

УДК 582.683.2+581.41

БИОЛОГИЯ И ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВАЙДЫ РЕБРИСТОЙ (*ISATIS COSTATA* С.А. МЕУ.) (CRUCIFERAE)

Ю.Е. Алексеев

В Заочье на территории Каширского р-на Московской обл. (крутой щебнистый склон рядом с железной дорогой) обнаружена долговременно существующая популяция заносного вида вайды ребристой – *Isatis costata* С.А. Меу. Жизненная форма растения – двулетник, очень редко однолетник. Оно ежегодно проходит полный жизненный цикл и формирует жизнеспособные семена. Описан онтогенез вида, морфология вегетативных органов и изменчивость плодов, обладающих важными диагностическими признаками представителей рода вайда.

Ключевые слова: *Isatis*, Cruciferae, Brassicaceae, жизненный цикл, онтогенез, заносные растения.

Род вайда (*Isatis* L.) насчитывает 79 видов (Warwick et. al., 2006), которые распространены в Центральной Европе, Передней и Центральной Азии. В Восточной Европе встречаются 8–9 видов этого рода (Буш, 1939; Котов, 1979; Дорофеев, 1998, 2006, 2012). Вид *I. sabulosa* Stev. ex Ledeb. имеет крупные стручочки длиной около 30 мм, а у остальных видов длина стручочков не превышает 20 мм (Аветисян, 1963). Разграничение мелкоплодных видов вайд в Восточной Европе и смежных районах продолжает оставаться важной проблемой. Это заключение относится и к двум наиболее широко распространенным видам – вайде красильной (*I. tinctoria* L.) и вайде ребристой (*I. costata* С.А. Меу.), несмотря на то что их сравнительное изучение началось еще в конце XIX в. Уже тогда С.И. Коржинский (1892) констатировал неустойчивость признаков у видов вайд. В начале XX в. Н.А. Буш (1913), изучая вайды Сибири и Дальнего Востока, писал, что определения вайды сделаны «только по аналогии, по экземплярам, не имеющим зрелых плодов» (Буш, 1913, с. 157). В данной работе Н.А. Буш, используя морфологические признаки плодов, выделил 4 подвида у *I. tinctoria* и 3 формы у *I. costata*. В работах систематиков, опубликованных в течение минувшего столетия, преобладала монотипическая концепция видов указанного рода, хотя объем видов понимался неоднозначно.

Одной из причин существования проблемы систематики этих и других видов вайд является использование в диагностических целях только признаков плода и недоиспользование других признаков. При этом даже для одного вида указаны разные размеры плода: например, для вайды красильной (в мм)

9–13×3–4,5(6) (Дорофеев, 1998) или 14–17×5–7 (Цвелев, 2000). Эти различия связаны с тем, что только в последнее время уточнены ареал и структура плода вайды красильной и вайды ребристой. Раньше считалось, что вайда красильная – дикорастущий и широко распространенный вид в Восточной Европе. И лишь недавно было установлено, что вайда красильная – вид приморских местообитаний, а на Русской равнине она является редким адвентивным видом (Дорофеев, 2012). В то же время вайда ребристая естественно распространена в степной зоне Русской равнины и Западной Сибири.

В разных региональных флористических работах, относящихся к европейской части России, фигурируют оба или какой-то один из вышеназванных видов. Поэтому получение точных данных по диагностике и распространению вайды красильной и вайды ребристой продолжает оставаться насущной задачей. Очевидно, что необходимо расширение числа признаков для диагностирования видов, определение изменчивости признаков и их систематического значения.

Материал и методы

В течение 5 лет (2009–2013) нам удалось изучать морфологию и биологию вайды ребристой в составе ее популяции, находящейся в 1 км к северу от железнодорожной станции Ожерелье в Заочье (Павелецкая железная дорога, Московская обл.). Популяция занимает крутой склон юго-западной экспозиции, который обращен к железной дороге и возвышается над ней на высоту около 8 м. Склон покрыт крупной щебенкой и примыкает к мосту шоссейной дороги, расположенному над железнодорожным полотном. Заросли вайды занимают участок склона (к югу от

моста), протяженность участка около 30 м. Численность особей вайды варьирует год от года, но ежегодно вырастают цветущие и плодоносящие особи. Нормально развитые экземпляры вайды ребристой можно также наблюдать около полотна железной дороги между станциями Ожерелье и Тесна.

Результаты

Ежегодное и неоднократное обследование указанной популяции вайды ребристой позволяет следующим образом описать морфолого-биологические особенности этого вида. Это двулетник или, реже, однолетник. Семена вайды прорастают как осенью, так и весной следующего года. Преобладает второй способ прорастания. Как показала комнатная культура, жизнеспособность семян сохраняется не менее 3 лет. Можно предположить, что часть семян вайды попадает в семенной банк почвы. В некоторые годы семена эти «воссоздают» популяцию, поскольку иногда заросли вайды выкашиваются в момент цветения (в конце мая), что резко сокращает семенную продукцию популяции.

Прорастание семян надземное, семядоли длинночерешковые, обратнойцевидные. Проростки, как правило, розеточного типа, но иногда нижние междоузлия у них бывают несколько удлиненные. Первые листья черешковые, обратноланцетные, по краю слегка волнистые (рис. 1). На протяжении всего вегетационного периода проросток (побеги) нарастает моноподиально, на нем формируются около 12 листьев. В пазухах листьев закладываются почки. В конце сентября листья молодой виргинильной особи буреют и полегают на поверхность почвы (рис. 2). На второй год из верхушечной почки растения вырастает новый участок моноподиального побега. Его энергичный рост в высоту продолжается до конца мая. В начале июня у него полностью формируется крупное соцветие и распускаются ярко желтые цветки.

Листья на втором (весеннем) приросте побега резко отличаются от листьев однолетнего (прошлогоднего) побега – они сидячие, полустеблеобъемлющие, ланцетовидные со стреловидным основанием. Репродуктивные побеги вайды именно с такими листьями представлены на гербарных образцах, однолетние особи видов этого рода в коллекциях отсутствуют. Плоды вайды ребристой в Подмоскovie созревают в начале июля, более месяца находятся на побегах и одновременно опадают в конце августа или в сентябре.

Параметры метамерии вайды ребристой как двулетнего растения таковы: в первый год вырастает уко-

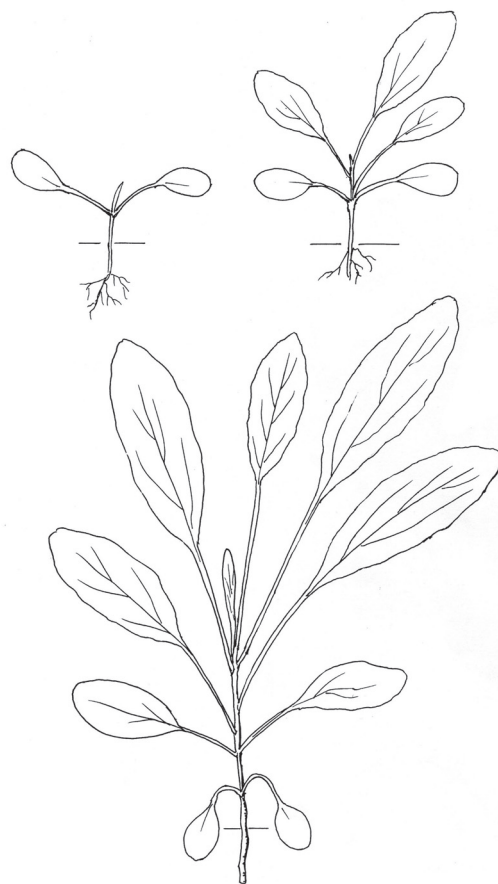


Рис. 1. Проросток и ювенильные особи Вайды ребристой в весенний период



Рис. 2. Виргинильная однолетняя особь Вайды ребристой в конце вегетационного периода

роченный побег из 10–12 метамеров. На второй год образуется 38–40 метамеров до соцветия (зона торможения) и около 10 метамеров в области соцветия. Таким образом, двулетняя нормально развитая особь вайды ребристой имеет побеги с 50–60 метамерами. У однолетних особей вайды число метамеров в два раза меньше (23–27). Приводимые показатели являются средними, они немного варьируют в зависимости от микроусловий.

Двулетние особи вайды ребристой представлены двумя формами. Одна из них не имеет боковых побегов в вегетативной сфере главного побега. У другой формы боковые побеги второго порядка развиваются из пазушных почек, которые расположены на приросте первого года. Развитие боковых почек в побеги зависит от локальных экологических условий. На возвышенных сухих местах эти почки не пробуждаются, а в ложбинах стока и в основании склона из почек вырастают боковые побеги. Участок однолетнего прироста с боковыми почками и формирующимися из них боковыми побегами представляет собой зону кущения, а почки и побеги на ней могут быть развиты в разной степени (рис. 3, 4). В самых благоприятных условиях боковые побеги энергично растут, у них образуются более 10 метамеров, а на верхушках небольшие соцветия.

Необходимо отметить, что вайду красильную, как и вайду ребристую, обычно относят к двулетникам и, реже, к однолетникам. Но некоторые ученые не относят вайду красильную к однолетникам, а считают

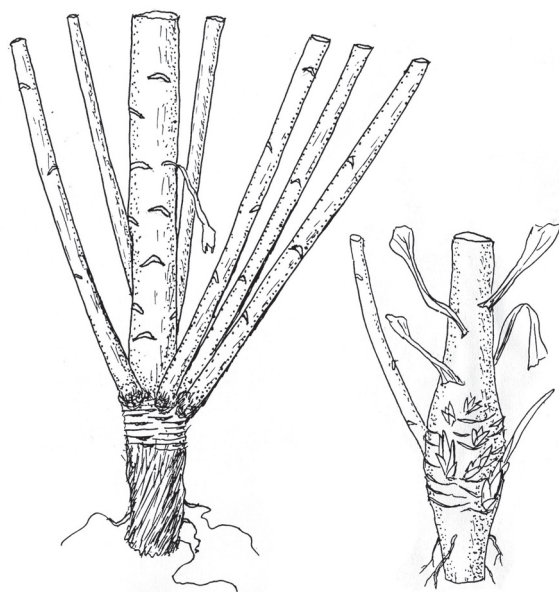


Рис. 3. Основания главного и боковых побегов двулетней плодоносящей особи Вайды ребристой в середине лета

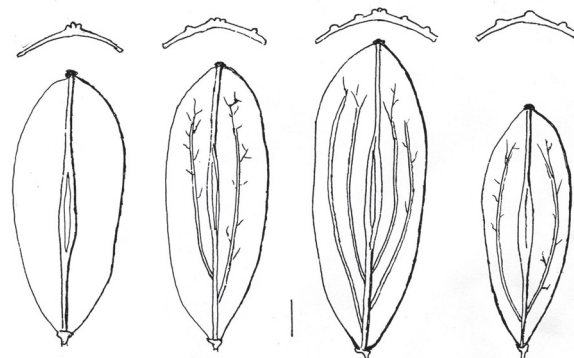


Рис. 4. Плоды Вайды ребристой из нижней (слева), средней и верхней (справа) частей паракладия

ее двулетником или многолетником (Крупкина, 2006; Kirschner, Sutory, 1992). На рисунке, представленном в работе Л.И. Крупкиной, вайда красильная имеет разветвленное корневище с двумя побегами – укороченным вегетативным и удлиненным репродуктивным (Крупкина, 2006, табл. 35). Возможно, что у многолетних особей репродуктивные побеги дициклические. Для установления особенностей жизненных форм вайды ребристой и вайды красильной необходимо изучение онтогенеза и изменчивости второго вида.

Общее соцветие вайды ребристой – сложный щиток из более чем 10 паракладиев, каждый из которых имеет веточки третьего порядка. Последние представляют собой кисти с 15–20 цветками. К моменту плодоношения на верхушках кистей сохраняются бутоны недоразвитых неоппадающих цветков. Зрелые плоды поникают верхушками вниз. Самые нижние веточки могут быть простыми, не ветвистыми.

Морфология цветков вайды ребристой и близких к ней видов практически не используется в их систематике. Размеры цветков или лепестков у них перекрываются и поэтому нуждаются в тщательном сравнительном изучении.

Плоды видов рода вайда – нескрывающиеся специализированные стручочки с крыловидными придатками, которые считаются приспособлением к анемохории (Бобров и др., 2009). Форма и размеры стручочков являются наиболее важными систематическими признаками и всегда используются в описаниях видов и ключах для их определения. Интересующие нас близкие виды – вайда ребристая и вайда красильная – помимо различий в соотношениях длины и ширины плодов отличаются особенностями их жилкования (Дорофеев, 2006). У вайды ребристой на боковой

стороне стручочка имеются три сильно сближенные жилки, а у вайды красильной – только одна сильно выступающая жилка.

Поскольку особенности жилкования плодов имеют большое значение в систематике крестоцветных, мы изучили изменчивость этого признака на створках стручочков вайды ребристой. Нами установлено, что соотношение длины и ширины стручочка изменяется в процессе онтогенеза. Длина плода достигает своих предельных значений раньше, чем их ширина. Поэтому незрелые плоды уже, чем зрелые. Даже вполне зрелые плоды, находящиеся в отдельной кисти, неодинаковы по размерам. Эти размеры изменяются в соответствии с правилом одновершинной кривой: самые нижние и самые верхние в кисти мельче, чем плоды на среднем участке кисти. Если «средние плоды» имеют длину около 10 мм, то верхние и нижние на 2–3 мм короче средних. Заметим, что в ключах для определения видов вайд размеры плодов указаны с пределами изменчивости, но без указания местоположения отдельных форм плодов. Поэтому имеющиеся в литературе данные о размерах плодов вайд использовать трудно.

Особенности жилкования или реберной структуры плодов вайды ребристой могут быть описаны, по нашему мнению, следующим образом. На уплощенной стороне стручочка по средней линии расположен валик (ребро) – место контакта плодолистиков. Этот валик (назовем его основной) при внимательном рассмотрении представляет собой «конструкцию» из трех тонких валиков, слитых в основной валик.

Ширина основного валика (ребра) составляет около 1 мм, а ширина каждого из трех образующих его тонких валиков около 0,3 мм. По обе стороны от основного валика находятся по одному валику, которые обычно называют ребрами. По своей морфологической природе эти ребра являются жилками плодолистиков, точнее их стенок и устроены они неодинаково даже у плодов одной особи (рис. 4). Жилки могут отходить как от основания плодолистика, так и немного выше основания. Иногда с каждой стороны от среднего валика формируются по две параллельных жилки. Таким образом, на каждой стороне оказывается в общей сложности не 3, а 5 ребер. Разнообразие реберных структур подчинено

определенной закономерности, которая проявляется на отдельной веточке паракладия в направлении от его основания к верхушке. Нижние стручочки на веточке имеют центральное ребро и, как правило, не имеют боковых ребер. У средних стручочков кроме центрального ребра есть с каждой стороны по одному или по два боковых ребра. Верхние стручочки, всегда более мелкие по сравнению с остальными, имеют центральное ребро (у него средний валик обычно недоразвит) и два боковых ребра, заметно отставленных от центрального.

Таким образом, изменчивость признаков плода у вайды ребристой носит возрастной характер и, следовательно, не отвечает на другие важные для систематики вопросы: какова амплитуда экологической и географической изменчивости? Присутствует ли гетерокарпия скрытого типа?

Выводы

Впервые в зоне хвойно-широколиственных лесов Заочья Московской обл. обнаружена долговременно существующая адвентивная по происхождению популяция вайды ребристой. Популяция занимает склон около полотна железной дороги. Очевидно, этот степной вид может быть не только эфемерофитом в лесной зоне.

Изученная популяция представлена как однолетними, так и двулетними особями. Особи разных жизненных форм различаются числом метамеров вегетативных побегов, но имеют одинаковый ритм сезонного развития. Для выяснения факторов, определяющих жизненную форму растения необходимы наблюдения за ним в разных экологических условиях, а также экспериментальные посевы.

Форма стручочка изменяется в процессе его созревания. Сначала стручочек удлинненно-продолговатый, а в завершении роста – овально-продолговатый. В указанной популяции вайды формировались только голые плоды.

Форма, размеры и жилкование стручочков изменяются вдоль продольной оси веточки соцветия, отражая в целом ту закономерность в строении побегов, которая называется «правило одновершинной кривой». Для сравнения плодов вайды ребристой и других видов рода необходимо использовать средние по положению на побеге плоды.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 12-04-00467).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аветисян В.Е. Критический обзор кавказских видов рода *Isatis* L. // Заметки по систематике и географии растений АН Грузинской ССР. 1963. Вып. 23. С. 71–86.
- Бобров А.В., Меликян А.П., Романов М.С. Морфогенез плодов Magnoliophyta. М., 2009. 400 с.
- Буш Н.А. 25 Cruciferae // Флора Сибири и Дальнего Востока. Вып. 1. Двудольные. СПб., 1913. С. 80–176.
- Буш Н.А. Род 600 Вайда – *Isatis* L. // Флора СССР. Т.8. М.;Л. 1939. С. 203–222.
- Дорофеев В.И. Семейство крестоцветные – Cruciferae (Brassicaceae) средней полосы европейской части Российской Федерации // Turczaninowia. 1998. Т. 1. Вып. 3. С. 5–94.
- Дорофеев В.И. Сем. 65 Cruciferae V.Juss., nomen altern. (Brassicaceae) – Крестоцветные / Флора средней полосы европейской части России. М., 2006. С. 256–283.
- Дорофеев В.И. Сем. 83 Brassicaceae Burnett. (Cruciferae Juss.) – Крестоцветные // Конспект флоры Восточной Европы. Т. 1 (под ред. Н.Н. Цвелёва). М.;СПб, 2012. С. 364–437.
- Коржинский С.И. Флора Востока Европейской России в ее систематических и географических отношениях // Изв. Томского ун-та. 1892. Кн. 5. Отд.2. С. 81–299.
- Котов М.И. Род 16. Вайда – *Isatis* L. // Флора европейской части СССР. Т. 4. Л., 1979. С. 62–65.
- Крупкина Л.И. Сем. Cruciferae Juss. (Brassicaceae Burnett.) – Крестоцветные / Иллюстр. определитель растений Ленинградской области (под ред. А.Л. Буданцева и Г.П. Яковлева). М., 2006. 799 с.
- Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб., 2000. 781 с.
- Kirschner J., Sutory K. 5. *Isatis* L. – Boryt. / Kvetena České republiky 3. (ed. S. Hejny. B. Slavik). Praha, 1992. P. 42–44.
- Warwick S.I., Francis A. I.A / Fl-Shehbaz. Brassicaceae: Species checklist and database on CD – Rom // Pl. Syst. Evol., 2006. Vol. 256. P. 249–258.

Поступила в печать 25.09.13

**BIOLOGY AND INTRAPOPULATIONAL VARIABILITY OF *ISATIS COSTATA*
C.A. MEY. (CRUCIFERAE)**

Yu. Ye. Alexeyev

I recorded an established population of the alien *Isatis costata* C.A. Mey. (Cruciferae) in the Trans-Oka part of Kashirsky District (Moscow Oblast, Russia). It is situated on a steep slope of the railway embankment. Biennial plants as well as some annuals were recorded within this population. *Isatis costata* successfully completes its life cycle every year and forms ripe seeds. I describe ontogenesis, vegetative morphology and variability of fruits, an important diagnostic character of *Isatis* species.

Key words: *Isatis*, Cruciferae, Brassicaceae, life cycle, ontogenesis, alien plants.

Сведения об авторе: Алексеев Юрий Евгеньевич – доцент кафедры геоботаники биологического факультета МГУ, канд. биол. наук (zhmylev@gmail.com).