

УДК 502.753

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА *CRAMBE MARITIMA* L. В УСЛОВИЯХ *EX SITU*

Михайлова О. А.

ФГОАУ ВО «Крымский федеральный университет им. В. И. Вернадского»,
Таврическая академия, Симферополь, Республика Крым, Россия
E-mail: eola_tseza@mail.ru

В статье рассмотрен жизненный цикл охраняемого литорального вида *Crambe maritima* L. в условиях *ex situ*, определена продолжительность жизненного цикла растений катрана морского, дано подробное описание и приведены морфометрические параметры растений всех возрастных состояний. Растения наблюдали на территории Ботанического сада Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского (г. Симферополь). Автором отмечены наиболее эффективные способы преодоления периода покоя семян, приведены данные о лабораторной и полевой всхожести семян.

Ключевые слова: онтогенез, охраняемый вид, *Crambe maritima* L., возрастные состояния, морфология, *ex situ*.

ВВЕДЕНИЕ

Crambe maritima L. – охраняемый литоральный вид сем. Brassicaceae [1–5]. Естественный ареал вида включает приморские территории Европы (Южной, Центральной, Северной и Восточной) и Черноморское побережье Кавказа [6]. В Крыму катран морской встречается на песчаных, песчано-гравийных, ракушечных и глыбово-галечниковых пляжах, образованных в результате разрушения неогеновых известняков вне волно-прибойной зоны [7]. Изменение численности *Cr. maritima* связано со стенотопностью вида, его низкой конкурентной способностью. Сохранение природных популяций становится особенно сложным в связи с трансформацией экотопов вследствие хозяйственной деятельности, увеличивающейся рекреационной нагрузки и активной застройки прибрежной полосы. В нормативных документах этот вид имеет различные категории редкости: в Красной Книге Украины он отмечен как уязвимый, а в Европейском Красном Списке находится в группе наименьшего риска [6, 5]. В последнем документе подчеркнута значимость этого вида как дикого родственника культивируемого растения (отдельная категория – CWR – stop wild relative). *Cr. maritima* включен в региональные охранные документы [1–3]. Это несомненно подтверждает необходимость изучения биологии, мониторинга состояния популяций вида и разработки мер охраны.

Одной из важнейших характеристик популяции является ее возрастной спектр. Литературные данные о продолжительности жизненного цикла, критериях возрастных состояний катрана морского противоречивы. Разными авторами вид

рассматривается как монокарпик или поликарпик [3, 8]. В этой связи цель настоящей работы – выявление продолжительности жизненного цикла и особенностей морфоструктуры на всех этапах онтогенеза *Cr. maritima* в условиях культуры.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в Ботаническом саду Крымского федерального университета им. В. И. Вернадского (далее БС КФУ), расположенного в Симферополе, в пределах Предгорной зоны Крыма. Жизненный цикл изучали от момента прорастания до гибели растения. Семена получены из популяций *Cr. maritima* на м. Ильи и в бухте Коктебельской (Восточный Крым), на Кояшской косе (Керченский полуостров) и окрестностей м. Урет (Тарханкутский полуостров). Посевы были сделаны на двух участках различной освещенности: участок 1 – без притенения, участок 2 – с притенением несколько часов в день. Влияние иных факторов среды было идентично на обоих участках. Уход за всходами заключался в поливе дождевателем 3 раза в неделю по 10 минут и прополке.

Наблюдения за ритмами роста и развития и сезонными изменениями трех десятков особей проводились в течение 5 лет. Возрастные состояния были выделены по методике Работнова [9]. Особенности морфологии изучались на разных этапах вегетации с фотофиксацией, зарисовкой или сканированием. Подсчет количества побегов проводился в период плодоношения [10].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В БС КФУ особи *Cr. maritima* проходят все стадии развития и дают самосев. Это позволяет судить об успешном культивировании вида в условиях *ex situ* и сделать подробные описания растений на всех этапах онтогенеза.

Латентный период. Семена развиваются в двучленном ложнодвугнездном стручочке. Нижний членик стручочка всегда недоразвитый и, как правило, остается на растении, верхний членик содержит одно семя и при созревании опадает. Нижний членик стручочка имеет цилиндрическую форму, иногда может быть сужен к основанию, диаметром до 0,2 см. Верхний членик стручочка – светло-желтый, шаровидный, может быть со слегка оттянутой верхушкой, диаметром от 0,8 до 1,2 см. При созревании плодов на поверхности видны центральные жилки и швы плодолистиков, впоследствии при одревеснении мясистого перикарпия поверхность верхнего членика стручочка выравнивается, иногда может быть с бугорками. Семена без эндосперма, эллиптические, 0,3–0,4 см длиной. Семенная кожура – темно-коричневого цвета, длинный светлый фуникулюс – хорошо заметный, свободный, располагается вдоль семенного шва, изогнут в месте плацентации (рис. 1). Зародыш – с выраженными двумя семядолями и слабо дифференцированным зародышевым корешком и почечкой. Масса тысячи плодов – $36,81 \pm 4,14$ г, тысячи семян – $14,55 \pm 3,36$ г.

Период покоя обеспечивается за счет наличия ингибиторов в покровах семени, что характерно в целом для рода [11]. Для выхода из состояния покоя необходима

длительная стратификация низкими температурами. Лабораторные и полевые опыты по посеву семян после скарификации или без предварительной продолжительной стратификации показали, что всхожесть не превышает 11 %. Тогда как при подзимнем посеве семян в открытый грунт, а также при посеве в лабораторных условиях после 30-ти дневной стратификации в морозильной камере (-1 С°) этот показатель был 64 % и 42 % соответственно. Семена сохраняют всхожесть до 3 лет, при этом процент всхожих семян с каждым годом уменьшается.



Рис. 1. Семена *Cr. maritima*

Проростки. Прорастание семян надземное, в лабораторных условиях наступает на 5–6 сутки после замачивания, в открытом грунте в третьей декаде марта – первой декаде апреля. Прорастание начинается с развития зародышевого корешка. Гипокотиль – 0,1–0,2 см в диаметре и до 4,5 см в длину, белый, только в верхней трети небольшое количество антоциановых пигментов дают розовую или светло-фиолетовую окраску. Гипокотиль выносит на поверхность пару ассимилирующих мясистых семядольных листьев, цельнокрайних с широкой выемкой на верхушке. Листовая пластинка – 1,1–1,5 см шириной и 0,7–0,8 см длиной, с выраженной средней жилкой, на коротком черешке (до 0,3 см), без опушения, после выхода на поверхность приобретает серо-зеленую окраску, с адаксиальной стороны более насыщенную (рис. 2). Эпикотиль не развивается, что характерно для растений с розеточными побегами. Первый настоящий лист появляется на 12–16 сутки после начала прорастания семян. Листовая пластинка – эллиптическая, или яйцевидная, 1,4–2,1 см шириной и до 3 см длиной, с 3–5 парами зубцов, с неравнобоким основанием и округлой верхушкой, на длинном черешке – до 2,5 см. Жилкование слабо выражено, выделяется только средняя жилка, лист мясистый, голый. Одновременно с появлением первого настоящего листа начинается ветвление главного корня и образование одного-двух боковых корней. Высота проростков к моменту развития второго настоящего листа – 5–6 см. Листовая пластинка второго

настоящего листа отличается более выраженными зубцами, заметными боковыми жилками и размерами (до 6 см длиной и 2 см шириной).



Рис. 2. Сканированное изображение проростка *Cr. maritima*

Ювенильное возрастное состояние

Ювенильные растения характеризуются утолщением гипокотыля до 3 мм и развитием укороченного побега неполного цикла с 4–6 листьями. К этому времени семядольные листья отмирают, главный корень заглубляется в почву до 20 см и проявляет свои контрактильные свойства, благодаря чему розетка листьев располагается на уровне почвы. Боковые корни развиты слабо. Ювенильные листья – длинночерешковые (черешок до 6 см), голые, мясистые, сизо-зеленые, с восковым налетом. Жилкование – перисто-сетчатое, с выдающейся средней жилкой и 2–3 парами боковых жилок на абаксиальной стороне. Листовая пластинка в очертании – от овальной до продолговатой, до 12 см длиной и 7 см шириной, с округлой верхушкой и клиновидным или неравнобоким основанием. Края листовой пластинки – с тупыми зубцами, в нижней трети лист приобретает лопастное строение, иногда в основании с 1 парой отдельных сегментов (рис. 3). Ювенильное возрастное состояние наступает через 25–40 дней после появления проростков и длится около месяца.



Рис. 3. Особь *Cr. maritima* ювенильного возрастного состояния

Имматурное возрастное состояние

В течение следующего месяца происходит накопление зеленой массы растения и увеличение числа листьев в розетке до 6–10. Диаметр розетки варьирует от 20 до 45 см, в ее основании заметны следы отмерших семядольных и иногда первых настоящих листьев. Черешки имматурных листьев длиннее – до 10 см, листовая пластинка лопастная с 3–5 долями, ближе к основанию листа рассечение может доходить до средней жилки. Мясистые листья расположенные ранее вертикально становятся большей частью лежащими (рис. 4.). Подземная сфера представлена главным корнем толщиной 0,5–0,8 см и более тонкими многочисленными боковыми корнями первого и второго порядков.



Рис. 4. Имматурное растение *Cr. maritima*.

Виргинильное возрастное состояние

В июле большинство растений *Cr. maritima* вступает в виргинильное возрастное состояние. Этот период характеризуется дальнейшим увеличением ассимилирующей поверхности, появлением листьев зрелого типа, утолщением главного и боковых корней, закладкой каудекса. Розетка диаметром до 60 см состоит из 8–13 перисто-лопастных или перистораздельных листьев на длинных черешках. Листовая пластинка в очертании удлинненно-яйцевидная, 20–27 см длиной (у отдельных растений 35–37 см), с округлой верхушкой и сильно выступающими с абаксиальной стороны средней и боковыми жилками. Рассечение листовой пластинки увеличивается от верхушки к основанию.

В условиях культуры в этом возрастном состоянии представители исследуемого вида завершают первый вегетационный сезон и во второй половине ноября уходят в покой.

Зимующая часть растений представлена развитой корневой системой, состоящей из вертикального главного корня до 1 м диаметром в базальной части, достигающего глубины более одного метра. От главного корня в горизонте почвы от 10 до 30 см отходят 3–4 боковых скелетных корня. Более многочисленные мелкие всасывающие корни расположены на глубине более 30 см. В основании главного корня усиливается проявление контрактильности, что позволяет ему при сокращении увлекать за собой базальную часть стебля с находящимися на ней почками возобновления.



Рис. 5. Виргинильные особи *Cr. maritima* первого года жизненного цикла

На второй год жизни развитие растений начинается во второй-третьей декадах марта и идентифицируется по набуханию почек возобновления. Надземная часть каудекса имеет конусовидную форму. Помимо терминальной, как правило, развиваются 1–5 (до 10) аксиллярные почки, которые формируют боковые розеточные побеги (рис. 6).



Рис. 6. Начало отрастания *Cr. maritima* второго года жизненного цикла

Второй год жизни характеризуется переходом большинства растений в генеративное возрастное состояние. На хорошо освещенном участке 5–15 % особей остаются виргинильными. Таким образом, виргинильный период длится от 9 месяцев до полутора лет.

Молодое генеративное возрастное состояние

На этом этапе онтогенеза происходит удлинение метамеров розеточных побегов, переход к полурозеточным и формированию монокарпических, сильно ветвистых голых побегов полного цикла. Продолжительность этого этапа развития – 1 вегетационный сезон. Корневая система – стержневая, при этом скелетные боковые корни утолщаются до 1 см в диаметре, а главный корень – до 2–2,5 см. Корни приобретают серо-желтую окраску, на срезе мучнисто белые, в базальной части одревесневающие, снаружи серые. Розеточные листья – длинночерешковые, перисто-раздельные, в основании – перисто-рассеченные, с 5–7 парами долей и крупной верхушечной долей. Нижние сегменты листовой пластинки находятся на некотором удалении друг от друга и могут не быть супротивными. Ко времени созревания плодов большая часть розеточных листьев отмирает. Нижние стеблевые листья – короткочерешковые, лопатные, листовая пластинка – от яйцевидной до ланцетной, до 7 см длиной и 3 см шириной, с клиновидным основанием и тупой верхушкой. Ближе к верхушке побегов листья становятся сидячими, цельными, цельнокрайними, ланцетными, с хорошо выраженной главной жилкой.

Соцветие *Cr. maritima* компактное, шарообразное, 40–60 см в диаметре и представляет собой синфлоресценцию кисть из кистей (рис. 7). Главная ось образует ветвления второго и третьего (реже до четвертого) порядков, на которых располагаются элементарные кисти. Количество осей первого порядка не превышает 6, второго порядка – 6–8. Наибольшее количество цветков и, соответственно, плодов развивается в элементарных кистях верхушечных

паракладиев – до 34. Распускание цветков и созревание плодов происходит акропетально. При созревании плодов шарообразный монокарпический побег в базальной части отделяется от растения и становится «перекати-полем».



Рис. 7. Массовое цветение *Cr. maritima*

Средневозрастное генеративное состояние

В эту фазу растения вступают на второй год цветения, то есть на третий или четвертый год жизненного цикла, длительность данного этапа – от одного до двух лет. В течение этого периода происходит дальнейшее наращивание подземной массы, глубина залегания корней до 1,5 м. Каудекс утолщается и наблюдается его вертикальное рассечение, в результате чего конусовидная форма трансформируется в многоглавую. Каждый сегмент (обычно 4–5) – с терминальной почкой, из которой развивается розетка листьев взрослого типа, а в дальнейшем и соцветие. Аксиллярные почки имеют нулевую емкость. Благодаря такому куцению диаметр совокупности соцветий может достигать 1 м.

Старое генеративное возрастное состояние (субсенильное)

У старых генеративных особей на 4–5 год жизни появляются характерные признаки перехода к субсенильному возрастному состоянию. В целом морфоструктура сохраняется такая же, как и у средневозрастных генеративных растений. Отличительной особенностью данного этапа развития является глубокое вертикальное рассечение каудекса с последующей его партикуляцией на 2–8 частей с выпадением срединной части. Этот процесс не является способом размножения, поскольку партикулы не переходят к самостоятельному существованию, а ведет к гибели растения.

Полученные сведения позволяют определить критерии перехода особей *Cr. maritima* в различные возрастные состояния (табл. 1).

Таблица 1.

Критерии возрастных состояний *Cr. maritima*

Критерии	Проро- стки	Ювени- льные особи	Имматур- ные особи	Виргини- льные особи	Молодые генератив- ные особи	Средневозра- стные генеративны- е особи	Старовозраст- ные генеративные особи
Количество листьев в розетке, шт	2–4	3–6	6–10	8–13	5–9	5–9	5–9
Рассечение листовой пластинки	цельн- ый	перист- о- лопаст- ной	перисто- рассечен- ный	перисто- раздельн- ый	перисто- раздельн- ый	перисто- раздельный	перисто- раздельный
Максимальн- ая длина листовой пластинк	3,0	12,0	17,5	37,0	44,5	41,5	38,0
Строение каудекса	–	–	–	конусов- идный	конусови- дный	многоглавый	многоглавый, с выпадением срединной части
Количество цветоносных побегов, шт	–	–	–	–	1–2	5–6	до 6

Следует отметить, что за все годы наблюдений особи на участке 1 отставали в развитии по срокам и отличались габитуально. Количество листьев в розетке, размеры листовой пластинки и значение других морфометрических параметров было меньше, чем у растений на участке с притенением. В естественных условиях эти различия заметны между растениями, растущими на открытых участках и в понижениях микрорельефа, вблизи валунов и других местах, где влага задерживается дольше. Выявленные особенности необходимо учитывать при проведении оценки возрастного состояния особей в природных популяциях. Переход части особей в генеративное состояние происходил только на третьем году жизни с отмиранием после цветения (до 6 %). То есть растения развивались по типу многолетних монокарпиков. Таким образом, описания различных авторов [1, 4, 9], трактующих вид как монокарпик или поликарпик не являются ошибочными, а лишь подтверждают поливариантность развития особей *Cr. maritima*, зафиксированную нами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. В результате 5-летних наблюдений установлено, что растения *Cr. maritima* в условиях *ex situ* в Предгорном Крыму проходят все стадии развития и дают

самосев, что позволяет судить о перспективе сохранения вида вне природных мест обитания.

2. В культуре наблюдали поливариантность развития особей катрана морского. Большинство растений развивается по типу многолетнего поликарпика с продолжительностью жизненного цикла 4–5 лет. В отдельных случаях (не более 6 %) особи ведут себя как многолетние монокарпические травы и завершают большой жизненный цикл за 3 года.
3. Подзимний посев в открытый грунт отмечен как наиболее эффективный и простой способ преодоления периода покоя семян *Cr. maritima*. Семена сохраняют всхожесть до 3 лет.
4. Установлено, что особи прегенеративных возрастных состояний отличаются количеством листьев в розетке и степенью рассечения листовой пластинки. Большинство растений переходят в виргинильное возрастное состояние к концу первого года вегетации и вступают в генеративную фазу на второй год жизни. Растения генеративных возрастных состояний отличаются глубиной рассечения каудекса и количеством цветоносных побегов. Выявлено, что партикуляция каудекса с выпадением срединной части означает вступление особей в субсенильный возрастной период.

Список литературы

1. Красная книга Краснодарского края. Растения и грибы. Изд. второе / Под ред. Литвинской С. А. Краснодар: ООО «Дизайн Бюро № 1», 2007. – 640 с.
2. Красная книга Приазовского региона. Сосудистые растения / Под ред. В. М. Остапко, В. П. Коломийчука. Киев: Альтерпрес, 2012. – 276 с.
3. Красная книга Ростовской области: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения грибы, лишайники и растения / Под ред. В. В. Федяевой. Ростов-на-Дону: Изд.-полиграф. фирма «Мальш», 2004. – 333 с.
4. Красная книга Украины. Растительный мир / Под общ. ред. Я. П. Дидука. – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – 913 с.
5. Bilz M. European Red List of Vascular Plants / M. Bilz, Sh. P. Kell, N. Maxted, R. V. Lansdown. – Luxembourg: Publications Office of the European Union, 2011. – 132 с.
6. GRIN. [Electronic recourse]. Режим доступа: <http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/taxon.pl?12013>
7. Михайлова О. А. Современное состояние популяций *Crambe maritima* L. в Крыму / О. А. Михайлова // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского Серия: Биология, химия. – 2014. – Т. 27(66), №5. – С. 76–84
8. Шмараева А. Н. Рост и развитие *Crambe maritima* L. (сем. Brassicaceae) в условиях интродукции в Ботаническом саду ЮФУ/ А. Н. Шмараева, Ж. Н. Шишлова, В. В. Федяева // Политематический сетевой электронный научный журнал Кубанского государственного аграрного университета, 2014. – №96(02). – С. 3–14
9. Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Работнов Т. А. // Труды БИН им. В. Л. Комарова. Геоботаника. Сер. 3. Вып. 6. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – С. 7–204.
10. Федоров Ал. А. Атлас по описательной морфологии высших растений. Соцветие. / Ал. А. Федоров, З. Т. Артюшенко– Л.: Наука, 1979. – 296 с.
11. Каліста М. С. Особливості насінневого розмноження та репродуктивна стратегія *Crambe Koktebelica* (Junge) N. Busch. / М. С. Каліста, О. Ф. Щербакова // Вісник біосферного заповідника «Асканья-Нова», 2013. – Т. 2(53). – С. 93–101

**ONTOGENESIS FEATURES OF *CRAMBE MARITIMA* L. UNDER
CONDITIONS OF *EX SITU***

Mykhailova O.

*V.I. Vernadsky Crimean Federal University, Simferopol, Republic of Crimea, Russian Federation
E-mail: eola_tseza@mail.ru*

The article describes the life cycle of littoral protected species *Crambe maritima* L. under conditions of ex situ, a detailed description and morphometric parameters of the plant are shown for all ages. Plants were observed in the Botanical Garden of Crimean Federal V. Vernadsky University.

As a result, the 5-year observation revealed that plants *Cr. maritima ex situ* in the Foothills of Crimea pass all stages of development and provide self-seeding, which gives an indication of the long term preservation of the species in its natural habitat.

In the culture of individuals observed polyalternativeness of life cycle of *Cr. maritima*. Most of the plants growing on the type of long-term polycarpic with a lifespan of 4–5 years. In some cases (no more than 6 %) individuals behave as perennial grasses and monocarpic complete life cycle of a large 3 years.

Late autumn sowing in open ground is marked as the most effective and easiest way to overcome the period of dormancy *Cr. maritima*. The seeds remain viable for up to 3 years.

It was found that individuals pregenerative age states differ in the number of leaves in the socket and the degree of dissection of the leaf blade. Most plants become the virginal state of age by the end of the first year of vegetation and enter the generative phase in the second year of life. Plants generative age states differ depth dissection of caudex and the number of flowering shoots.

Keywords: ontogenesis, protected species, *Crambe maritima* L., age, morphology.

References

1. The Red Book of the Krasnodar Territory. Plants and fungi. (*Design Bureau № 1*, 2007).
2. The Red Book of Azov region. Vascular Plants (Alterpress, 2012).
3. The Red Book of the Rostov region: Rare and endangered fungi, lichens and plants (Malysh, 2004).
4. The Red Book of Ukraine. Plants (Globalconsalting, 2009).
5. Bilz M., Kell Sh. P., Maxted N., Lansdown R. V., European Red List of Vascular Plants (*Publications Office of the European Union*, 2011).
6. GRIN. [Electronic recourse]. <http://www.ars-grin.gov/cgi-bin/npgs/html/taxon.pl?12013>
7. Mykhailova O. A. Current state of populations of *Crambe maritima* L. in Crimea, *Scientific notes of Taurida National V. Vernadsky University*, **27(66)**, №5, 76 (2014).
8. Shmareva A. N., Shishlova J. N., Fedyeva V. V. Droth and development of *Crambe maritima* L. (сем. Brassicaceae) in the Botanical garden of UFU, *Polythematic Network electronic scientific journal of the Kuban State Agrarian University*, **96(02)**, 3 (2014).
9. Rabotnov T. A. The life cycle of perennial herbaceous plants in the meadow cenoses, *Works BIN V. Komarova*, **3, 6, 7** (1950).
10. Fedorov A. A., Artushenko Z. T. Atlas on descriptive morphology of higher plants. Inflorescence (*Science*, 1979).
11. Kalista M. S., Sherbakova O. F., Features of seed breeding and reproductive strategy *Crambe koktebelica* (Junge) N. Busch., *Bulletin of the Biosphere Reserve "Askania Nova"*, **2(53)**, 93 (2013).

Поступила в редакцию 29.11.2015 г.