

---

## ОСОБЕННОСТИ ОНТОМОРФОГЕНЕЗА *FILIPENDULA ULMARIA* (L.) MAXIM. В РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ (1)

М.С. Потапова

Экологический факультет  
Российский университет дружбы народов  
Подольское шоссе, 8/5, Москва, Россия, 113093

В течение пяти лет на территории Звенигородской биологической станции МГУ (Московская область) и в Москве (заказник «Петровско-Разумовское») изучались особенности индивидуального развития *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. Продемонстрирована изменчивость индивидуального развития и жизненные формы у взрослых особей.

**Ключевые слова:** онтогенез, развитие индивидуальное, таволга, местообитание, растительное сообщество, жизненная форма, латентный период, поликарпический.

*Filipendula ulmaria* — бореальный евразийский полиморфный вид, который является обычным компонентом сырых пойменных лугов, низинных болот, заболоченных ольшаников и пойменных ивняков. Это многолетнее поликарпическое травянистое растение семейства розоцветных (*Rosaceae*) высотой от 100 до 200 см. Его корневище плагиотропное, короткое (длиной 10—15 см), толстое, ползучее (диаметр составляет 2—3 см), образующее многочисленные тонкие придаточные корни и расположенное горизонтально, у поверхности почвы, на глубине 5—10 см, симподиально нарастающее [1; 2]. Корневище *Filipendula ulmaria* в течение генеративного периода ветвится достаточно интенсивно, и взрослое растение имеет разветвленную систему корневищ. Со временем связь между отдельными «ветвями» корневища прекращается. В условиях более дренированных почв формируются более тонкие корневища, диаметр которых при длине 10—15 см составляет 1—1,5 см. Годовой линейный прирост корневища составляет 2—4 см, вновь образованные участки корневища живут около 5—8 лет, после чего начинают разрушаться. От нижней стороны корневища отходят многочисленные придаточные корни длиной от 20 до 50 см (в зависимости от условий). Корни прочные, слегка извилистые, в начале светло-коричневые, позже более темные, ветвятся по всей длине. Длина корней второго порядка — 2—8 см (диаметр составляет 0,2—0,3 мм), третьего порядка — 2—10 мм (диаметр составляет 0,1 мм). Ветвление усиливается ближе к окончаниям корней. Большая часть корней находится в верхних 15—25 см почвы, но отдельные корни уходят значительно глубже. Ширина простирающихся корней колеблется от 1 до 2 м [1].

Стебель *Filipendula ulmaria* прямой, снизу голый, сверху слегка затянут войлочком либо весь голый; может быть как ветвящимся, так и простым, доверху густооблиственный [3].

Листья очередные, сравнительно крупные, прерывисто-перисто-раздельные, сверху темно-зеленые, снизу белоопушенные (тонкобеловойлочные), плотные, с крупными широкосердцевидными зубчатыми прилистниками, с 2—5 парами

крупных яйцевидно-ланцетных боковых листочков (между которыми и ниже них расположено несколько пар мелких листочков) и крупной 3—5-пальчаторассеченной конечной долей. Листочки неравно-двоякозубчатые. Жилкование перистое [3; 4].

Цветоносные побеги могут быть как моноциклическими, так озимыми моноциклическими и дициклическими. В среднем на цветоносе формируется до 1500 цветков. Цветки белые, желтовато-белые или кремовые, мелкие, 6—8 мм в диаметре, многочисленные, душистые. Лепестков и чашелистиков по пять (редко шесть), тычинок и пестиков много, завязь верхняя. Лепестки обратной-цевидные с длинным ноготком. Тычинки многочисленные, спирально скрученные, вдвое длиннее лепестков; пестиков 5—10, с короткими столбиками и головчатыми рыльцами. Чашечка и венчик 5—6-членные. Плодолистики, в числе 6—10, сидячие, закрученные. Цветки собраны в щитковидно-метельчатые густые соцветия до 20 см длиной на концах побегов. Веточки соцветия слегка войлочно-пушистые [5].

Плод — многолистовка (сборный), состоящий из 6—10 спирально закрученных нераскрывающихся листовок длиной 3—4 мм [6]. Листовки темно-коричневого цвета; прижаты друг к другу, к цветоложу прикрепляются выше своего основания.

Несмотря на то, что *Filipendula ulmaria* широко распространенный и весьма обычный вид, его онтогенез изучен недостаточно полно. В связи с этим нами в 2004—2008 гг. на территории Звенигородской биологической станции МГУ проведено изучение особенностей индивидуального развития *Filipendula ulmaria* в условиях осоково-разнотравного низинного болота и разнотравно-крапивного заболоченного черноольшаника; а в 2008 г. на территории комплексного заказника «Петровско-Разумовское» были изучены особенности появления, роста и развития всходов *Filipendula ulmaria* в условиях разнотравно-крапивного и таволгово-разнотравного растительных сообществ прируслового вала р. Жабенка. Выделение возрастных состояний проводилось по общепринятой методике [7].

**Латентный период онтогенеза.** Для *Filipendula ulmaria* характерно семенное размножение, что подтверждается наличием особой семенного происхождения — проростков, ювенильных и имматурных особей. Многочисленные всходы появляются в течение всего лета, но большая часть их отмирает в первые недели существования [8].

Для изучения особенностей латентного периода в течение восьми месяцев семена (по 100 шт.) проращивали в искусственных условиях (+18°—+20°) при разной продолжительности стратификации (0°—+2°) и режимах освещения (табл. 1).

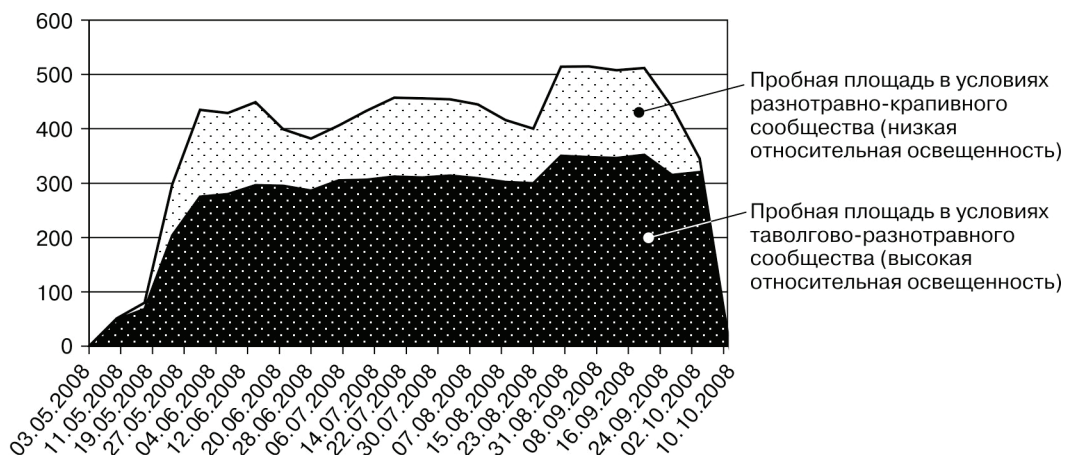
Интенсивность прорастания семян *Filipendula ulmaria* стабильная, довольно низкая, однако всхожесть сохранялась в течение 8 месяцев после высева. Наилучшие результаты были достигнуты в группе семян, не подвергавшихся воздействиям низких температур, но с постоянным 12-часовым искусственным освещением. Без стратификации и в темноте семена не прорастали.

**Всхожесть семян *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.**

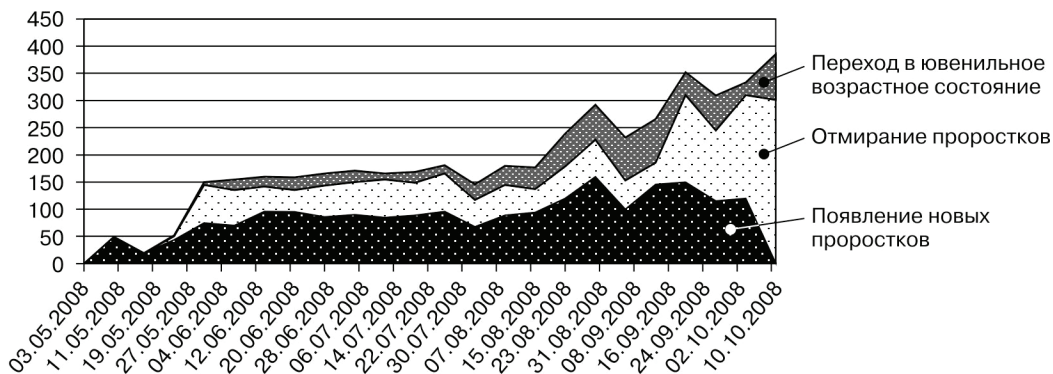
Группа	Условия	Всхожесть семян, %
1	В темноте без стратификации	0
2	При 12-ти часовом световом периоде без стратификации	41
3	При естественном освещении без стратификации	4
4	Со стратификацией в течение 1 месяца при естественном освещении	22
5	Со стратификацией в течение 2 месяцев при естественном освещении	19
6	Со стратификацией в течение 3 месяцев при естественном освещении	14
7	Со стратификацией более 3 месяцев при естественном освещении	7

Плоды *Filipendula ulmaria* созревают в августе—сентябре месяце. Зрелые семена содержат полностью дифференцированный зародыш, и часть их прорастает сразу после опадения. Отчасти это подтверждается тем, что с увеличением продолжительности стратификации доля проросших семян уменьшается почти в 6 раз (см. табл. 1). Однако в одной из исследованных нами популяции *Filipendula ulmaria* во второй половине лета было зарегистрировано большое число проростков с 2—3 листьями. В связи с этим можно предположить, что *Filipendula ulmaria* характеризуется эквивалентной «динамической» гетерокарпией [9]: большая часть семян прорастает без периода покоя, а другая часть — переходит в состояние первичного покоя и прорастает в начале следующего года.

Для изучения особенностей появления, роста и развития всходов нами были заложены две пробные площади в разнотравно-крапивном и таволгово-разнотравном растительных сообществах прируслового вала р. Жабенка на территории комплексного заказника «Петровско-Разумовское» (площадь каждой пробной площадки  $S = 1 \text{ м}^2$ ) с разными условиями относительной освещенности (10% и 70% соответственно), на которых еженедельно регистрировалось число проростков (рис. 1), а также число отмирающих и переходящих в ювенильное возрастное состояние проростков (рис. 2).



**Рис. 1.** Число проростков *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. на двух пробных площадях



**Рис. 2.** Число всходов, а также отмирающих и переходящих в ювенильное возрастное состояние проростков *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. в условиях таволгово-разнотравного сообщества прируслового вала р. Жабенка

**Проростки.** Прорастание фанерокотиллярное (гипокотиллярное) [9]. Семядоли зеленые, эллиптические или яйцевидные, 4—5 мм длиной, 2 мм шириной. Проросток розеточного типа. Первые два-три листа небольшие, с черешком до 10 мм длиной. Листовая пластинка почковидная, 2,5—3 мм длина, 4—5 мм ширина, цельная или почти трехлопастная, зубчатая по краю, снизу голая, сверху с единичными волосками. Главный корень разветвленный, около 20 мм длиной. Придаточных корней пока нет. Междоузлия укороченные. В первый год жизни пазушные почки не закладываются.

**Ювенильные растения.** По данным О.А. Рожанской [8], семядоли *Filipendula ulmaria* отмирают в естественных условиях через 14—60 дней, т.е. в первый или на второй год жизни растения. По нашим данным, не менее 20% появившихся проростков переходит в ювенильное возрастное состояние в первый год жизни (см. рис. 2).

Растения второго года жизни обычно имеют розетку из 3—4 листьев, длина черешков достигает 30 мм (30—50 мм), а главного корня — 35 мм. Главный корень разветвлен, плохо отличим от придаточных корней (тоже разветвленных), отходящих от основания первого и второго годовичных приростов. Листья ювенильных особей расставленно перисто-рассеченные с тремя неравными сегментами. Верхний сегмент — яйцевидный или почковидный, с почти усеченным основанием, неравно дважды зубчатым краем или почти (лопасти дважды-зубчатые), его длина — 13 мм, ширина — 14 мм. Он густо опушен волосками, на черешке — два нижних сегмента (супротивных листочка) около 1 мм длиной. Первое междоузлие второго годовичного прироста имеет длину 0,5—0,7 мм, третье междоузлие — 0,5—0,8 мм, остальные укороченные междоузлия — 0,1—0,2 мм. Стебель растения полегает в основании [9].

**Имматурные растения.** На третий-пятый год жизни растение переходит в имматурное онтогенетическое состояние [9]. У таких особей листья расставленно перисто-рассеченные с пятью неравными сегментами. Верхний сегмент — тройчатый, его доли — ромбовидно-яйцевидные, края — неравнозубчатые. Средние сегменты почковидные, лопастные, а нижние цельные, зубчатые.

Главный корень отмирает на пятый-седьмой год жизни растения. У пятилетних особей он плохо заметен среди многочисленных, ветвящихся придаточных корней, которые образуются со второго года жизни на полегающем участке стебля каждого годовичного прироста. Почка закладывается в пазухах 2—3 листьев с третьего года жизни, но они не развиваются и через год отмирают [9].

**Взрослые виргинильные растения.** На восьмой-девятый год жизни растение переходит в виргинильное онтогенетическое состояние. У таких особей листья расставлено-перисто-рассеченные с одиннадцатью неравными сегментами (пять больших и шесть маленьких сегментов).

Виргинильные особи имеют облик придаточнокорневого «розеточного растения» с простратным эпигеогенным укороченным корневищем. Придаточные корни не контрактильные, так что корневище расположено в приповерхностном слое почвы. Годичные приросты удлинено розеточные, около 5 мм длиной. Почка закладывается в пазухах двух-трех средних листьев розетки, но обычно не развиваются и через год отмирают.

В природе виргинильный период затягивается на 10 лет и более в зависимости от окружающих условий. Наши наблюдения показывают, что в популяции, около взрослых генеративных растений, виргинильные растения семенного происхождения оказываются угнетенными, в возрастных спектрах преобладают проростки, ювенильные и генеративные особи, а виргинильных очень мало.

Таким образом, первые этапы индивидуального развития *Filipendula ulmaria* в условиях осоково-разнотравного низинного болота и разнотравно-крапивного заболоченного черноольшаника характеризуются формированием первичного побега; сменой системы главного корня на систему придаточных корней; монопоидальным нарастанием горизонтального укороченного эпигеогенного корневища, которое расположено в приповерхностном слое почвы (гемикриптофит) [9].

**Развитие взрослых особей *Filipendula ulmaria* в условиях разнотравно-крапивного заболоченного черноольшаника.** В культуре таволга вязолистная начинает цвести и плодоносить на второй-третий год жизни [8]. В естественных условиях растения первый раз зацветают, по-видимому, на 9—13 год жизни с образованием полурозеточного генеративного прироста из апикальной почки первичного побега. Поскольку в течение виргинильного периода размеры годовичных приростов и число почек на них постепенно увеличиваются (табл. 2), то наступление генеративного периода у *Filipendula ulmaria*, вероятно, связано с достижением особью пороговой массы [9].

Таблица 2

**Возрастные изменения *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. в виргинильном периоде**

Год жизни	Длина (толщина) прироста, мм	Число заложённых почек, шт.	Число отмирающих почек, шт.
5	5 (5)	2—3	2—3
6	5 (5)	2—3	2—3
7	8 (5)	2—3	2—3
8	10 (10)	2—3	2—3
9	10 (10)	2—3	2—3
10	15 (18)	2—3	2—3
11	15 (20)	5	3—4
12	20 (20)	5	3—4

В строении генеративных побегов (приростов) хорошо выражены три функциональные зоны: возобновления (розетка), торможения (цветонос) и обогащения (синфлоресценция). Зона возобновления представляет собой многолетний лежащий участок стебля (резид), который после отмирания цветоноса входит в состав корневища. В этой зоне закладывается до пяти пазушных почек, наиболее крупные из которых расположены на третьем-четвертом узле (счет сверху). Большая часть из них скоро отмирает. Так что на следующий год только из самых крупных почек развивается один-два побега возобновления. С этого момента монопоидальное нарастание корневища сменяется на симподиальное. Поскольку каждый годичный прирост полегает в основании, почки возобновления оказываются расположенными на внешней дуге стебля и побеги возобновления растут примерно под углом  $90^\circ$  относительно друг друга. В начале генеративного периода один из побегов возобновления развивается по неполному циклу и на второй год обычно отмирает, а второй зацветает через два-три года. В результате молодые генеративные особи имеют облик одностебельных придаточнокорневых растений с простратным (ползучим) симподиально нарастающим эпигеогенным укороченным корневищем, которое постепенно отмирает с базальной стороны [9].

С возрастом развитие побегов возобновления ускоряется, а интенсивность их ветвления увеличивается. У 17-летних особей в пазухах листьев розетки закладывается до шесть-восемь почек. Большая часть из них вскоре отмирает, а из наиболее крупных развивается два-три озимо-моноциклических или реже моноциклических побега возобновления. В результате взрослые генеративные особи имеют облик растения с тремя-пятью побегами и разветвленным горизонтальным корневищем, ветви которого расходятся примерно под углом  $45^\circ$ . Из-за постоянного и интенсивного отмирания корневища с базальной стороны к 25 годам материнская особь распадается на партикулы (вегетативное размножение). Дочерние особи развиваются аналогично материнской в период ее взрослого генеративного состояния. Однако вскоре число закладываемых почек уменьшается, и интенсивность ветвления падает, так что старые генеративные особи представляют собой одностебельные растения с горизонтальным корневищем, условный возраст которого не превышает пять-семь лет. При этом из почек возобновления начинают развиваться дициклические или полициклические побеги, и через несколько лет растение переходит в сенильный период или почти сразу отмирает.

Точно определить продолжительность генеративного периода невозможно. Однако сравнение условного возраста генеративных особей позволяет предполагать, что продолжительность онтоморфогенеза *Filipendula ulmaria* в условиях разнотравно-крапивного заболоченного черноольшаника, по-видимому, не превышает 35—40 лет.

**Развитие взрослых особей *Filipendula ulmaria* в условиях осоково-разнотравного низинного болота.** Схема развития взрослых особей *Filipendula ulmaria* в условиях осоково-разнотравного низинного болота в общем сходна с такой в условиях разнотравно-крапивного заболоченного черноольшаника. Однако в условиях высокого уровня паводковых вод *Filipendula ulmaria* на низинном бо-

лоте формирует плотные кочки высотой до 11 см (хамефит) и диаметром до 40 см. Основные причины этого заключаются в более медленном отмирании корневища, более интенсивном ветвлении побегов и в их ориентации относительно друг друга (табл. 3).

Таблица 3

**Некоторые биоморфологические параметры  
взрослых генеративных особей *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.**

Параметр	Ольшаник	Низинное болото
Число почек в зоне возобновления, шт.	5	8
Число побегов ветвления на материнском побеге, шт.	1—2	3—5
Условный возраст корневища, лет	10	20—25
Угол ветвления корневища, град.	45	15—45
Годичный прирост корневища, см	До 1	До 7

Как и в ольшанике, корневище *Filipendula ulmaria* на низинном болоте ползучее. Оно нарастает симподиально за счет лежащих резидов побегов возобновления. Его стебель не втягивается в почву придаточными корнями, а присыпается наилком и ветошью. Из-за интенсивного ветвления побегов, ветви корневища расходятся веерообразно под углом от 45° (90°) до 15° (10°) и постепенно образуют кочку. Из-за угла ветвления в 15—45° нарастание одних ветвей корневища со временем описывает траекторию многоугольника, а других — зигзага. К тому же из-за интенсивного ветвления, ветви, отходящие под большим углом, налегают на ветви, которые отходят под небольшим углом. Последние перестают ветвиться, и вскоре их апикальная меристема отмирает или формирует спящую почку. В результате ветвления и налегания к середине генеративного периода корневища таволги образуют многоэтажную структуру, которая пронизана многочисленными придаточными корнями и внешне напоминает кочку осоковых. У 30-летних особей в строении такой кочки можно выделить три этажа горизонтальных корневищ, которые на продольном разрезе расположены в виде уплощенного купола, покрывающего спрессованные перегнившие стебли, листья и придаточные корни растения. Часто кочки таволги заселяют муравьи, которые откладывают яйца в дуплах корневища [9].

В отличие от ольшаника, где *Filipendula ulmaria* развивается как ползучее короткорневищное растение, на низинном болоте в развитии системы побегов *Filipendula ulmaria* отчетливо выражена ярусная изменчивость побегов возобновления. По мере увеличения порядка ветвления темп развития побегов ускоряется, так что у последнего побега возобновления почти все почки раскрываются с образованием моноциклических побегов. Поскольку у таких побегов пазушные почки часто не закладываются, развитие системы побегов возобновления на этом прекращается. Возможно поэтому в популяции *Filipendula ulmaria* на низинном болоте практически полностью отсутствуют сенильные особи. Из-за отмирания корневищ с базальной стороны продолжительность генеративного периода точно определить невозможно. Судя по относительному возрасту корневищ и интенсивности их нарастания продолжительность жизни кочек *Filipendula ulmaria*, вероятно, составляет около 50 лет.

**Выводы.** Рассмотренные выше результаты свидетельствуют о том, что *Filipendula ulmaria* проявляет значительную биоморфологическую изменчивость. В зависимости от условий освещенности и режима увлажнения этот травянистый многолетний поликарпик растет либо как вегетативно подвижное короткокорневищное растение, либо как вегетативно неподвижное дерновинное растение, образующее кочки (табл. 4).

Таблица 4

**Основные параметры онтоморфогенеза *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.**

Параметр	Ольшаник	Низинное болото
Начало генеративного периода, лет	9—13	(3—4) 9—13
Начало ветвления, лет	10—14	(3—5) 10—14
Продолжительность жизни, лет	До 35—40	Около 50
Вегетативное размножение	Есть	Нет
Положение почки возобновления	Гемикриптофит	Хамефит
Жизненная форма	Ползучее короткокорневищное растение	Кочкообразующее растение

Точно определить продолжительность генеративного периода невозможно. Однако сравнение условного возраста генеративных особей позволяет предполагать, что продолжительность онтоморфогенеза *Filipendula ulmaria* как ползучего короткокорневищного растения, по-видимому, не превышает 35—40 лет, тогда как продолжительность жизни *Filipendula ulmaria* как кочкообразующего растения составляет около 50 лет (судя по относительному возрасту корневищ и интенсивности их нарастания).

Примечательно, что в оптимальных условиях обитания (низинное болото) *Filipendula ulmaria* проявляет повышенную изменчивость онтоморфогенеза. Прежде всего это проявляется в продолжительности виргинильного периода и в начале ветвления первичного побега. В ценопопуляции на низинном болоте были обнаружены особи, которые вступают в генеративный период на третий-четвертый год жизни, еще до отмирания главного корня. У таких особей все пазушные почки раскрываются в период цветения, а образующиеся из них побеги отмирают или цветут в том же году. В связи с этим можно предположить, что растения с таким ускоренным темпом развития являются малолетними монокарпиками или олигокарпиками. Кроме того, в этой же популяции изредка встречаются особи, которые начинают ветвиться в виргинильном периоде. При этом генеративный прирост образуется у побега ветвления, что характерно для моноподиальной модели побегообразования.

#### ПРИМЕЧАНИЕ

- (1) Автор выражает глубокую благодарность доктору биологических наук, Павлу Юрьевичу Жмылеву за консультации и неоценимую помощь в организации исследований.

#### ЛИТЕРАТУРА

- [1] Рысин Л.П., Рыпина Г.П. Морфоструктура подземных органов лесных травянистых растений. — М.: Наука, 1987.  
 [2] Путьрский И., Прохоров В. Универсальная энциклопедия лекарственных растений. — М.: Махаон, 2000.



- [3] Кьосев П.А. Полный справочник лекарственных растений. — М.: Эксмо-Пресс, 2001.
- [4] Носаль М.А., Носаль И.М. Лекарственные растения и способы их применения в народе. — М.: Профиздат, 1993.
- [5] Дмитриева С.И., Игловиков В.Г., Конюшков Н.С., Раменская В.М. Растения сенокосов и пастбищ. — Изд. 2-е. — М.: Колос, 1982.
- [6] Флора СССР. Т. 10. — М.: Издательство Академии наук СССР, 1941.
- [7] Диагнозы и ключи возрастных состояний луговых растений. Методические разработки для студентов биологических специальностей. Ч. 2. — М.: МГПИ имени В.И. Ленина, 1983.
- [8] Рожанская О.А. Экологические и биологические свойства Лабазника вязолистного: Дисс. ... канд. биол. наук. — М.: МГУ, 1984.
- [9] Жмылев П.Ю., Потапова М.С. Экологическая изменчивость онтоморфогенеза *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. // Актуальные проблемы экологии и природопользования. — М.: Изд-во РУДН, 2006.

## **CHARACTERISTIC FEATURES OF *FILIPENDULA ULMARIA* (L.) MAXIM. ONTOMORPHOGENESIS IN DIFFERENT ECOLOGICAL CONDITIONS**

**M.S. Potapova**

Ecological Faculty  
Peoples' Friendship Russian University  
*Podolskoye shosse, 8/5, Moscow, Russia, 113093*

Characteristic features of *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. individual development has been studied during 5-year period on the territory of MSU Zvenigorod biological station (Moscow region) and in Moscow (zakaznik Petrovsko-Razumovskoe). Variability of individual development and life-form of adult individuals has been demonstrated.

**Key words:** Ontogenesis, ontogeny, Development individual, Dropwort, meadow-sweet, Habitat, Ecological conditions, Vegetative community, Vital form, Latent period.