

# БОТАНИКА

## ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА ХОХЛАТКИ ПРОМЕЖУТОЧНОЙ (*CORYDALIS INTERMEDIA* (L.) MERAT) В ПРИРОДНО-ИСТОРИЧЕСКОМ ПАРКЕ «БИТЦЕВСКИЙ ЛЕС»

И.И. Истомина, М.Е. Павлова,  
А.А. Терехин

Кафедра ботаники, физиологии растений и агробиотехнологии  
Российский университет дружбы народов  
*ул. Миклухо-Маклая, 8/2, Москва, Россия, 117198*

Авторами статьи проведено исследование онтогенеза хохлатки промежуточной, относящейся к редким видам и включенной в Красную книгу города Москвы. Впервые в Битцевском лесопарке выявлены все стадии онтогенеза этого вида, описаны основные его этапы от проростков до сецильных особей.

**Ключевые слова:** хохлатка промежуточная, редкий вид, онтогенез, стадии онтогенеза, возрастное состояние.

Особенности хода морфогенеза определяют структуру элемента ценопопуляции, в связи с этим онтоморфогенетические исследования являются необходимой основой для анализа поведения видов [1].

Любое онтогенетическое состояние можно рассматривать как меру биологического времени. Оно характеризуется набором морфологических признаков-маркеров, не присущих более ранним этапам развития, и исчезновением прежних. Таким образом, онтогенетические состояния рассматривают как узловые моменты развития. В настоящее время в литературе даны и описаны онтогенезы более 450 видов семенных растений.

На самом деле каждая онтогенетическая группа разделяется по целому ряду других параметров на более дробные группы.

Детальная классификация поливариантности развития была предложена Л.А. Жуковой [2] и в дальнейшем дополнена [3]. Поливариантность развития делится на два основных типа — структурную и динамическую поливариантность. Структурную поливариантность онтогенеза можно разделить на несколько более мелких типов: размерную, морфологическую и поливариантность способов размножения. В свою очередь, динамическая поливариантность делится на ритмологическую и темпов развития [3; 4].

Размерная поливариантность выражается в изменении мощности, размера и жизненного состояния особей в пределах одного этапа онтогенеза. Способность растений изменять свое жизненное состояние является важнейшим адаптационным механизмом, работающим на организменном и популяционном уровнях [4].

Растения с высоким уровнем жизнестойкости часто характеризуются большей скоростью органогенеза, значительной мощностью побеговой и корневой систем, быстрым завершением онтогенеза; они обеспечивают самоподдержание и определяют положение вида в фитоценозе. Особи низкого уровня жизнестойкости во всех возрастных состояниях являются определенным резервом для удержания территории. Неполное отмирание слабых растений поддерживает как фенотипическое, так и генетическое разнообразие популяций.

Поливариантность размножения и воспроизведения проявляется в дополнительных способах размножения и распространена у многих цветковых растений, среди которых достаточно часты сочетания и смены разных способов размножения.

Способность элементов ценопопуляций (особей, партикул, клонов) изменять скорость развития, а следовательно, и длительность пребывания в том или ином возрастном состоянии можно рассматривать как проявление динамической поливариантности темпов развития [4].

Увеличение числа путей онтогенеза зависит не только от абсолютной продолжительности каждого возрастного состояния, определяющей скорость индивидуального развития, но и от других проявлений поливариантности темпов развития — пропуска одного или нескольких возрастных состояний или целого возрастного периода; реверсии в предыдущие состояния или омоложения; перехода в состояние вторичного покоя или выхода из него.

Следовательно, виды могут быть охарактеризованы набором возможных переходов из одного возрастного состояния в другое в сочетании с возможными пропусками и реверсиями. Для каждого вида существуют обязательные переходы, отмеченные во всех ценопопуляциях, редкие переходы, реализуемые в некоторых экологических ситуациях, и невозможные переходы, определяемые биологическими особенностями видов [4].

Продолжительность полного и сокращенного онтогенеза определяет скорость смены поколений, волнообразный характер развития, а время наступления генеративного периода, его продолжительность влияют на процессы самоподдержания в ценопопуляции.

Следовательно, поливариантность онтогенеза можно рассматривать как важнейший адаптационный механизм популяционного уровня, обеспечивающий гетерогенность ценопопуляции и способствующий ее устойчивости в быстро меняющихся окружающих условиях.

Выявление действия онтогенетических механизмов при разной напряженности антропогенных факторов позволит обеспечить научно аргументированное прогнозирование и управление ценопопуляциями [4].

Природно-исторический парк «Битцевский лес» является уникальной природной территорией, на которой отмечен 31 вид растений, занесенных в Красную книгу Москвы и Подмосковья [5; 6]. В Битцевском лесопарке сохранились исче-

зающие декоративные виды травянистых растений. Особый интерес представляют относящиеся к эфемероидам виды рода хохлатка (*Corydalis Medic.*), подсемейства Дымянковые (*Fumarioideae Dumort.*), семейства Маковые (*Papaveraceae Juss.*).

Кроме довольно распространенной в черте Москвы хохлатки плотной (*Corydalis solida* (L.) Clairv.) — этот вид встречается в Лосином острове, Филевском лесопарке, Серебряном Бору и даже в Нескучном саду — в Битцевском лесу найдены такие редкие в масштабе всей Московской области виды хохлаток, как средняя (промежуточная), полая и Маршалла [7].

Вид хохлатка промежуточная, или средняя (*Corydalis intermedia* (L.) Merat), выбранный для исследования особенностей онтогенеза, относится к категории «редкие», на него оказывает достаточно сильное влияние антропогенный пресс, отсюда возникает необходимость более подробного изучения биологии вида с целью усиления методов его охраны.

Целью данной работы было изучение особенностей возрастных состояний хохлатки промежуточной (*Corydalis intermedia* (L.) Merat) как вида, занесенного в Красную книгу Москвы и Московской области [8]. В процессе исследования выявлялись, описывалась и анализировалась отдельные стадии онтогенеза выше-названного вида.

Исследования проводились с апреля 2011 по май 2014 г. в природно-историческом парке «Битцевский лес».

Для выявления и описания отдельных стадий онтогенеза изучаемого вида были использованы критерии возрастных состояний для травянистых растений, подробно описанные во многих источниках [1; 2; 11; 12].

В результате исследования на территории парка «Битцевский лес» были обнаружены три ценопопуляционных локуса хохлатки промежуточной. О местонахождении двух из них (на северо-западе парка вблизи Узкого и на юге близ улицы Академика Янгеля) было известно по литературным источникам [8], третий ценопопуляционный локус (почти в центре территории лесопарка, ближе к улице Красного Маяка) был обнаружен авторами впервые.

Возрастные особенности хохлатки промежуточной изучались и определялись на пробной площади, находящейся на территории Битцевского природно-исторического парка, в центральной его части.

Участок, на котором была встречена хохлатка, представляет собой лесной массив, с преобладанием липы и клена, с небольшим участием осины и березы. Под пологом леса доминируют медуница неясная, хохлатка промежуточная, сныть обыкновенная, зеленчук желтый. Хохлатка промежуточная в данном случае проявляется как временный доминант или содоминант синузии дубравного широколиственного леса.

В пределах пробной площади было собрано по 10 особей каждого возрастного состояния, у которых были измерены и проанализированы следующие параметры: длина и ширина семядолей, высота растения, диаметр клубня, количество и размеры долей листа, количество соцветий и цветков в них и т.д.

При оформлении, анализе и обработке данных применялась компьютерная программа Microsoft Office Excel 2007.

Хохлатка промежуточная — многолетнее поликарпическое травянистое растение высотой 8—15 см. Хохлатка промежуточная распространена в Центральной и частично в Восточной Европе. Северная граница ареала проходит в Швеции (изолированные местонахождения отмечены в Финляндии), западная — по Бельгии, Голландии, центру Франции, южная — по северу Италии и Хорватии. Хохлатка промежуточная произрастает на почвах разного механического состава: супесчаных, суглинистых и глинистых, а также часто встречается на известняках, то есть относится к эумезофитам [9].

В Московской области этот вид был обнаружен сравнительно недавно, во второй половине XX в. Хохлатка промежуточная в Московской области встречается в ряде районов как редкое растение. В Москве впервые зарегистрирована в 1980 г. в Битцевском лесопарке, а также в Фили-Кунцевском лесопарке [7].

По мнению некоторых исследователей, хохлатка промежуточная распространена значительно шире, чем представлена в гербарных коллекциях, так как ее легко можно не заметить в природных фитоценозах [10].

Хохлатка промежуточная относится по классификации охраняемых видов к статусу 2-я категория редких видов — редкий на территории Москвы вид [8].

Сезонный ритм развития в основных чертах повторяет ритм развития хохлатки плотной. Цветение, созревание плодов и отмирание надземных побегов у хохлатки промежуточной происходит на 1—1,5 недели раньше, чем у хохлатки плотной.

Как и многие другие виды рода, хохлатка промежуточная является геофитом и относится к эфемероидам. Размножается этот вид семенным путем, вегетативное размножение встречается чрезвычайно редко.

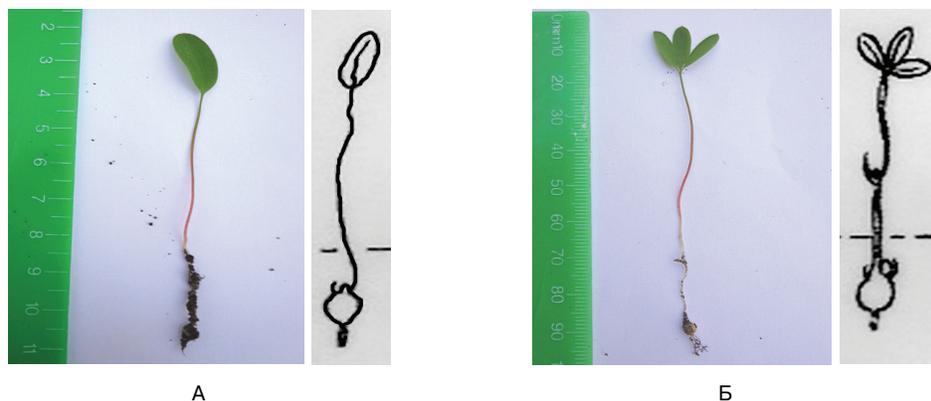
Стадии онтогенеза, процессы их развития и формирования у хохлатки промежуточной очень сходны с таковыми у близкого вида хохлатки плотной (*Corydalis solida* (L.) Clairv.), за исключением гораздо реже встречающегося процесса образования клонов в сенильном периоде [11; 12].

**Семена** у хохлатки промежуточной черные, 2—2,3 мм в диаметре. Прорастают в зависимости от условий, начиная с третьей декады апреля до начала мая.

**Проростки (р)** хохлатки промежуточной встречались в большом количестве на всех пробных площадках. Все они имели одну семядолю длиной 10—15 мм, шириной 5—7 мм и черешок длиной 57—70 мм (45—50 мм — надземная часть, 12—20 мм — подземная часть) (рис. 1А). В течение первого вегетационного сезона, а он у хохлатки промежуточной в связи с тем, что она относится к группе весенних эфемероидов, недолгий — 3—4 недели, в конце апреля — начале мая у проростков должен сформироваться первичный клубенок диаметром до 2—3 мм. Растение имеет корешок — длиной 5—15 мм. Не все проростки сохраняют свою жизнеспособность до следующего года, более мелкие по размерам и слабые отмирают. Выжившие растения переходят в ювенильную стадию.

**Ювенильные растения (j)** хохлатки формируются на 2-й год жизни, у них имеются 2—3 чешуевидных и один трехраздельный лист, удлинённый вертикальный побег 18—29 мм (рис. 1Б), клубень гипокотильной природы становится более заметным — достигает диаметра 3—4 мм, почка возобновления располагается в пазухе одного из чешуевидных листьев, корневая система придаточная. Верху-

шечная почка может находиться как на уровне почвы, так и приподниматься над поверхностью на 10—15 мм. Ширина пластинок срединного трехраздельного листа 3—4 мм, длина 10—12 мм. В пазухе одного из нижних чешуевидных листьев формируется крупная почка, которая является почкой возобновления. После окончания вегетации надземная и подземная части побега отмирают, в почве остается клубенек.



**Рис. 1.** Проростки и ювенильные растения хохлатки промежуточной:

А — проросток; Б — ювенильная особь

**Имматурные растения (im)** хохлатки промежуточной имеют один срединный пятираздельный ассимилирующий лист и несколько чешуевидных листьев. В этом возрастном состоянии происходит смена клубня, который затем меняется ежегодно. Новый клубень разрастается внутри старого и постепенно вытесняет его. Замещающий клубень, диаметром 3—5 мм, образует почти незаметный ложно-стержневой корень (определяется только у молодых особей) и несколько придаточных корней длиной 25—30 мм. Дальнейшее развитие растения приводит к появлению в имматурном состоянии дважды тройчато-рассеченных срединных листьев (рис. 2А). Высота растения в конце данного этапа достигает 80—90 мм, ширина листочков от 4 до 6 мм, длина — 12—15 мм.



**Рис. 2.** Имматурные и виргинильные растения хохлатки промежуточной:

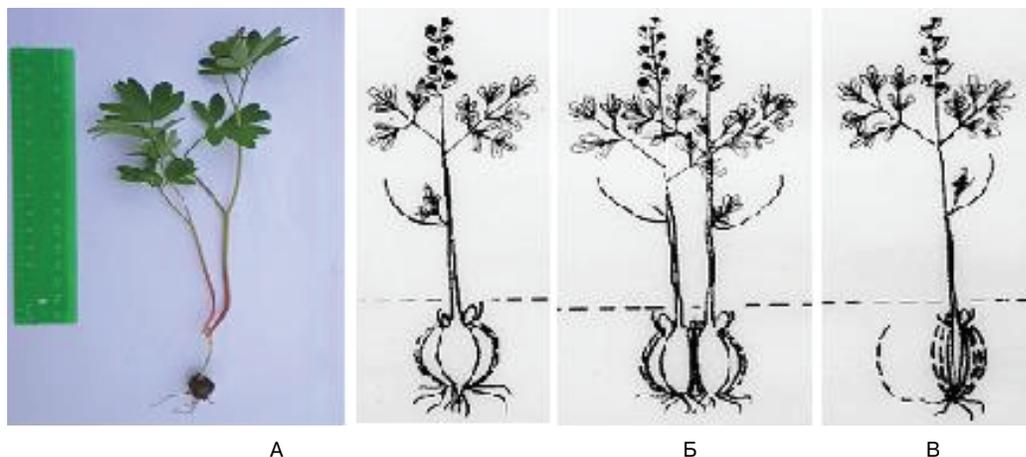
А — имматурная особь; Б — виргинильное растение

**Виргинильные растения (v)** представляют собой побег со срединными листьями и более крупным клубнем с несколькими (от 6 до 12) придаточными корнями длиной 27—35 мм (рис. 2Б).

В этом состоянии, иначе называемом «молодое вегетативное», развиваются 2 срединных листа: первый трижды, а второй дважды тройчато-рассеченный. Клубень округлый, до 8 мм в диаметре, находится в почве на глубине от 20 до 40 мм. Междоузлие верхнего чешуевидного листа может достигать длины 30—50 мм. Высота надземной части растения достигает 85—110 мм, ширина и длина листочков достигает своего максимума (ширина, в среднем —  $5,5 \pm 1,0$  мм, длина —  $13,3 \pm 1,1$  мм).

**Генеративная стадия онтогенеза хохлатки промежуточной (g).** В популяции хохлатки промежуточной в Битцевском лесу было выделено три последовательных этапа прохождения генеративной стадии онтогенеза: молодые генеративные особи, средневозрастные генеративные особи и старые генеративные особи.

**Молодые генеративные особи (g1)** имеют один генеративный побег, который развивается из верхушечной почки виргинильного растения прошлого года (рис. 3А). У молодых генеративных растений повышенной жизнеспособности из пазушной почки верхнего чешуевидного листа может развиваться розеточный побег с 1—2 срединными листьями (рис. 3а). Листовой комплекс генеративных растений хохлатки состоит из трех-четырех чешуевидных и двух срединных листьев. Междоузлие верхнего чешуевидного листа удлинненное (24—38 мм). Срединные ассимилирующие листья длинночерешковые, дважды тройчато-рассеченные, доли на коротких черешочках. Ширина листочков 4—6 мм, длина — 12—15 мм.



**Рис. 3.** Генеративные особи хохлатки промежуточной:

А — молодая генеративная особь; Б — средневозрастное генеративное растение; В — старая генеративная особь

Соцветие — верхушечная кисть, малоцветковая, короткая, сжатая, почти головчатая, до цветения поникающая, прицветники цельные, крупные, обратной-цевидные, туповатые или короткозаостренные. Цветоножки в 2—3 раза короче прицветников, тонкие. Чашелистики пленчатые, очень мелкие, зубчатые. Венчик розово-фиолетовый, или лилово-пурпурный, мелкий, длиной около 15 мм, с до-

вольно широким отгибом наружных лепестков, на верхушке с большой выемкой. Шпора широкая. Плоды — коробочки, прямостоячие или отклоненные, 10—15 мм длиной, 4—5 мм шириной, заостренные в плоский носик [13].

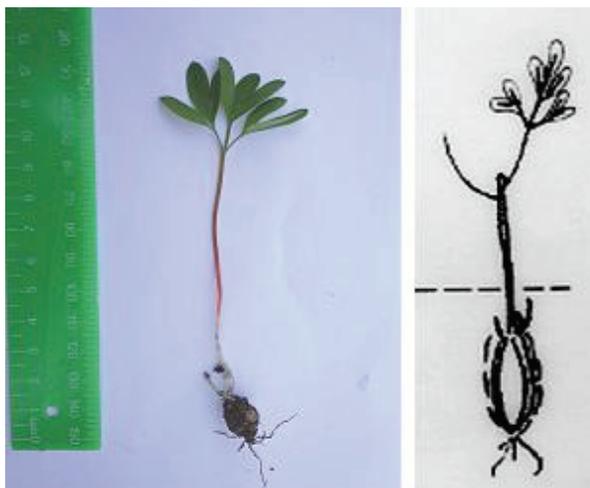
**Средневозрастные генеративные особи (g2)** с повышенной жизненностью имеют два генеративных побега и могут формировать два клубня под чешуйчатыми покровами одного прошлогоднего. Тогда формируется компактный клон [11], число дочерних клубней у хохлатки промежуточной не превышает 2—3 (рис. 3Б). У экземпляров с пониженной жизненностью деление клубня в средневозрастном генеративном состоянии не наблюдается. Они отличаются от молодых особей лишь числом цветков, придаточных корней и большим количеством разрушающихся остатков клубней прошлых лет.

Клубень генеративных растений шаровидный, светло-бурый (8—15 мм в диаметре). Корневая система состоит из тонких придаточных корней длиной 25—40 мм.

Внутри клонов хохлатки формируются **старые генеративные особи (g3)**, у которых образуются продолговатые неправильной формы клубни, покрытые многочисленными чешуями клубней прошлых лет (рис. 3В). Соцветия старых генеративных особей содержат меньше цветков, а иногда цветки недоразвиваются. Размеры дочерних клубней по мере их возникновения уменьшаются по сравнению с материнскими. Дочерние особи переходят в более старое по сравнению с материнской особью возрастное состояние. Продолжительность существования клона составляет в среднем 3—5 лет.

Особи хохлатки промежуточной редко доживают до сенильного состояния.

**Сенильные растения (s)** образуются из старых генеративных особей, или из более слабых особей среднегенеративного клона, характеризуются многослойным клубнем неправильной формы и несут один пятираздельный или тройчатый лист (рис. 4). По внешним признакам эти растения очень похожи на иматурные, реже на ювенильные особи, что затрудняет выделение этих особей в природе, без выкапывания и повреждения.



**Рис. 4.** Сенильная особь хохлатки промежуточной

Таким образом, на территории природно-исторического парка «Битцевский лес» были выделены и описаны все стадии онтогенеза хохлатки промежуточной (*Corydalis intermedia* (L.) Merat). Большинство особей этого вида находилось в состоянии нормальной или повышенной жизненности, что свидетельствует об оптимальных для существования вида условиях и позволяет прогнозировать перспективное развитие популяции хохлатки промежуточной в Битцевском лесу. Рекреационная нагрузка, проявляющаяся как достаточно густая тропиочная сеть, не оказывает заметного влияния на развитие популяции хохлатки промежуточной, вероятно, в силу ее малых размеров и не очень ярких цветков, но это не снимает необходимости постоянного мониторинга данного вида на территории лесопарка и применения определенных методов охраны.

### ЛИТЕРАТУРА

- [1] Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. М.: Наука, 1987.
- [2] Жукова Л.А. Онтогенезы и цикл воспроизводства растений // Журн. общ. биологии. 1983. Т. 44. № 3. С. 361—374.
- [3] Жукова Л.А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995.
- [4] Жукова Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. 2001. № 23. С. 169—176.
- [5] Полякова Г.А., Гутникова В.А. Парки Москвы: Экология и флористическая характеристики. М.: ГЭОС, 2000.
- [6] Рысин Л.П., Полякова Г.А., Савельева Л.И. и др. Леса Москвы. Опыт организации мониторинга. М.: Грааль, 2001.
- [7] Насимович Ю.А., Романова В.А. Ценные природные объекты Москвы и ее лесопаркового защитного пояса. М., Деп. в ВИНТИ АН СССР, 21.11.1991. № 4378-B91, 1991.
- [8] Красная книга города Москвы. Правительство Москвы. Департамент природопользования и охраны окружающей среды города Москвы / Отв. редакторы Б.Л. Самойлов, Г.В. Морозова. 2-е изд., перераб. и дополн. М., 2011.
- [9] Ворошилов Н.В., Скворцов А.К., Тихомиров В.Н. Определитель растений Московской области. М.: Наука, 1966.
- [10] Дейстфельдт Л.А., Насимович Ю.А. Распространение охраняемых видов сосудистых растений на территории Москвы. М., 1995. Деп. в ВИНТИ РАН. № 1637-B95.
- [11] Смирнова О.В., Черёмушкина В.А. Род Хохлатка — *Corydalis Medic.* — Биологическая флора Московской области. Вып. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1975. С. 48—72.
- [12] Диагнозы и ключи возрастных состояний лесных растений: Эфемероиды. М.: МГПИ, 1987. С. 35—41.
- [13] Губанов И.А. Кисилева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. В 3 т. Т. 2. М.: Т-во науч. изд. КМК, Ин-т технолог. иссл., 2002.

## ONTOGENESIS OF *CORYDALIS INTERMEDIA* (L.) MERAT IN THE “BITSEVSKY FOREST” NATURAL AND HISTORICAL PARK

I.I. Istomina, M.E. Pavlova,  
A.A. Terechin

Department of botany, plant physiology and agrobiotechnology  
Peoples' Friendship University of Russia  
*Miklukho-Maklaya str., 8/2, Moscow, Russia, 117198*

The authors conducted a study of a cenopopulation *Corydalis intermedia* related to rare species included in the Red data book of Moscow. For the first time in Bitsevsky Park revealed extensive cenopopulations locus of this type, age range which is polnotsennym with a shift towards young individuals, indicating a promising population status of this species in this habitat.

**Key words:** *Corydalis intermedia*, rare species, population, cenopopulation, age status, age range.

### REFERENCES

- [1] Smirnova O.V. *Struktura travjanogo pokrova shirokolistvennyh lesov*. M.: Nauka, 1987.
- [2] Zhukova L.A. *Ontogenezy i cikl vosproizvodstva rastenij // Zhurn. obshh. biologii*. 1983. T. 44. № 3. S. 361—374.
- [3] Zhukova L.A. *Populjacionnaja zhizn' lugovyh rastenij*. Joshkar-Ola, 1995.
- [4] Zhukova L.A. *Mnogoobrazie putej ontogeneza v populjacijah rastenij // Jekologija*. 2001. № 23. S. 169—176.
- [5] Poljakova G.A., Gutnikova V.A. *Parki Moskvy: Jekologija i floristicheskaja karakteristiki*. M.: GJeOS, 2000.
- [6] Rysin L.P., Poljakova G.A., Savel'eva L.I. i dr. *Lesa Moskvy. Opyt organizacii monitoringa*. M.: Graal', 2001.
- [7] Nasimovich Ju.A., Romanova V.A. *Cennye prirodnye ob#ekty Moskvy i ejo lesoparkovogo zashhitnogo pojasa*. M., Dep. v VINITI AN SSSR 21.11.1991, N 4378-V91, 1991.
- [8] *Krasnaja kniga goroda Moskvy. Pravitel'stvo Moskvy. Departament prirodnopol'zovanija i ohrany okruzhajushhej sredy goroda Moskvy*. Otv. redaktory B.L. Samojlov, G.V. Morozova. 2-e izd., pererab. i dopoln. Moskva, 2011.
- [9] Voroshilov N.V., Skvorcov A.K., Tihomirov V.N. *Opredelitel' rastenij Moskovskoj oblasti*. M., Nauka, 1966.
- [10] Dejstfel'dt L.A., Nasimovich Ju.A. *Rasprostranenie ohranjaemyh vidov sosudistyh rastenij na territorii Moskvy*. M., 1995. Dep. v VINITI RAN, № 1637-V95.
- [11] Smirnova O.V., Cherkomushkina V.A. *Rod Hohlatka — Corydalis Medic. — Biologicheskaja flora Moskovskoj oblasti. Vyp. 2*. M.: Izd-vo Mosk. un-ta. 1975. S. 48—72.
- [12] *Diagnozy i kljuchi vozrastnyh sostojanij lesnyh rastenij: Jefemeroidy*. M.: MGPI, 1987. S. 35—41.
- [13] Gubanov I.A., Kisileva K.V., Novikov V.C., Tihomirov V.N. *Illjustrirovannyj opredelitel' rastenij Srednej Rossii. V 3 t. T. 2*. M.: T-vo nauch. izd. KMK, In-t tehnolog. issl., 2002.