высокогорий Кавказа *Anthemis caucasica* Chandjian характерны ряд специфических приспособлений в анатомическом, морфологическом строении и онтогенезе, которые позволили успешно адаптироваться в суровых условиях жизни, характерных для альпийских лишайниковых пустошей. Для *A. caucasica* характерны защита от жесткого ультрафиолетового излучения, большой запас питательных веществ, умеренность в росте и цветении. Горизонтально лежащие корневища оптимальны для занятия сильнокаменистых территорий с низкой конкуренцией.

Ключевые слова. Альпийские лишайниковые пустоши, анатомия, жизненные формы, морфология, *Anthemis caucasica* Chandjian.

Summary. We have studied the morphological and anatomical structure of *Anthemis caucasica* Chandjian – the endemic of alpine zone of the Caucasus. The plant is characterized by protection from hard ultraviolet radiation, a large supply of nutrients, moderate growth and flowering. Horizontally lying rhizomes are optimal for occupying highly stony areas with low competition.

Key words. Alpine lichen tundra, anatomy, *Anthemis caucasica* Chandjian, lives forms, morphology.

Высокогорные районы занимают всего 2 % площади суши земного шара. В то же время растительность высокогорий уникальна, в составе их флоры входит много эндемичных видов. В настоящее время растительность высокогорных районов Кавказа подвергается неконтролируемому выпасу и большой рекреационной нагрузке вне заповедных районов сильно обеднена. Альпийские лишайниковые пустоши занимают большие площади в альпийском поясе, встречаясь на наветренных гребнях и крутых склонах, где зимой снежный покров тонок или отсутствует. Для почв этих сообществ характерно глубокое (до 40 см) промораживание, а в июле-августе наблюдается более сильный прогрев почвы в дневные часы, чем в остальных сообществах. Основными доминантами являются кустистые лишайники, из сосудистых растений преобладают гемикриптофиты (Онипченко, 1986). Одним из видов является *Anthemis caucasica* Chandjian (*A. marschalliana* auct. non Willd.), кроме пустошей, произрастающих на скалах и каменистых субальпийских лугах Северо-Западного Кавказа (Зернов и др., 2015). Латинское название вида приведено в соответствии с «Определителем сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики» (Зернов и др., 2015).

Наблюдения и сбор материала для морфолого-анатомического изучения были проведены в 2006–2008 годах на альпийских лишайниковых пустошах хребта Малая Хатипара, расположенного в Тебердинском государственном биосферном заповеднике (Карачаевский район Карачаево-Черкесской Республики), в альпийском поясе на высоте 2800 м над ур. м. На склоне южной экспозиции на альпийских лишайниковых пустошах было заложено 16 площадок 50 × 50 см, поделенных на квадраты 25 × 25 см, которые составленные из квадратиков 5 × 5 см, где расположение видов картировалось в 2004–2008 годах. Сбор материала для морфологического анализа были проведены 2008 г. Матери-

ал для анатомического анализа фиксировали в смеси: этиловый спирт, глицерин и вода (1:1:1). Морфологическую и анатомическую структуру растений изучали с помощью бинокулярной лупы МБС-1 и микроскопов Биолам-70 и Axiovision 2 imaging с программой Axiovision 15.0. Для выявления лигнина использовали реакцию флороглюцина с концентрированной соляной кислотой. При определении зависимости численности побегов от климатических условий был использован программный пакет STATISTICA 10 для Windows, корреляции Спирмена вычислены для уровня значимости 0,05. Данные по среднемесячным температурам и сумме осадков предоставлены Web-технологией «Аисори – Удаленный доступ к ЯОД-архивам» (Веселов и др., URL: <http://aisori-m.meteo.ru>).

Морфология. По нашим наблюдениям *A. caucasica* на альпийских лишайниковых пустошах распространена неравномерно, больше тяготеет к выположенным, сильно каменистым участкам, но и на них встречается не везде. Высота вегетативных побегов не превышает 3 см над уровнем почвы, генеративных – в среднем составляет 5–7 см (рис. 1). Вегетативные побеги моноподиально нарастают всю жизнь, пока не отомрут. Листовая серия вегетативных побегов составляет 5–7 листьев в год. Листья серебристо-серо-зеленого цвета, непарноперистые, дважды рассеченные на узкие дольки 2–3 мм длиной и около 0,7 мм шириной 0,5 мм толщиной (рис. 1). У розеточных листьев на рахисе расположено 11–12 пар рассеченных пластинок, на удлинённых генеративных побегах у листьев 5–6 пар пластинок с более длинными дольками до 5 мм длиной. Корневище толстое, горизонтально лежащее в почве, черного цвета. На каждом приросте на второй год формируется один корень, и еще 2–3 корня к пятому году жизни прироста. Молодые корни темно-коричневые, многолетние черные. Контрактильных сокращений корней нет, корни формируются на нижней стороне корневища, а генеративные побеги на верхней. Ветвление происходит редко один раз в 8–10 лет, при повреждении апикальной меристемы ветвление происходит чаще, иногда 2–4 года подряд. Только в месте ветвления на корневище формируются и сохраняются спящие почки. Соцветие закладывается в пазухе предпоследнего листа в годовой листовой серии. Генеративные побеги развиваются как озимые боковые. В конце августа разворачиваются чешуевидные листья и два розеточных листа срединной формации, отмирающих зимой. На второй сезон развивается 7–8 листьев, иногда 3 нижних формируют розетку, но чаще все междоузлия удлиненные. Соцветие – одиночная желтая корзинка (рис. 1) – закладывается в текущем году и растения зацветают в конце июля – августе. Часть соцветий остается скрытогенеративными, у них междоузлия не раздвигаются, и все листья остаются розеточными, а корзинка недоразвитой. После плодоношения побег отмирает целиком вместе с ответвлением корневища, на котором почки возобновления не формируются.

В популяции *A. caucasica* плодоносит каждый год. Ежегодно на площадках появлялось от 8 до 13 проростков (таблица). Смертность в первый год составляла $40 \pm 9 \%$, во второй – $9 \pm 6 \%$, что для видов с альпийских лишайниковых пустошей очень низкая (Любезнова, 2009). Более половины выживших проростков на следующий год переходят в имматурное возрастное состояние (таблица), а взрослого вегетативного достигают на 4–5 год жизни (Любезнова, 2009). Некоторые длительно (всего пять лет наблюдений) оставались в ювенильном возрастном состоянии, по-видимому, попав в неблагоприятные условия. У проростков овальные семядоли, опушенные редкими волосками. Первый ювенильный лист трехраздельный, густо серебристо-опушенный. У второго и третьего листа пластинки становятся трехраздельными, дважды-рассеченными. При переходе к имматурному возрастному состоянию число пар листочков на рахисе возрастает, и лист становится непарноперистым, дважды-рассеченным. Листовая серия – 3 листа в год. У молодых вегетативных листья меньшего размера в длину, но имеют уже по 10 пар рассеченных пластинок.

За время наблюдений на площадках мы могли оценить количество вегетативных и генеративных побегов, так как для особей характерна большая продолжительность жизни, длительное сохранение главного корня и всей системы корневищ. Большинство розеток оставались вегетативными (таблица). Число вегетативных побегов возросло в 2005 г., потом численность немного снижалась в 2006–2007 гг. и снова возросла в 2008 г. Возрастание численности происходит в основном за счет перехода имматурных особей в вегетативное возрастное состояние. Число генеративных побегов наблюдалось от 3 в 2006 г. до 15 в 2008 г. (таблица). Большинство особей цвели один раз за время наблюдений, и только 3 особи цвели повторно через год, и одна повторно через 2 года. Из двух особей, взятых на морфологический анализ, одна цвела трижды через год (расстояние между засохшими цветоносами составляло 5 мм) и одна – два года подряд (расстояние между прошлогодними и нынешними цветоносами составляло 2 мм). Число вегетативных побегов было отрицательно связано со среднемесячными температу-

рами ноября за два года до вегетации, января в год вегетации, и со среднемесячной суммой осадков в июле за год до вегетации. Число генеративных побегов было отрицательно связано со среднемесячными температурами в январе за два года до вегетации и с суммой осадков в апреле предыдущего года. Число проростков было положительно связано с температурами декабря предыдущего года и отрицательно с суммой осадков в сентябре предыдущего года, при избыточной влажности семени, которые еще не могут прорасти в это время, поражаются грибной инфекцией. В более теплом декабре возможно успешнее протекает стратификация семян.

Таблица

Сумма побегов *Anthemis caucasica* Chandjian на постоянных площадках общей площадью 4 м². Дальнейшая динамика отмеченных в этот год проростков – гибель, продолжение существования в ювенильном или переход в имматурное и взрослое вегетативное состояние (Любезнова, 2009)

Число побегов	2004	2005	2006	2007	2008
Вегетативных	263	276	274	271	299
Генеративных	11	7	3	7	15
Проростков	10	11	13	9	8
Погибло проростков	7	7	7	5	
Достигло состояния:					
Ювенильного	1	1	4	1	6
Имматурного		2	2	3	2
Вегетативного	2	1			

Анатомия. Вегетативные побеги формируют толстое корневище около 1,5 мм в диаметре, которое сразу начинает вторично утолщаться. Далее вторичное утолщение корневища продолжается, оно достигает 3 мм в диаметре. В его середине располагается крупная многоугольная сердцевина, клетки которой округлые, с утолщенными клеточными стенками. Такие же клетки с утолщенными стенками располагаются в широкой коре и вместе с сердцевиной служат для отложения запасного крахмала (рис. 3). Первичная ксилема закладывается сплошным кольцом, по мере вторичного утолщения возникают паренхимные лучи. Вторичная ксилема откладывается неравномерно: в нижней половине корневища утолщение происходит активнее (рис. 3), а в паренхимных лучах у клеток утолщаются и лигнифицируются клеточные стенки. Не одревесневшими остаются паренхимные клетки в лакунах на месте образования генеративных или вегетативных побегов (рис. 3). В лучах, расположенных на нижней и боковых сторонах корневища, формируются придаточные корни. Флоэма расположена над ксилемой, сплошное кольцо разделено одревесневшими паренхимными лучами (рис. 3). Перицикл образует сплошное кольцо склеренхимных волокон с утолщениями в основном над паренхимными лучами. Периблема состоит из 6–7 рядов овальных клеток с черным содержимым, наружный слой постепенно отшелушивается. У генеративных побегов корневище около 1 мм в диаметре и вторично не утолщается.

Корень пентархный, при вторичном утолщении вся паренхима первичной и вторичной ксилемы лигнифицируются (рис. 5). Во флоэме расположены островки одревесневших волокон. Над флоэмой перицикл формирует слой с коричневым содержимым и толстыми клеточными стенками (рис. 5). Эндодерма с поясками Каспари. Клетки коры имеют сильно утолщенные клеточные стенки. Перидерма 4–5-слойная с черным содержимым клеток, верхний слой постепенно отшелушивается (рис. 5).

Дольки листа и рахисы очень густо опушены длинными (до 1 мм) волосками, которые обуславливают их серебристый цвет (рис. 1). Дольки листа округлые в поперечном сечении с абаксиальной выпуклой и слегка вогнутой адаксиальной поверхностью (рис. 6). Клетки эпидермиса очень мелкие с сильно утолщенными стенками, большинство несет волосок. Волоски одноклеточные простые с толстыми клеточными стенками. Лист амфистоматический, устьица очень мелкие, их число на верхней стороне составляет 64 на 1 мм², на нижней – 76 на 1 мм². Пластинка листа изолатеральная, двухслойный столбчатый мезофилл состоит из длинных тонких плотно лежащих клеток (рис. 6). Губчатый мезофилл рыхлый образует 2–3 слоя в середине пластинки. В дольках листа располагается по 3 проводящих пучка, не имеющих склеренхимных обкладок (рис. 6).

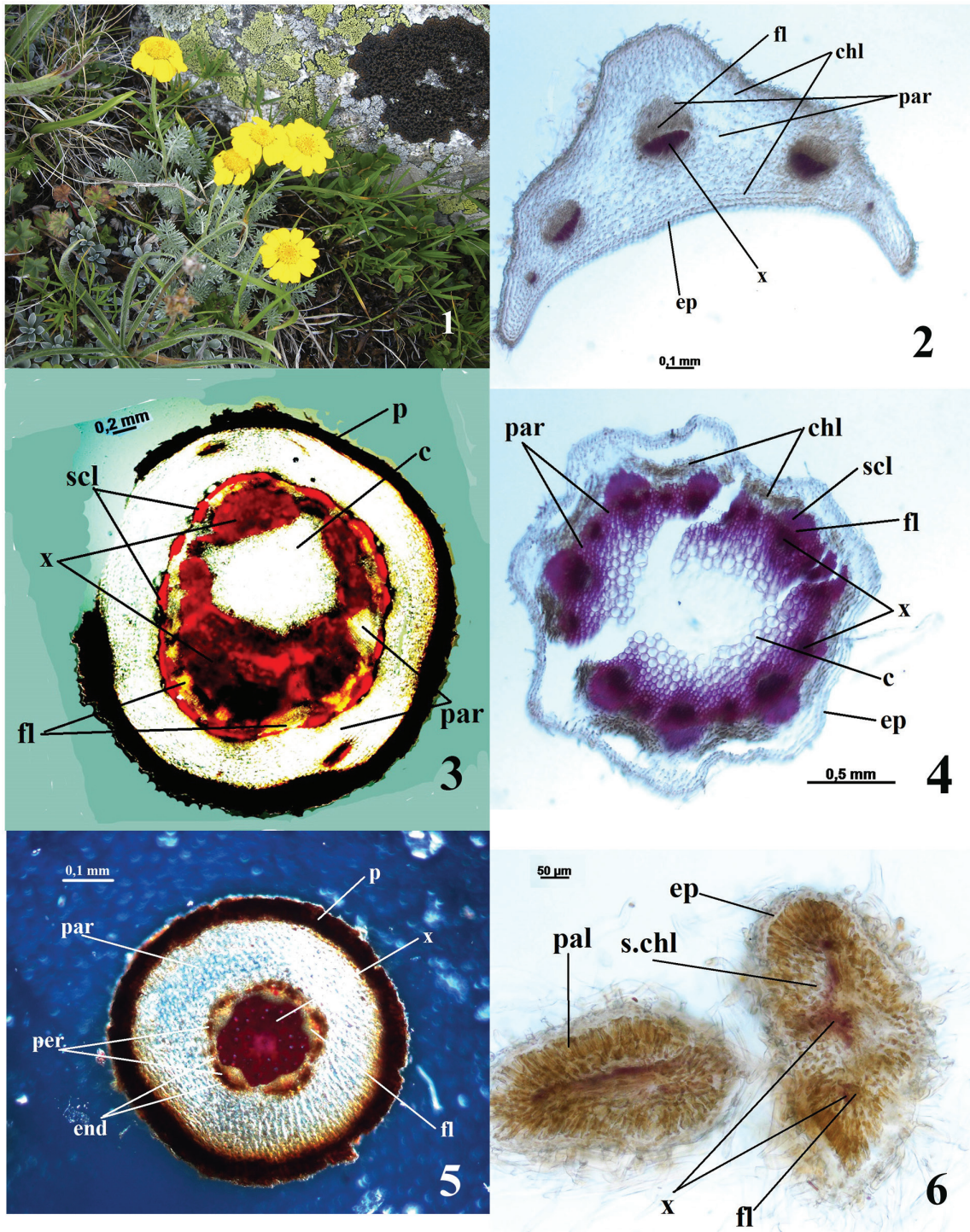


Рис. *Anthemis caucasica* Chandjian. 1 – внешний вид, 2 – поперечный срез черешка, 3 – поперечный срез корневища, 4 – поперечный срез удлиненного побега, 5 – поперечный срез корня, 6 – поперечный и продольный срез дольки листа. Обозначения: ep – эпидермис, x – ксилема, fl – флоэма, scl – склеренхима, pal – столбчатый мезофилл, s.chl – губчатый мезофилл, chl – хлоренхима, c – сердцевина, par – паренхима, p – перидерма, end – эндодерма, per – перицикл.

Черешок листа полулунной формы с короткими крыльями и выступами над пучками (рис. 2). Эпидермис мелкоклеточный толстостенный с большим количеством волосков. Под ним расположены два слоя плотно лежащих субэпидермальных клеток (рис. 2). Паренхима рыхлая, более крупноклеточная. В черешке имеется три крупных пучка с большим количеством ксилемы и флоэмы и два мелких в крыльях (рис. 2). Пучки окружены парехимной обкладкой из более мелких клеток.

Удлиненный генеративный побег округлый в очертании с 7 ребрами над 7 крупными пучками (рис. 4). Между крупными пучками ними находятся 8 более мелких. Волосков меньше, чем на листьях и черешках. Эпидермис состоит из мелких клеток с сильно утолщенными стенками, под ним располагается плотно прилегающий субэпидермальный слой из мелких клеток (рис. 4). Первичная кора состоит из хлоренхимы. Пучки с крупными склеренхимными обкладками, кроме того, одревесневает паренхима во флоэме и межпучковая паренхима, образуя цельное склеренхимное кольцо (рис. 4). Сердцевина крупноклеточная, в середине формируется рексизигенная полость.

Для *A. caucasica* характерна долгая жизнь, редкое ветвление, экономное расходование ресурсов, редкое цветение. По меркам пустошей хорошая семенная продуктивность, всхожесть семян и приживаемость проростков (у большинства видов гибель проростков больше 90 %). Сильное опущение отражает ультрафиолетовые лучи. Изолатеральный лист с двумя слоями столбчатой паренхимы позволяет эффективно осуществлять процесс фотосинтеза при любых положениях листочка. Горизонтально лежащее корневище позволяет не зависеть от глубины почвенного слоя и занимать каменистые, менее населенные участки с меньшей конкуренцией. Толстое корневище с большим запасом питательных веществ утолщается в основном вниз, что позволяет ему заглубляться без контрактильных сокращений корней. Нарастая моноподиально, вид двигается по сообществу, занимая новые территории, сохраняя главный корень и систему корневищ, условно присутствует на этих территориях. *A. caucasica* слабо связан с погодными условиями, в основном отрицательно с температурами в зимний период, так как на альпийских лишайниковых пустошах снег сдувается, а оттепели могут провоцировать несвоевременное начало вегетации. Большие суммы осадков летом также отрицательно влияют на число побегов.

Благодарности. Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ №121032500082-2. Автор выражает признательность профессору Онинченко В. Г. за возможность работать на высокогорном стационаре «Малая Хатипара».

ЛИТЕРАТУРА

Веселов В. М., Прибыльская И. Р., Мирзеабасов О. А. // Айсори – Удаленный доступ к ЯОД-архивам, 2000–2011–2018. ВНИИГМИ-МЦД URL: http://aisori-m.meteo.ru/waisori/index.xhtml?jsessionid=W0H4jklzFC2q1-c8Negp7729XSzrSZfKstfZV9_laori2

Зернов А. С., Алексеев Ю. Е., Онинченко В. Г. Определитель сосудистых растений Карачаево-Черкесской Республики. – М.: Тов-во науч. изд-й КМК, 2015. – 459 с.

Любезнова Н. В. Динамика развития ювенильных растений на альпийских лишайниковых пустошах // Материалы III Международной конференции «Горные экосистемы и их компоненты». – М.: Т-во научных изданий КМК, 2009. – С. 217–221.

Онинченко В. Г. Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. – М.: из-во МГУ, 1986. – 88 с.