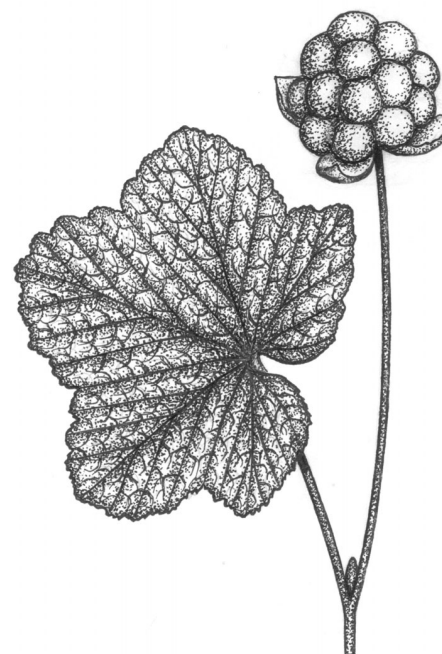




РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

XII съезд



**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

(Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.)

ЧАСТЬ 1

Петрозаводск
2008

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ



XII съезд
РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

**МАТЕРИАЛЫ ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
(Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.)**

Часть 1

**СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА
ЭМБРИОЛОГИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ**

ПЕТРОЗАВОДСК
2008

УДК 58

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА: Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 1: Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 320 с.

ISBN 978-5-9274-0329-5

В 6 книгах представлены материалы Всероссийской научной конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века», проведенной в рамках XII съезда Русского ботанического общества. Их содержание отражает состояние современной ботанической науки в России. Распределение материалов по 17 секциям проведено программным комитетом с учетом мнения авторов. Материалы каждой секции являются фактически самостоятельными сборниками статей, и все они в свою очередь сгруппированы в 6 частей. Часть 1 – «Структурная ботаника», «Эмбриология и репродуктивная биология». Часть 2 – «Альгология», «Микология», «Лихенология», «Бриология». Часть 3 – «Молекулярная систематика и биосистематика», «Флора и систематика высших растений», «Палеоботаника», «Культурные и сорные растения», «Ботаническое ресурсосведение и фармакогнозия», «Охрана растительного мира». Часть 4 – «Сравнительная флористика», «Урбанофлора». Часть 5 – «Геоботаника». Часть 6 – «Экологическая физиология и биохимия растений», «Интродукция растений».

Редакционная коллегия:

Батыгина Т.Б., Жинкина Н.А., Иванова А.Н., Мирославов Е.А., Муравник Л.Е.,
Паутов А.А., Сысоева М.И., Торшилова А.А., Шамров И.И., Яковлева О.В.

Съезд и Конференция проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Президиума РАН, Отделения биологических наук РАН, Санкт-Петербургского научного центра РАН, Карельского научного центра РАН

ISBN 978-5-9274-0329-5

© Карельский научный центр РАН, 2008
© Коллектив авторов, 2008

С Е К Ц И Я

СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА



ПОДСЕКЦИЯ

СРАВНИТЕЛЬНАЯ МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ

МОРФО-АНАТОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА *LEYMUS RACEMOSUS* (LAM.) TZVELEV SUBSP. *CRASSINERVIUS* (KAR. ET KIR.) TZVELEV В ОНТОГЕНЕЗЕ

Бадмаева Н.К., Буинова М.Г.

Улан-Удэ, Институт общей и экспериментальной биологии СО РАН

Известно, что скорость протекания физиологических процессов непостоянна и причиной изменения скорости процессов служат, с одной стороны, временные ритмы, связанные с внутренним состоянием растения и не зависящие непосредственно от внешних факторов, а с другой, – влияние внешних факторов. Во многих работах (Барыкина и др., 1975; Сэкулич и др., 1997; Швецов, Буиновой, 1989) показано, что с возрастом могут изменяться не только морфологические признаки растений, но и анатомическая структура их листьев: толщина листовой пластинки, объем и структура флоэмы и ксилемы, возрастает число слоев мезофилла и изменяется соотношение между столбчатой и губчатой тканями. Однако сама структура листа не изменяется, являясь достаточно консервативным признаком, генетически прочно закрепленным (Пленник, 1976). В онтогенезе у *L. racemosus* выделены 9 возрастных состояний (ВС) и 4 периода – латентный, виргинильный, генеративный и сенильный. В латентный период семена не имеют четко выраженного периода покоя и в условиях Западного Забайкалья способны прорасти сразу же после созревания в августе.

Виргинильный период включает проростки, ювенильные, иматурные и виргинильные взрослые растения как семенного, так и вегетативного происхождения. Ювенильные особи *L. racemosus* – это растения полностью перешедшие на автотрофное питание, утратившие связь с зерновкой. Зародышевый корень у этих особей уже отсутствует, а корневая система образована только придаточными корнями 1–2 порядков. По размерам они превосходят проростков почти в 3 раза. Продолжительность этого состояния 1–2 месяца. Группа иматурных особей – переходная от ювенильных к взрослым вегетативным растениям. В отличие от ювенильных особей у них появляются боковые побеги 2-го порядка. Листовые пластинки значительно увеличены по сравнению с ювенильными особями. Продолжительность этого состояния до 6 месяцев. Виргинильное возрастное состояние представлено взрослыми вегетативными особями, ранее не формировавшими генеративных органов, и представляют собой систему из первичного куста и 1–5 парциальных кустов II порядка. Первичные парциальные кусты представляют собой систему розеточных побегов до 3-х порядков. Побег первого порядка достигает высоты 1 м высоты с 7–8 розеточными листьями длиной до 55, шириной до 0,8 см, соотношение длины влагалища к листовой пластинке составляет 1:2. В пазухах листьев базитонно развиваются 1–2 интравагинальных ортотропных побега и 1 экстравагинальный плагиатропный побег (корневище-побег). Кроме них, в пазухах листьев имеются зачаточные почки 2-го порядка (7–8), вегетативного и корневищного типов. Побеги второго порядка, высотой до 50 см, имеют 3 розеточных листа. Побеги третьего порядка, высотой до 20 см, имеют 2 розеточных листа. Генеративный период представлен тремя возрастными состояниями: молодыми, средними и старыми генеративными. Молодые генеративные растения вегетативного происхождения морфологически сходны с виргинильными, но у них имеются 1–5 генеративных побегов и большое число корневищ-отбегов, разрастаются и удлиняются, иногда более чем на 10 м. Среднегенеративные растения также представлены системами парциальных образований. У них высокая интенсивность кущения и разрастания. В этом возрастном состоянии особи характеризуются, наряду с наибольшей мощностью развития, появлением первых признаков старения, которые проявляются в сокращении роли живых парциальных образований и появлении отмерших парциалий, но, в то же время, остается высокая способность к разрастанию. При появлении отмерших парциалий увеличивается возможность распада особи на дочерние системы (вегетативное размножение). У старых генеративных особей признаки старения выступают более резко: уменьшается число вегетативных парциалий и преобладают отмершие, а разрастание становится заметно менее активным. В результате чего число коммуникационных корневищ превышает число молодых корневищ-отбегов.

Лист *Leymus racemosus* subsp. *crassinervius* – фестукоидного типа, толстый амфистоматический, с мощной кутикулой. Края листовой пластинки сильно заостренные. Эпидерма состоит из собственно эпидермальных клеток, трихом и устьиц. Эпидермальные клетки удлиненные, прямоугольные, в сечении округлые или овальные, апикальные стенки клеток извилистые, особенно на абаксиальной стороне. На поверхности листьев образуется восковый налет, придающий им характерный сизоватый налет. На эпидерме внутренней стороны листа между двумя удлиненными клетками развиваются короткие клетки, образующие опробковевшие или кремневидные выросты на поверхности листа в форме шипиков и одноклеточные волоски разной длины. Короткие шипики встречаются большей частью на скатах и реже на вершинах ребер. Опробковевшие клетки имеют суберинизированные оболочки, богатые органическими веществами, а кремневидные клетки заполнены

кремнистыми веществами. Глубокопогруженные в бороздки устьица парацитного типа, гантелеобразные, расположены рядами, параллельно продольной оси листа. К ним прилегают по одной полулунной околоустьичной клетке. В бороздках между ребрами имеются хорошо развитые крупные моторные клетки. Мезофилл листа гомогенный, состоящий из мелких клеток плотного сложения. Крупные ребра пластинки листа прямоугольные, чередующиеся с более низкими треугольными. Ширина ребер равна их высоте или несколько превышает ее. Коэффициент ребристости (КР) высокий – 1,5.

Проводящие пучки коллатерального типа, разного размера: крупные и мелкие. Крупные пучки расположены в крупных прямоугольных ребрах, а мелкие – в треугольных. Выделены 3 типа сосудистых пучков: 1) крупные – с хорошо выраженной ксилемой, флоэмой и склеренхимой, соединяющей сосудистые пучки с верхним и нижним эпидермисом (балки); 2) средние – с менее развитой ксилемой и склеренхимой, соединяющей пучки только с нижним эпидермисом; 3) малые – в проводящих пучках развита лишь флоэма, а ксилема и склеренхима отсутствуют. Крайя листовой пластинки пластинки, крупные проводящие пучки с обеих сторон, мелкие проводящие пучки с наружной стороны листа – сильно склерофицированы, что защищает лист от перегрева и разрыва тканей листа при соприкосновении с песчинками во время песчаных ветров. Количественные показатели анатомической структуры листа разновозрастного состояния растений *Leymus racemosus* показаны в табл. 1.

Таблица 1

Размеры клеток *Leymus racemosus* в онтогенезе (мкм)

BC	Толщина листа	Толщина эпидермиса		Число устьиц на 1 мм ²		Величина клеток		Моторные клетки	Величина трихом	
		ВЭ	НЭ	ВЭ	НЭ	длина	ширина		Волосок	Шипики
pl	321	20	19	59	52	19	9	25	–	–
j	532	22	29	78	61	28	22	44	–	47
v	551	25	19	92	74	16	9	45	–	69
g	606	19	23	95	75	19	9	44	560	113

Моторные клетки, незначительные по размерам у проростков, увеличиваются почти в два раза у особей старшего возраста и на этом уровне остаются до конца вегетации. Абаксиальные и адаксиальные клетки эпидермисов у проростков занимают 12% от общего объема листовой пластинки, затем доходят до 9% у иматурных и виргинильных особей и уменьшаются до 7% у генеративных особей и уже не изменяются до конца вегетации. В процентном отношении диаметр проводящих пучков в ходе онтогенеза от ювенильного (j) до генеративного побега (g) увеличивается в два раза, а количество малых пучков, наоборот, уменьшается почти в 4 раза. В течение вегетации изменяется площадь листа – резкое увеличение его от стадии проростков до виргинильной, а затем идет постепенное уменьшение у генеративных побегов, в то же время изменяется и структура листа: постепенно возрастает толщина листа, высота ребер и диаметр проводящих пучков (табл.2).

Таблица 2

Структурная характеристика листа побегов *Leymus racemosus* в онтогенезе

BC	КР	Высота ребер, мкм	Диаметр пучков, мкм			Соотношение пучков, %		
			больших	средних	малых	больших	средних	малых
pl	1,0	292	88	37	22	25	33	42
j	1,3	467	138	66	44	47	40	13
v1	1,4	547	246	88	58	47	39	14
g	1,5	547	146	95	73	45	43	12

Анализ исследований показывает, что наряду с изменениями морфологических признаков, происходят изменения и структуры листа *Leymus racemosus* subsp. *crassinervius*. Как показано в таблице 1 и 2, в течение онтогенеза изменяются толщина листа, эпидермисов, число устьиц и величина фотосинтезирующих клеток, изменяются моторные клетки и трихомы. В течение онтогенеза увеличиваются высота ребер и диаметры больших и малых проводящих пучков, изменяется их соотношение.

Литература

- Барыкина Р. П., Гулянян Т. А. Морфолого-анатомическое исследование *Actaea spicata* L. и *A. erythrocarpa* Fisch. в процессе их индивидуального развития // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол. 1975. № 1. С. 52–69.
- Сэкулич И. Р., Буинова М. Г., Бадмаева Н. К. Анатомия листа *Betula fruticosa* в онтогенезе // Тр. межд. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 1997. С. 127.
- Швецова Н. Е., Буинов М. Г. Особенности роста и развития *Onobrychis arenaria* (Kit.) DC. // Эколого-биологические особенности растений и фитоценозов Забайкалья. Улан-Удэ, 1989. С.83–93.
- Пленник Р. Я. Морфологическая эволюция бобовых Юго-Восточного Алтая. Новосибирск, 1976. 214 с.

ВОЗРАСТНАЯ И ЯРУСНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НОДАЛЬНОЙ АНАТОМИИ В СЕМЕЙСТВЕ ЛЮТИКОВЫХ (*RANUNCULACEAE*)

Барыкина Р.П., Луферов А.Н.

Москва, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова, Московская медицинская академия им. И.М. Сеченова

Строение узла считается весьма константным признаком вида, а зачастую и таксонов более высокого ранга (Sinnott, 1914; Bailey, 1956; Philipson, Balfour, 1963; Тахтаджян, 1964; Барыкина, Гуленкова, 1985). Это послужило основанием для более широкого применения нодальной анатомии в систематике и филогении. Изучение анатомии узла в онтогенезе растения у представителей семейства *Ranunculaceae* выявило постоянство его строения у одних видов, а также возрастную и ярусную изменчивость – у других (Барыкина, Гулянян, 1974, 1975; Луферов, 1984). Последняя обусловлена особенностями морфологического строения семядолей и листа, его размерами, составом, наличием влагалища, числом проводящих пучков в черешке. Это подтверждается, в частности, результатами исследования василисников. В качестве примера можно рассмотреть виды из секции *Tripterium* DC.: *Thalictrum aquilegifolium* L. и *Th. contortum* L. Листья их всходов тройчато-сложные, узлы трехлакунные с тремя пучками в листовом следе; листья взрослых вегетативных и генеративных растений дважды-, триждытройчато- и дважды-, трижды- перистосложные, а узлы, соответственно, многолакунные многопучковые (до 29 пучков) (Барыкина, Луферов, 1982). Сходные онтогенетические преобразования нодальной анатомии характерны для видов *Actaea*, *Trollius*, *Pulsatilla*. В то же время, у *Th. tuberiferum* Maxim. и *Th. filamentosum* Maxim., *Th. alpinum*, *Th. isopyroides* C.A. Mey., *Th. sultanabadense* Stapf. структура узла остается постоянной независимо от возраста растений (Луферов, 1982, 1984).

Просматривается определенная связь нодальной анатомии с типом прорастания и структурой черешка. У гипокотиллярно и подземно прорастающих видов *Anemone* черешки семядолей желобчатые, однопучковые, семядольный узел однолакунный. У котиледонарно прорастающих видов семядольные узлы, как правило, однолакунные одно- и трёхпучковые. Черешок единственной семядоли проростков *A. flaccida* имеет три пучка, из них латеральные в области семядольного узла сливаются в один, образуя двупучковый след, узел двулакунный. Односемядольным проросткам *A. caucasica* свойствен однолакунный однопучковый семядольный узел. Анализ васкулярной системы проростков ветреницы с одной семядой показал, что псевдомонокотилия зародыша – результат недоразвития одной из двух исходных семядолей. Черешки листьев ювенильных форм всех исследованных видов эквивалентны с тремя пучками, расположенными в виде дорзальной дуги; узлы трёхлакунные трёхпучковые. На последующих этапах онтогенеза по мере увеличения размеров и усложнения структуры листа у ветрениц секций *Anemospermus*, *Omalocarpus*, *Rivularidium* число пучков в черешке возрастает от 3 до 15–30; узлы многолакунные многопучковые, реже трёхлакунные трёхпучковые (*A. sylvestris*). Напротив, у видов секций *Anemone*, *Richardsonia*, *Stolonifera*, *Tuberosa* даже при наличии возрастных серий от мелких слабо расчленённых листьев к более крупным дважды тройчаторассечённым (*A. bucharica*) заметного усложнения структуры черешков не происходит. Черешки дефинитивных листьев остаются эквивалентными с 3–5 (7), расположенными дугой пучками; узлы, соответственно, 3–5 (7)-лакунные (Потапова, 1988). Обращает на себя внимание различие в числе пучков и лакун в узлах однолетних побегов с переходом растений в сенильное состояние. В частности, у *A. ranunculoides* число пучков листового следа и лакун уменьшается с пяти до трех, что связано с развитием у парциалей более мелких листьев.

Другой пример – род *Clematis* (Барыкина, Чубатова, 1981), где четко прослеживается картина перехода от однолакунного семядольного узла с двумя дискретными листовыми следами, который обычно рассматривается в качестве примитивного (Bailey, 1956; Имс, 1964; Тахтаджян, 1964; и др.), к узлам с нечетным числом пучков и лакун (1 или 3). Для гипокотиллярно прорастающих ломоносов характерен в основном однопучковый след; исключение составляют *C. lasiandra*, *C. stans*, *C. tangutica*, где он двупучковый. У котиледонарно прорастающих видов наряду с однопучковым следом имеется трехпучковый (*C. integrifolia*); двойственность пучков (единственного или медианного) выявляется только близ лакун. Подземно прорастающим ломоносам присущи все три типа семядольного следа. Трехлакунный трехпучковый узел сопряжен в основном с травянистой жизненной формой. Узлы, несущие низовые чешуевидные листья, однолакунные однопучковые, а узлы с первыми ювенильными ассимилирующими листьями – трехлакунные трехпучковые или однолакунные однопучковые; узлы с последующими дефинитивными листьями обычно трехлакунные, листовые следы трехпучковые. В области соцветия листья верховой формации связаны с проводящей системой цветоноса одним пучком, узел однолакунный.

Относительно плавно меняется анатомия узла в онтогенезе у представителей родов *Aconitum*, *Enemion*, многолетних видов *Ranunculus*. Так, у *Aconitum septentrionale*, *A. nasutum* семядольный узел однолакунный двупучковый; узлы, несущие ювенильные листья, трёхлакунные трёхпучковые; узлы с дефинитивными пяти-семираздельными листьями – пятилакунные пятипучковые.

Вариабельность в строении узлов, отмеченная выше у многолетних видов, присуща и однолетникам с их разной экологической адаптацией и широким спектром жизненных форм. Анализ нодальной анатомии выявил у них большое разнообразие типов семядольного узла. Он может быть однолакунным одно- (*Ceratocephala falcata*, *Leptopyrum fumarioides*, *Ranunculus arvensis*), дву- (*Consolida regalis*, *Nigella arvensis*, *N. sativa*), трёхпучковым (*Adonis flammea*) и трёхлакунным трех- (*Adonis aestivalis*) или четырёхпучковым (*Garidella nigellastrum*). Структура же узлов генеративного побега, несущих ассимилирующие листья, кроме самых нижних, при наличии у них большого разнообразия формы и размеров листовых пластинок, в противоположность поликарпикам (Барыкина, Луферов, 1982; Барыкина, Гуленкова, 1985), весьма стабильна и, как правило, не изменяется по длине побега (Барыкина, 1992). Узлы обычно трёхлакунные, а листовые следы трёхпучковые. Исключения составляют *Ranunculus polyphyllus*, *Ceratocephala*, *Myosurus* с относительно мелкими листьями, которым свойственна однолакунная нодальная структура с одним листовым следом, сохраняющаяся на протяжении всего онтогенеза.

Отмеченная возрастная и популяционная вариабельность узлов у особей одного и того же вида должна быть учтена при использовании данных нодальной анатомии в систематике. Характер узла может быть применен для разграничения видов лишь в совокупности с другими признаками.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 05-04-48023, 05-04-48778, 07-04-00977).

Литература

- Барыкина Р. П. Биолого-морфологические особенности и стратегии структурной адаптации однолетников семейства лютиковых // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1992. Т. 97. Вып. 1. С. 68–80.
- Барыкина Р. П., Гулянян Т. А. Морфолого-анатомическое исследование *Pulsatilla violacea* Rupr. и *P. aurea* (N. Busch) Juz. в онтогенезе // Вестн. МГУ. Сер. биол., почвовед. 1974. № 6. С. 31–45.
- Барыкина Р. П., Гулянян Т. А. Морфолого-анатомическое исследование *Actaea spicata* L. и *A. erythrocarpa* Fisch. в процессе их индивидуального развития // Вестн. МГУ. Сер. биол., почвовед. 1975. № 1. С. 52–69.
- Барыкина Р. П., Гуленкова М. А. Онтогенетическая анатомия, ее значение для систематики и филогении // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1985. Т. 90, вып. 6. С. 82–92.
- Барыкина Р. П., Луферов А. Н. Онтоморфогенез и сравнительная анатомия видов секции *Tripterium* DC. рода *Thalictrum* L. // Бюл. Моск. о-ва испыт. прир. Отд. биол. 1982. Т. 87, вып. 2. С. 91–102.
- Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. О типах прорастания и первых этапах онтогенеза в роде *Clematis* L. // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 111–140.
- Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 497 с.
- Луферов А. Н. Особенности индивидуального развития василисников из секций *Physocarpum* DC. и *Erythrandra* Boivin 2. Анатомия // Докл. высш. школы. Биол. науки, 1982. № 8. С. 73–79.
- Луферов А. Н. Морфолого-анатомическое исследование видов рода *Thalictrum* L. в онтогенезе: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1984. 280 с.
- Потапова Н. Ф. Биолого-морфологическое исследование видов рода *Anemone* L. флоры СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1988. 16 с.
- Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964. 236 с.
- Bailey J. W. Nodal anatomy in retrospect // J. Arnold Arbor. 1956. Vol. 37, N 3. P. 269–287.
- Philpson W. R., Balfour E. E. Vascular patterns in dicotyledonous // Bot. Rev. 1963. Vol. 29. P. 382–404.
- Sinnot E. W. The anatomy of the node as an aid in the classification of Angiosperms // Amer. J. Bot. 1914. Vol. 1, № 7. P. 303–322.

КСЕРОМОРФНЫЕ ПРИЗНАКИ В СТРОЕНИИ СТЕБЛЯ ЗЛАКОВ ПУСТЫНИ КЫЗЫЛКУМ

Бердибаева Д. Б.

Ташкент, НПО «Ботаника» АН РУз

Сведения по строению стебля дикорастущих пустынных злаков немногочисленные (Константинова, 1960; Пополкина, 1962; Chakravarty, Verma, 1965; Николаевский, Николаевская, 1968 и др.). Авторы отметили у ксерофитов усиление склерификации, утолщение эпидермы и клеточных стенок паренхимы, значительное развитие флоэмы, относительно более мелкие проводящие элементы (сосуды и ситовидные трубки), чем у гидрофитов.

Злаки пустыни Кызыл кум распространены на разных почвах. Очевидно, что воздействие различных условий местообитаний (прежде всего эдафические) отразится на их анатомическом строении. В связи с этим мы провели исследование по структуре стебля у 5 видов: *Aeleropus litoralis* (Gouan.) Parl., корневищный многолетний злак, и *Crypsis aculeata* (L.) Ait., эфемер, были собраны на солончаковой почве, *Aristida pennata* Trin., многолетний дерновинный злак, – полуподвижных барханных песках, *Stipa hohenackeriana* Trin. et Rupr., многолетний дерновинный злак, – уплотненной песчаной почве,

Eremopyrum buonapartis (Spreng.) Nevski, эфемер, – песчаной, мелкоземистой на гипсоносном слое и солончаковой почвах. Для всех исследованных видов характерно утолщение наружной стенки эпидермы (у *A. pennata* клетки эпидермы пропитаны кремнеземом), а также расположение проводящих пучков – крупные ближе к центру стебля, мелкие – на периферии. Абсолютные показатели диаметра стебля в значительной мере имеют видовое значение и зависят от принадлежности к жизненной форме. Но отношение диаметра стебля к диаметру сердцевинки показало, что у дерновинных злаков оно не сильно различается, тогда как у солончаковых – значительно (Табл. 1, 2). У *E. buonapartis* из песчаной и солончаковой почвы отношение диаметра стебля к диаметру сердцевинки различается в большей степени, а из мелкоземистой – меньшей. Но общее число проводящих пучков у данного вида из песчаной почвы сравнительно меньше. Следует отметить, что по количеству проводящих пучков значительно выделяются виды *A. litoralis*, *S. hohenackeriana* и *A. pennata* (Табл. 1, 2) Отношение диаметра стебля к диаметру сердцевинки косвенно показывает на степень развития проводящей системы. В местах, где растения испытывают дефицит влаги, усиливается развитие проводящих пучков.

Таблица 1

Анатомические показатели стебля некоторых видов сем. *Poaceae*.

Показатели, мкм	<i>Aeluropus litoralis</i>	<i>Aristida pennata</i>	<i>Crypsis aculeata</i>	<i>Stipa hohenackeriana</i>
Диаметр стебля	1086,5 ± 15,0	1545,6 ± 41,8	837,5 ± 12,9	1763,4 ± 179
Диаметр крупных пучков	108,2 ± 1,9	167,7 ± 2,8	67,7 ± 1,0	127,2 ± 1,4
Число крупных пучков	18,8 ± 0,2	18,5 ± 0,2	19,2 ± 0,3	24,8 ± 0,3
Диам. сосудов в круп. пучках	31,1 ± 0,8	44,4 ± 0,9	13,3 ± 0,3	28,1 ± 0,7
Диаметр мелких пучков	45,7 ± 3,2	102,0 ± 2,3	37,3 ± 1,0	85,3 ± 1,5
Число мелких пучков	47,3 ± 0,4	33,3 ± 0,4	21,8 ± 0,6	35,3 ± 0,3
Диам. сосудов в мелк. пучках	25,3 ± 0,7	30,8 ± 0,7	8,9 ± 0,2	19,3 ± 0,4
Диам. клеток сердцевинки	41,0 ± 0,8	41,7 ± 1,3	46,0 ± 0,8	42,7 ± 0,5
Диаметр сердцевинки:				
большой	338,8 ± 10,2	689,1 ± 22,2	200,4 ± 8,5	681,0 ± 12,8
малый	333,4 ± 9,8	636,8 ± 18,7	187,1 ± 10,3	767,6 ± 18,2
Отн. диам. ст. к диам. сердц., %	31,2	44,6	23,9	43,5
Отн. диам. ст. к диам. коры, %	68,8	55,9	76,1	56,5
Общее число пров. пучков	66,1	51,8	41	60,1

Таблица 2

Анатомические показатели стебля у *Eremopyrum buonapartis*

Показатели	Песч. почва	Пестроцвет	Солончак
Диаметр стебля	963,9 ± 10,1	1131,8 ± 16,5	1176,6 ± 8,8
Диаметр крупных пучков	92,1 ± 0,9	99,4 ± 1,0	95,4 ± 1,1
Число крупных пучков	16,1 ± 0,2	22,1 ± 0,2	21,8 ± 0,2
Диаметр сосудов в круп. пучках	26,1 ± 0,3	25,3 ± 0,5	28,2 ± 0,5
Диаметр мелких пучков	17,0 ± 0,4	14,5 ± 0,4	15,1 ± 0,4
Число мелких пучков	16,7 ± 0,2	19,1 ± 0,4	16,1 ± 0,3
Диам. сосудов в мелких пучках	17,0 ± 0,4	14,5 ± 0,4	15,1 ± 0,4
Диаметр клеток сердцевинки	48,8 ± 1,0	53,78 ± 0,9	52,9 ± 0,9
Диаметр сердцевинки: большой малый	263,0 ± 10,4 262,7 ± 10,2	466,6 ± 18,8 458,8 ± 18,1	430,2 ± 13,2 432,2 ± 12,5
Отн. диам. ст. к диам. сердц., %	27,3	41,2	36,7
Отн. диам. ст. к диам. коры, %	72,7	58,8	63,3
Общее число пров. пучков	32,8	41,2	37,9

Склеренхимная ткань расположена сплошным кольцом по периметру стебля. Однако, у *A. pennata*, *S. hohenackeriana*, *E. buonapartis* 2–4-рядная склеренхима находится непосредственно под эпидермой, *A. litoralis* – под 4–5 рядами клеток бесцветной паренхимы; в последнем ряду клетки пропитаны кремнеземом. Стебель *C. aculeata* выделяется слабой ребристостью (число их 9–12) и в области ребер под эпидермой находится коронарная хлоренхима, прерывающая склеренхиму. У этого вида мезофилл листа эрагостоидного типа с С4 типом фотосинтеза. То есть у *C. aculeata*, в отличие от других видов, стебель выполняет также функцию ассимиляции, что свидетельствует о высокой степени его адаптации. Л. Д. Николаевская (1968) отметила, что стебли псаммофитов характеризуются значительным развитием покровных, механических (большой массив склеренхимы на периферии стебля) и проводящих тканей, но более слабым развитием паренхимы. Но паренхима окружающая проводящие пучки у дерновинных злаков *A. pennata*, *S. hohenackeriana* мелкоклеточная, достаточно хорошо развитая и

плотно сомкнутая, стенки клеток сравнительно слабоутолщенные. У солончаковых видов *A. litoralis* и *C. aculeata* клетки паренхимы средних размеров, стенки их склерифицированные. У *E. byonapartis* паренхимные клетки в стебле, независимо от местообитания, наиболее крупные, стенки их слабоутолщенные.

Проводящие пучки злаков характеризуются однообразным строением: эндархные, коллатеральные, закрытые (Эзау, 1980). Каждый пучок у исследованных видов окружен механической обкладкой из склеренхимных волокон. Степень развития этой обкладки неодинаковая и по мере убывания эти виды распределяются следующим образом: *S. hohenackeriana* - * *A. litoralis* -> *C. aculeata* -> *A. pennata* -> *E. byonapartis*. В абаксиальной части пучка находится флоэма, а в адаксиальной – крупные 2 сосуда и между ними два меньших, под которыми находится воздушная полость. Наибольший диаметр проводящих пучков, а также крупных и мелких сосудов отмечен у многолетних видов *A. pennata* и *S. hohenackeriana*, меньший у *A. litoralis*; у однолетних, соответственно – *E. byonapartis* и *C. aculeata*.

Клетки сердцевины у исследованных видов почти полностью разрушены (*A. litoralis*), разрушены частично (*E. byonapartis* и *C. aculeata*) и не разрушены (*S. hohenackeriana* и *A. pennata*).

Таким образом, данные о структуре стебля исследованных злаков пустыни Кызылкум свидетельствуют о том, что они резко различаются между собой по наличию тех или иных приспособительных признаков. Дерновинные злаки *S. hohenackeriana* и *A. pennata* имеют утолщенные наружные стенки клеток эпидермы (у *A. pennata* большая часть эпидермальных клеток содержит кремнезем), сплошное мелкоклеточное склеренхимное кольцо под эпидермой по всему периметру стебля, многорядную, уплотненную, сравнительно мелкоклеточную паренхиму. Наиболее характерный признак для галофитных видов (*A. litoralis* и *C. aculeata*) – это значительное развитие механической ткани, которое выражено в наличии не только мелкоклеточной склеренхимы, но и в склерифицированной паренхиме. У этих видов сильно развита также и гидроцитная система клеток. Адаптивные признаки *A. litoralis* усиливаются наличием одного ряда клеток, содержащих кремнезем; эфемера *C. aculeata* -присутствием в стебле коронарной хлоренхимы. *E. byonapartis*, в отличие от других видов, имеет некоторые мезоморфные черты (тонкостенную крупноклеточную паренхиму, слабую склерификацию вокруг проводящих пучков). Ксероморфизация у этого вида выражена в наличии сплошного склеренхимного кольца под эпидермой. *E. byonapartis*, произрастающий на солончаковой почве, характеризуется хорошо развитой гидроцитной системой и тем, что склеренхимное кольцо более уплотненное, а клетки склеренхимы сравнительно мелкие.

Литература

- Константинова А. Г. Анатомические особенности некоторых видов р. мятлик (*Poa* L.) украинской флоры // Укр. бот. журн. 1960. Т. XVII. № 1. С. 51–58.
- Николаевский В. Г., Николаевская Л. Д. Анатомическая структура проводящих пучков стеблей злаков различных экологических типов // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 9. С. 1226–1232.
- Николаевская Л. Д. Особенности анатомического строения злаков -псаммофитов Нижнеднепровских песков: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Орджоникидзе. 1968. 23 с.
- Пополина Т. Г. Анатомио-морфологические особенности мятлика луковичного (*Poa bulbosa* L.) семенной и живородящей форм // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. Сер. VII. Вып. 5. 1962. С. 166–175.
- Эзау К. Анатомия семенных растений. Т. 2. М., 1980. 558 с.
- Chakravatry A. K., Verma C. M. Anatomical study in arid zone grasses of western Rajasthan // J. Indian Bot. Soc. 1965. 44. N 4. P. 506–511.

СТРУКТУРА ПЛОДОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ *RHAPIS* L. FIL. (*ARECACEAE*—*CORYPHOIDEAE*)

Бобров А. В.¹, Романов М. С.², Меликян А. П.¹

Москва, ¹ Московский государственный университет,

² Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Пальмы – одно из крупнейших семейств цветковых растений, многие его представители имеют огромное практическое значение (Balick et al., 1990). Отчасти этим объясняется всесторонняя изученность представителей семейства *Arecaceae* – существуют монографические исследования морфологии и анатомии вегетативных органов (Tomlinson, 1961), строения соцветий (Fischer & Moore, 1977), палинологии (Harley, 1996), органогенеза соцветия, цветка и его структурных элементов (Uhl & Dransfield, 1984; Uhl & Moore, 1973). Плоды пальм, тем не менее, остаются совершенно недостаточно изученными. Данные об анатомической структуре зрелого перикарпия немногих родов *Arecaceae* содержатся в публикациях отдельных авторов (Ландсберг, 1981; Савченко, 1985; Essig, 1999; Juliano, 1926), а изучению строения плодов в развитии посвящена всего од-

на статья (Mugtau, 1973). Отсутствие данных о строении и развитии перикарпия приводит к ошибочным заключениям об однотипности плодов пальм – традиционно семейство *Arecaceae* характеризуется костянками и/или «костянковидными» плодами; эти же названия используются для наименования плодов представителей подсемейства *Coryphoideae* (Dransfield & Uhl, 1998; Uhl & Dransfield, 1987).

Анализ данных разных авторов и оригинальные карпологические материалы убедительно свидетельствуют в пользу того, что «костянки» в широком понимании термина представляют собой сборное понятие, объединяющее несколько самостоятельных морфогенетических типов плодов. «Костянки» представителей *Lauranae* имеют косточку, образованную исключительно эндокарпием (часто однослойным) (Меликян, Джаилилова, 2003; Романов и др., 2006; Romanov et al., 2007). Для костянок *Amborellaceae* (Bobrov et al., 2005) и *Rosaceae* (Garcin, 1890; Sterling, 1953) характерна сложная косточка, формирующаяся из внутренней зоны мезокарпия и немного-слойного эндокарпия. У исследованных S. G. Mugtau (1973) «костянковидных» плодов 5 родов *Arecaceae*–*Coryphoideae* косточка образуется уникальным способом, принципиально отличающимся от названных выше и от описанных для других групп пальм. Структурно-карпологический подход подразумевает выделение типов плодов не по экзогенным (описательным) признакам, а по структуре перикарпия (Bobrov et al., 2005; Romanov et al., 2007). Таким образом, перечисленные архаичные таксоны обладают разными морфогенетическими типами плодов. Подчеркнём, что в данном случае карпологические материалы поддерживают концепцию об изолированном положении *Amborellaceae* и исключении семейства из состава *Laurales* (APG II, 2003). Мы полагаем, что исследования анатомической структуры перикарпия архаичных представителей *Arecaceae* позволят выявить морфогенетические типы плодов и реконструировать их морфолого-анатомические преобразования. А это, в свою очередь, позволит протестировать сценарии филогенетических взаимоотношений «базальных» родов пальм, основанные на данных «молекулярной систематики» (Asmussen et al., 2006).

Мы с использованием стандартных морфолого-анатомических методов (Ruzin, 1999) исследовали плоды 7 (из 12) видов *Rhapis*: *Rh. excelsa* (Thunb.) Rehder, *Rh. flabelliformis* Ait., *Rh. gracilis* Burret, *Rh. humilis* Blume, *Rh. laosensis* Becc., *Rh. multifida* Burret, *Rh. subtilis* Becc. Материал для исследований был собран авторами с культивируемых растений в South China Botanical Garden of Chinese Academy of Sciences, Guangzhou, и Fairy Lake Botanical Garden, Shenzhen, Guangdong, People's Republic of China. Перикарпий отдельных представителей (е. г., *Rh. excelsa*, *Rh. humilis*) был исследован на разных стадиях развития – от опылённой карпеллы до полностью зрелого плода; это позволило достоверно определить гистогенез тканей, образующих перикарпий.

Плоды исследованных видов образованы обычно одним плодиком, развивающимся из тримерного гинецея; реже зрелого состояния достигают 2 плодика, а у *Rh. humilis* – иногда даже все 3. Плодики сферические, голые, гладкие, с выраженным вентральным швом, блестящие, жёлтые, оранжевые или красные; на апексе плодика сохраняются остатки рыльца. Перикарпий состоит примерно из 40–50 (и более) слоёв клеток и дифференцирован на экзокарпий (производное наружной эпидермы карпеллы), мезокарпий (производное мезофилла карпеллы) и эндокарпий (производное внутренней эпидермы карпеллы). Экзокарпий образован однослойной эпидермой, состоящей из мелких изодиаметрических клеток с утолщенными радиальными и наружными тангентальными стенками и густо заполненной гомогенными пигментами цитоплазмы. Эпидерма покрыта довольно тонкой равномерно развитой кутикулой. Мезокарпий подразделён на 5 топографических зон. Первая (периферическая) зона образована 8–10 слоями многоугольных тонкостенных клеток, содержащих гранулы пигментов; в этой зоне встречаются многочисленные мелкие склереиды с сильно утолщенными полностью одревесневшими стенками. Вторая зона состоит из 10–14 слоёв более крупных бесцветных паренхимных клеток, среди которых наблюдаются отдельные идиобласты с незначительно и равномерно утолщенными стенками, содержащие флобафены. Третья (срединная) зона мезокарпия сложена 15–20 слоями крупных типичных паренхимных клеток с неокрашенными стенками и содержимым; в средней части этой зоны проходят многочисленные некрупные округлые или овальные в очертании проводящие пучки, практически лишённые механических обкладок. Каждый проводящий пучок образован значительным числом элементов флоэмы и ксилемы. Четвёртая зона мезокарпия формирует косточку: её образуют 2–4 слоя многоугольных склереид с очень сильно утолщенными и полностью одревесневшими клеточными стенками. Между ними наблюдаются отдельные значительно более крупные многоугольные склереиды, часто косо или радиально ориентированные; стенки этих склереид также полностью одревесневшие, но утолщены не столь сильно. Пятая (внутренняя) зона мезокарпия складывается 3–4 слоями тонкостенных бесцветных сильно удлинённых в тангентальном направлении клеток. Эндокарпий состоит из 1 слоя сильно сдавленных клеток, ни тонкие стенки которых, ни содержимое не окрашены. Внутренняя кутикула перикарпия тонкая, плотно прилегает к кутикуле семенной кожуры.

Дифференциация стенки карпеллы исследованных видов *Rhapis* протекает следующим образом. На самых ранних этапах развития специализируется склеренхимная зона мезокарпия, формирующая косточку: стенки её клеток сильно утолщаются и полностью лигнифицируются. Затем дифференцируется периферическая зона мезокарпия: в большинстве её клеток формируются пигменты, обеспечивающие окраску созревающего плодика; отдельные клетки этой зоны наращивают клеточные стенки, которые позднее одревесневают – образуются склереиды. Вторая зона мезокарпия видоизменяется медленнее: образующие её клетки продолжают делиться,

увеличиваться в размерах, некоторые из них накапливают флобафены и (по мере утолщения клеточных стенок) превращаются в идиобласты. Плодик постепенно растёт, что приводит к разрывам в косточке, заполняющимся в результате деления, разрастания и смещения клеток из прилегающих третьей и пятой зон мезокарпия. Стенки этих клеток, сильно отличающихся по размерам и формам от ранее сформировавшихся склереед косточки, несколько утолщаются и довольно быстро лигнифицируются. Продолжающийся рост плодика и прогрессирующая дифференциация перикарпия приводит к сильному сдавливанию внутренней зоны мезокарпия и эндокарпия, который практически не видоизменяется, сохраняя вид неспециализированной внутренней эпидермы и в полностью зрелом плоде.

Структура дифференцированного перикарпия и особенности его гистогенеза у изученных видов *Rhapis* сходны с таковыми у некоторых исследованных ранее представителей *Arecaceae*—*Coryphoideae* — *Coccothrinax*, *Rhapidophyllum hystrix* Н. Wendl., *Thrinax* (Murray, 1973), *Livistona*, *Pritchardia* (Murray, 1973; ориг. данные), *Chamaerops humilis* L. и *Trachycarpus* (Бобров и Романов, 2007; Романов, Бобров и Меликян, 2007). Для всех перечисленных таксонов, входящих в состав наиболее архаичных триб *Thrinacideae* и *Livistoneae*, характерен так называемый «корифоидный тип» апокарпного плода (Moore, 1973; Murray, 1973). Основные характеристики «корифоидного плода» таковы: сложная топографическая дифференциация мезокарпия, образованного пятью зонами — тремя периферическими паренхимными (слагающими сочную часть перикарпия), склеренхимной (формирующей косточку) и внутренней паренхимной (сильно сдавленной); образование косточки из внутренних слоёв клеток мезокарпия с последующей её фрагментацией и восстановлением целостности склеренхимы в результате заполнения лакун лигнифицирующимися клетками соседних (более периферической и более глубокой) зон мезокарпия; практически полное отсутствие специализации экзокарпия и эндокарпия, сохраняющих типичную для эпидерм структуру (Бобров и Романов, 2007; Романов, Бобров и Меликян, 2007; Murray, 1973). С другой стороны, некоторые из исследованных нами родов *Arecaceae*—*Coryphoideae* обладают плодами, резко отличающимися от «корифоидного» по структуре перикарпия и особенностям его формирования. Плоды, например, *Schippia concolor* Burret и изученных видов *Sabal* обладают перикарпием, вообще лишённым склеренхимной топографической зоны (ориг. данные). Таким образом, «корифоидный тип» плода свойственен, видимо, далеко не всем представителям подсемейства. По анатомической структуре перикарпия исследованные роды *Arecaceae*—*Coryphoideae* распадаются на 2 группы: 1) с «корифоидным» типом формирования косточки и 2) вовсе лишённые косточки. Указанные фундаментальные карпологические отличия представляются нам более существенными, нежели тип гинецея, в соответствии с которым «корифоидные пальмы» подразделялись на трибы *Thrinacideae* (эуапокарпный гинецей), *Livistoneae* (апокарпный гинецей со сросшимися стилодиями), *Corypheae* (гемисинкарпный гинецей) и *Sabaleae* (эусинкарпный гинецей) (Moore, 1973). Обособление в пределах *Arecaceae*—*Coryphoideae* двух групп родов, различающихся морфогенетическим типом плода, согласуется с новейшими данными «молекулярной филогенетики» (Asmussen et al., 2006; Dransfield et al., 2008).

Литература

- Бобров А. В., Романов М. С. Структура плодов интродуцированных в Россию представителей *Palmae* I. *Trachycarpus fortunei* (Hook.) Н. Wendl. // Мат. IV межд. научн. конф. «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб., 2007. С. 429–431.
- Ландсберг Г. С. Анатомо-морфологическая структура перикарпия *Phoenix* (*Arecaceae*) // Бот. журн. 1981. Т. 66. С. 388–391.
- Меликян А. П., Джалилова Х. Х. Морфология, анатомия и ультраструктура плодов ряда представителей семейства *Lauraceae* // Бюлл. МОИП, отд. биол. 2003. Т. 108. С. 63–69.
- Романов М. С., Бобров А. В., Зайцева Е. С. Родственные связи семейства *Calycanthaceae* по данным строения плодов // Сохранение биоразнообразия растений в природе и при интродукции. Сухуми, 2006. С. 493–496.
- Романов М. С., Бобров А. В., Меликян А. П. Структура плодов интродуцированных в Россию представителей *Palmae* II. *Chamaerops humilis* L. // Мат. IV межд. научн. конф. «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб., 2007. С. 505–507.
- Савченко М. И. Семейство *Arecaceae* // Тахтаджян А. Л. (ред.). Сравнительная анатомия семян. Т. 1. Л., 1985. С. 236–253.
- APG II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 141. P. 399–436.
- Asmussen C. B., Dransfield J., Deickmann V., Barfod A. S., Pintaud J.-C., Baker W. J. A new subfamily classification of the palm family (*Arecaceae*): evidence from plastid DNA phylogeny // Bot. J. Linn. Soc. 2006. Vol. 151. P. 15–38.
- Bobrov A. V. F. Ch., Endress P. K., Melikian A. P., Romanov M. S., Sorokin A. N., Palmarola Bejerano A. Fruit structure of *Amborella trichopoda* (*Amborellaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2005. Vol. 148. P. 265–274.
- Balick M. J. et al. Useful palms of the world. N. Y., 1990.
- Dransfield J., Rakotoarinivo M., Baker W. J., Bayton R. P., Fisher J. B., Horn J. W., Leroy B., Metz X. A new coryphoid palm genus from Madagascar // Bot. J. Linn. Soc. 2008. Vol. 156. P. 79–91.
- Dransfield J., Uhl N. W. *Palmae* // Kubitzki K. (ed.). The families and genera of vascular plants. Vol. 4. Berlin, etc., 1998. P. 306–389.

- Essig F. B. Trends of specialization in the palm pericarp // Mem. New York Bot. Gard. 1999. Vol. 83. P. 73–78.
- Fischer J. B., Moore H. E. Multiple inflorescences in palms (*Arecaceae*): their development and significance // Bot. Jahrb. Syst. 1977. Bd. 98. S. 573–611.
- Garcin A. G. Recherches sur l'histogenèse des péricarpes charnus // Ann. Sci. Natur., sér. 7. 1890. T. 12. P. 175–401.
- Harley M. H. Palm pollen and the fossil record. PhD Thesis. London, 1996. 2 vols.
- Juliano J. B. Origin, development, and nature of the stony layer of the coconut // Philippine J. Sci. 1926. Vol. 30. P. 187–200.
- Moore H. E. The major groups of palms and their distribution // Gentes Herb. 1973. Vol. 11. P. 27–141.
- Murray S. G. The formation of endocarp of palm fruits // Principes. 1973. Vol. 17. P. 91–102.
- Romanov M. S., Endress P. K., Bobrov A. V. F. Ch., Melikian A. P., Palmarola Bejerano A. Fruit structure in *Monimiaceae* s. str. // Bot. J. Linn. Soc. 2007. Vol. 153. P. 265–285.
- Ruzin S. E. Plant microtechnique and microscopy. N. Y., Oxford, 1999.
- Sterling C. Developmental anatomy of the fruit of *Prunus domestica* L. // Bull. Torrey Bot. Club. 1953. Vol. 80. P. 457–477.
- Tomlinson P. B. *Palmae* // Metcalfe C. R. (ed.). Anatomy of the monocotyledons. Vol. II. Oxford, 1961.
- Uhl N. W., Dransfield J. Development of the inflorescence, gynoecium, and androecium with reference to palms // White R. A., Dickson W. C. (eds.). Contemporary problems in plant anatomy. N. Y., 1984. P. 347–449.
- Uhl N. W., Dransfield J. Genera *Palmarum*. Lawrence, KA, 1987.
- Uhl N. W., Moore H. E. The palm gynoecium // Amer. J. Bot. 1973. Vol. 58. P. 945–992.

СЕМЕННАЯ КОЖУРА ПЛОДОВ СЕМЕЙСТВА *ASTERACEAE*

Бойко Э.В.

Владивосток, Тихоокеанский институт биоорганической химии ДВО РАН

Семянка сложноцветных определяется как сухой нераскрывающийся односемянный плод, производный от одной завязи. Плодовая оболочка (перикарпий) и семенная кожура (теста) защищают зародыш. В строении перикарпия и тесты имеется много признаков, которые важны для таксономии семейства. Исследователи уделяют основное внимание строению перикарпия. Указания на строение тесты в семействе *Asteraceae* в литературе встречаются редко, и относится, в основном, к трибам *Cardueae* и *Mutisieae*. У зрелых семян некоторых таксонов отмечается отсутствие тесты. При исследовании строения плодов сложноцветных Дальнего Востока России (ДВР) и анализа литературных данных нами выявлены некоторые признаки тесты, не отмечавшиеся ранее.

Представители семейства *Asteraceae* обладают однопокровными семязачатками обычно с многорядным интегументом. Клетки наружной эпидермы интегумента покрыты кутикулой. На поперечном срезе под эпидермой в паренхиме расположен проводящий пучок интегумента, дугообразно опоясывающий зародышевый мешок от основания семязачатка к его верхушке и обратно. Разветвления проводящего пучка в тесте семян отмечаются редко, например, у *Xanthium strumarium* (Maheswari Devi, 1963). Внутренняя эпидерма интегумента представлена одним рядом клеток интегументального тапетума.

После оплодотворения начинается превращение интегумента в тесту. Под действием ферментов интегументального тапетума (Cuthbertson, 1974) внутренняя зона интегумента резорбируется почти полностью.

Зрелая семенная кожура (СК) представлена одним рядом клеток экзотесты, клеточные стенки которых тонкостенные или различным образом утолщены. Многослойная тестальная паренхима в зрелых семенах сохраняет клеточную структуру, хотя клетки теряют содержимое и деформируются. В этом случае в световом микроскопе внутренние слои интегумента видны в виде тонкой гомогенной или слоистой пленки. Для характеристики строения СК структура мезотесты имеет минимальное значение. У некоторых видов (например, *Bidens frondosa*) сохраняется ряд тангенциально вытянутых клеток интегументального тапетума с утолщенными периклиналильными стенками и узкими полостями.

Теста плотно прилегает к наружному ряду клеток эндосперма. Теста и перикарпий могут плотно прилегать друг к другу или между ними имеется воздушная полость различной величины, и тогда перикарпий легко отделяется от тесты. Клетки экзотесты (КЭ) в плане изодиаметрические, волнисто-извилистые или вытянуты вдоль оси семанки (рис. 1) и покрыты кутикулой. На поперечном срезе они разнообразны. Морфологическое разнообразие КЭ связано с формой, размерами, локализацией вторичных утолщений оболочки. Клеточные стенки (КС) бесцветные или окрашены в темно-коричневый цвет. Комплекс перечисленных константных признаков отражает видовую специфику структуры КЭ и СК в целом.

Обычно основная масса клеток экзотесты имеет одинаковое строение по всей поверхности семени. Однако некоторые виды отличаются морфологической неоднородностью КЭ в различных частях семанки (воздушные полости, ребра перикарпия). На этих участках КЭ вытягиваются радиально, полости клеток хорошо просматриваются.

В большинстве случаев строение тесты оказывает незначительное влияние на микроскульптуру поверхности семянки. Но у видов с малорядным перикарпием из тонкостенных клеток и его плотным прилеганием к тесте, скульптуру поверхности семянки определяет скульптура КЭ (например, *Artemisia sieversiana* Wild., рис. 2).

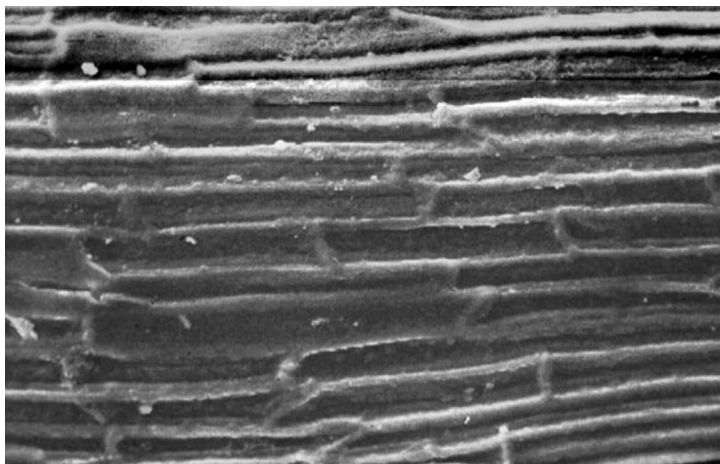


Рис. 1. Скульптура экзотесты *Artemisia furcata*.

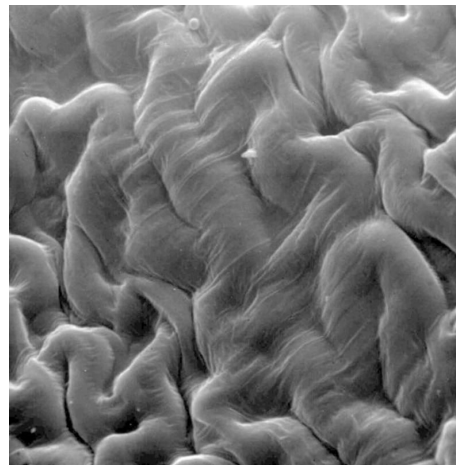


Рис. 2. Скульптура фрагмента поверхности семянки *Artemisia sieversiana*.

Ниже приводим строение КЭ на поперечном срезе семянков триб семейства *Asteraceae*, представленных во флоре ДВР (названия таксонов даны по сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока», 1992; деление на трибы дано по Bremer, 1994).

Триба *Mutisieae*. Анатомическое строение тесты в этой трибе исследовано наиболее полно J. Grau (1980). Автором показано разнообразие утолщения стенок КЭ от тонкостенных до толстостенных с различными вариантами их утолщения. На ДВР эта крупная триба представлена 2 видами. КЭ *Leibnitzia anandria* радиально удлинённые. Вторичное утолщение антиклинальных стенок (АС) КЭ локализовано в средней части стенки, утолщение двух соседних стенок имеют ф-образную форму. У *Adenocaulon himalaicum* утолщены внутренние периклинальные стенки (ВПС) КЭ, утолщение захватывает прилегающую часть АС.

Триба *Cardueae*. Важнейшей чертой семянков трибы является наличие у большинства его представителей одного ряда радиально вытянутых КЭ с сильно утолщенными стенками. Е. Häffner (2000) для подтрибы *Carduinae* выделил четыре основных типа. По признакам строения КЭ исследованные нами представители трибы можно разделить на 5 основных групп. I.) КЭ радиально удлинённые, АС толстые, наружные периклинальные стенки (НПС) и ВПС тонкие (*Serratula*, *Rhponticum*). Это наиболее распространенный структурный тип организации КЭ в трибе. II.) При толстых АС, тонкие НПС (*Carduus*, *Cirsium*). III.) При толстых АС, тонкие ВПС (*Onopordum*). IV.) КЭ тангенциально удлинённые, стенки тонкие (*Atractylodes ovata*). V.) КЭ слабо радиально удлинённые, все КС утолщены, АС более тонкие, чем ПС (*Synurus deltoids*).

При радиально вытянутых КЭ, высота клеток экзотестальной палисоды значительно варьирует у разных видов. Длина их радиальных стенок может превышать длину тангенциальных стенок более чем в 20 раз. В средней части семянки угол наклона КЭ к плоскости поверхности может быть от 90° до 50° (*Serratula*). При положении КЭ менее 90°, поперечный срез проходит через верхнюю часть одной и основание другой КЭ, при этом экзотеста выглядит как многорядная. Эта особенность расположения КЭ явилась причиной ошибочных утверждений о наличии многорядной экзотесты у видов рода *Carthamus* (Ebert, Knowles, 1968).

Триба *Lactuceae*. СК в зрелой семянке разрушена, реже сохраняется 1 ряд тонкостенных или слабо утолщенных КЭ. У многих видов теста представлена в виде тонкой неклеточной пленки.

Трибы *Inuleae* и *Gnaphalieae* до недавнего времени (Anderberg, 1989) относились к одной трибе *Inuleae* Cass. s.l. Теста представителей *Inuleae* s.l. тонкая, малорядная. КЭ изодиаметрические, слабо тангенциально или радиально удлинённые, КС тонкие или слабо утолщены различным образом (Бойко, Хайрутдинова, 1990). У видов родов *Gnaphalium*, *Antennaria*, *Anaphalis* при малорядном перикарпии из тонкостенных клеток, защиту зародыша осуществляет теста, КС ее КЭ слабо утолщены.

Триба *Calenduleae*. На ДВР триба представлена одним садовым видом, который иногда дичает – *Calendula officinales*. В зрелой семянке сохраняется один ряд тонкостенных КЭ. Н. Reese (1989) по степени

утолщения КС для семянков данной трибы выделяет 4 типа. Он отмечает, что различные формы утолщения КС не являются характерными для определенного рода. Им замечено, что утолщение СК часто встречается у видов с массивным перикарпием, но оно не проявляется у видов с тонким перикарпием. Reese полагает, что утолщенные КС тесты являются реликтовым признаком в трибе *Calenduleae*.

Триба *Astereae*. М. Velez (1981), при исследовании американских представителей трибы, по виду утолщения стенок ЭК различает 4 главных типа: 1. НПС утолщена, клетки очень мелкие, с ясно структурированным утолщением. 2. НПС утолщена, клетки очень крупные, с мало структурированным утолщением. 3. КЭ радиально сильно вытянуты, утолщены три стенки с ясно структурированным утолщением. 4. Все КС утолщены, иногда клетки высокие и крупные с ясно структурированным утолщением, иногда относительно мелкие и уплощенные с мало структурированным утолщением.

Исследованные нами дальневосточные представители трибы относятся к 3 основным типам строения КЭ. I.) КЭ радиально или тангенциально вытянуты, утолщены АС и НПС. Этот тип строения КЭ имеют большинство исследованных нами видов (*Aster ageratoides*, *A. glehnii*, *A. sibiricus*, *A. woroschilovii*, *Bellis perennis*, *Brachyactis ciliata*, *Doellingeria scabra*, *Erigeron eriocephalus*, *E. oharae*, *E. thunbergii*, *Galatella dahurica*, *Grindelia squarrosa*, *Heteropappus biennis*, *Solidago pacifica*, *Phalacrocoma strigosum*). КЭ таксонов сильно различаются по величине, слоистость вторичного утолщения слабо или хорошо выражена. II.) ЭК радиально вытянуты, АС и ВПС утолщены. Такое строение КЭ обнаружено у *Callistephus chinensis*. III.) КЭ радиально вытянуты, все КС утолщены (*A. maackii*, *A. novi-belgii*, *A. serpentimontanus*, *A. tataricus*, *Boltonia laetiflora*, *Kalimeris incisa*, *K. integrifolia*).

Триба *Anthemideae*. Теста хорошо выражена. КЭ изодиаметрические или слабо вытянуты в тангенциальном или радиальном направлениях, с тонкостенными или утолщенными КС. Среди представителей крупных родов имеются виды с различной степенью утолщенности КС (*Artemisia*: Коробков, 1973; *Anthemis*: Ханджян, 1990).

Триба *Senecioneae*. Теста состоит из нескольких рядов, плотно прилегающих друг к другу паренхимных клеток и, как правило, более крупных, тангенциально вытянутых КЭ. Стенки КЭ тонкие или незначительно утолщены (Jeffrey, 1984; Бойко, 1978; Конечная 1981).

Триба *Heliantheae*. Зрелая СК составлена из двух слоев паренхимных клеток, КЭ слабо утолщены. Имеются сообщения о характере утолщения КС в КЭ для некоторых *Heliantheae*. Например, семечки *Bidens*, *Chrysanthellum*, *Coreopsis*, *Cosmos*, *Dahlia*, *Guizotia*, *Heterosperma*, *Isostigma* в КЭ имеют неутолщенные КС (Pandey, Jha, 1992). Н. Robinson (1981) приводит данные о скульптуре поверхности семени 3 видов из трибы *Heliantheae* s.l.: КЭ изодиаметрические, АС прямые или изогнутые. У видов рода *Bidens* ДВР КЭ крупные, тангенциально удлинены, НПС утолщены.

Триба *Helenieae* Виды родов *Tagetes* и *Arnica* имеют хорошо развитую тесту. КЭ тангенциально удлинены, КС равномерно утолщены.

Триба *Eupatorieae*. Нет данных.

Анализ структуры семенной кожуры сложноцветных свидетельствует о значительной неоднородности сем. *Asteraceae* по этому признаку. Наиболее специализирована теста в трибах *Mutisieae*, *Cardueae*, *Astereae*. Различные формы утолщения клеточных стенок не являются признаком определенного таксона. Однако признаки строения тесты могут характеризовать отдельные виды и группы видов.

Литература

- Бойко Э. В. К систематике дальневосточных видов рода *Cacalia* L. // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 10. С. 1513–1515.
- Бойко Э. В., Хайрутдинова М. В. Анатомическое строение и ультраструктура поверхности семянков некоторых представителей трибы *Inuleae* (*Asteraceae*) // 2 совещание по экологической анатомии растений «Современные проблемы экологической анатомии растений». Владивосток, 1990. С. 23–24.
- Конечная Г. Ю. Карполого-анатомические признаки видов рода *Senecio* s. l. (*Asteraceae*) в связи с их систематикой // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 6. С. 834–842.
- Коробков А. А. Морфолого-анатомические особенности семянков полыней (*Artemisia* spp.) Северо-Востока СССР // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 9. С. 1302–1315.
- Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 6. СПб., 1992. 428 с.
- Ханджян Н. С. Морфолого-анатомическое изучение семянков кавказских видов *Anthemis* (*Asteraceae*) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 7. С. 978–989.
- Anderberg A. Phylogeny and reclassification of the tribe *Inuleae* (*Asteraceae*) // Canad. J. Bot. 1989. Vol. 67. P. 2277–2296.
- Bremer K. *Asteraceae*: cladistic and classification. Portland, Oregon. 1994. 752 p.
- Cuthbertson E. G. Seed development in *Chondrilla juncea* L. // Austral. J. Bot. 1974. Vol. 22. N 1. P. 13–18.
- Ebert W. W., Knowles P. F. Developmental and anatomical characteristics of thin-hull mutant of *Carthamus tinctorius* (*Compositae*) // Amer. J. Bot. 1968. Vol. 55. N 4. P. 421–430.
- Grau J. Die Testa der *Mutisieae* und ihre systematische Bedeutung // Mitt. Bot. München. 1980. Bd 16. S. 269–332.

- Häffner E. On the phytoeny of the subtribe *Carduinae* (tribe *Cardueae*, *Compositae*) // Englera. 2000. Vol. 21. P. 1–208.
- Jeffrey C., Chen Yi-ling. Taxonomic studies on the tribe *Senecioneae* (*Compositae*) of Eastern Asia // Kew Bull. 1984. Vol. 39. N 2. P. 205–446.
- Maheswari Devi H. Embryological studies in *Compositae*. IV. *Heliantheae* // Proc. Indian Acad. Sci. 1963. Vol. 58. N 5. P. 274–290.
- Pandey A. K., Jha A. Achene anatomy in *Coreopsidinae* (*Heliantheae-Compositae*) and its systematic implications // Rheede. 1992. Vol. 2. N 1. P. 19–26.
- Reese H. Die Entwicklung von Perikarp und Testa bei *Calendula* und *Arctotideae* (*Asteraceae*) ein Beitrag zur Systematik // Bot. Jahrb. 1989. Bd 110, H. 3. S. 325–419.
- Robinson H. A revision of the tribal and subtribal limits of the *Heliantheae* (*Asteraceae*) // Smithson. Contrib. Bot. 1981. Vol. 51. P. 1–102.
- Velez M. C. Karpologische Untersuchungen an amerikanischen *Astereae* (*Compositae*) // Mitt. Bot. Staatssamml. München, 1981. Bd 17. S. 1–170.

ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ДРЕВЕСИНЫ *LARIX CAJANDERI* (*PINACEAE*)

Бондаренко О.В., Блохина Н.И.

Владивосток, Биолого-почвенный институт ДВО РАН

Лиственница – одна из основных лесообразующих пород российского Дальнего Востока (РДВ), тем не менее, в литературе до сих пор отсутствуют сведения по анатомическому строению древесины некоторых видов. Это относится и к лиственнице *Larix cajanderi* Mayr. Вполне возможно, данное обстоятельство связано с тем, что ряд исследователей (Комаров, 1934; Дылис, 1961; Поздняков, 1975 и др.) рассматривал *L. cajanderi* в лучшем случае только как восточную расу или подвид *L. gmelinii* (Rupr.) Rupr. Однако Б.П. Колесников (1946), Е.Г. Бобров (1972, 1978), С.К. Черепанов (1981), И.Ю. Коропачинский (1989), и некоторые другие рассматривают *L. cajanderi* в качестве самостоятельного вида. Этой точки зрения придерживаются и авторы данной работы.

Целью проведенных исследований явилось изучение и описание анатомического строения древесины *L. cajanderi*. В задачи входило изучить структурные признаки древесины, проследить возрастную изменчивость ксилотомических признаков по радиусу и высоте ствола, а также выявить время формирования зрелой древесины.

Ареал *L. cajanderi* простирается к востоку от реки Лены – в бассейнах рек Яны, Индигирки, Колымы, Анадыря, Пенжины, на полуострове Камчатка, по Охотоморскому побережью – до Удской губы, на острове Беличий (Шантарские острова), а также в бассейне реки Алдан, по Алдано-Зейскому водоразделу и бассейну реки Зей – до государственной границы России. Эта лиственница слагает низкопродуктивные редколесья, доминирующие в ландшафтах горных склонов в бассейнах рек, в условиях крайне сурового климата и очень холодных почв (Бобров, 1972; Коропачинский, 1989).

Материалом для исследования послужило модельное дерево *L. cajanderi* в возрасте 141 год, высотой 21 м с диаметром ствола 29 см из оптимальных условий произрастания (зональная растительность) в Приамурье. Спилов древесины были сделаны в основании ствола, на уровне 1.3 м над почвой, в средней и верхней частях ствола.

Для предварительной обработки древесины и изготовления из нее препаратов использовалась общепринятая в ксилотомии методика (Атлас..., 1991; Ворошилова, Снежкова, 1984; Яценко-Хмелевский, 1954). Срезы изготавливались при помощи бритвы от руки в поперечном, радиальном и тангентальном направлениях, после чего они заключались в глицерин-желатин. Поперечный и радиальный срезы проходили через сердцевину и включали все годичные кольца по радиусу ствола, тангентальные срезы с 1-го по 10-ое годичное кольцо делались в каждом слое прироста, а далее в каждом 10-ом кольце. Всего изготовлено и исследовано 1240 тонких срезов. Для измерения длины элементов древесины и выявления некоторых особенностей в структуре клеточных элементов изготавливались препараты мацерированной древесины. Для этого в каждом годичном кольце делались толстые продольные срезы, которые кипятились в смеси Шульце (Гаммерман и др., 1946; Яценко-Хмелевский, 1954). Анатомический анализ и микрофотографирование срезов проводились с помощью световых микроскопов серии «Микмед» и сканирующего электронного микроскопа «ZEISS EVO-40».

Возрастная изменчивость анатомических признаков древесины прослежена отдельно на каждом из 4 спилов. В частности, в результате анализа изменчивости ксилотомических признаков ствола у *L. cajanderi* на уровне 1,3 м над почвой выявлены следующие закономерности.

Годичные кольца выражены отчетливо. Ширина колец $0,04-2,34/0,74 \pm 0,61$ мм (мин-макс/средняя $\pm$ ошибка). Переход от ранней древесины к поздней в 1-ом годичном кольце постепенный, с 3-го кольца он становится заметным, а с 5-го годичного кольца – резким. В широких годичных кольцах поздняя древесина занимает не более 1/4, тогда как в узких – до 1/2 ширины годичного кольца. Толщина стенок трахеид ранней древесины 4–7 мкм, поздней древесины – 8–11 мкм. Диаметр полости трахеид ранней древесины 13–31×34–60 мкм, поздней древесины – 4–12×8–17 мкм.

Поровость радиальных стенок трахеид ранней древесины обильная, однорядная и двурядная. В 1-ом годичном кольце на стенках трахеид располагаются только однорядные округлые поры, овальные поры появляются в 3-ем годичном кольце и располагаются более плотно, чем округлые. Двурядные округлые поры (1–3 слоя) появляются в 5-ом, овальные – в 15-ом годичном кольце. Тем не менее, двурядная поровость становится преобладающей только с 33-го годичного кольца.

Диаметр однорядных округлых пор в 1-ом годичном кольце изменяется от 8–10 мкм (первые от сердцевины 2–3 трахеиды) до 12–14 мкм, далее он постепенно увеличивается до 16–24(29) мкм, достигая максимальной величины (29 мкм) в 26-ом годичном кольце; диаметр овальных пор изменяется от 12–16×14–20 мкм в 3-ем годичном кольце до 16–20×18–24 мкм в 15-ом годичном кольце и далее. Диаметр двурядных округлых пор изменяется от 16–20 мкм (5-ое годичное кольцо) до 20–29 мкм (33-е годичное кольцо и далее); диаметр овальных пор изменяется от 12–16×14–20 мкм в 15-ом годичном кольце до 14–18×20–24 мкм (33-е годичное кольцо и далее).

Характерная для *L. cajanderi* поровость радиальных стенок трахеид поздней древесины устанавливается уже в 1-ом годичном кольце. Поры однорядные, округлые, 8–12 мкм в диаметре, располагаются на большом расстоянии друг от друга по длине трахеиды; на стенках самых последних трахеид поры отсутствуют.

Поровость тангентальных стенок трахеид также устанавливается в 1-ом годичном кольце. Поры обильные, округлые, однорядные и двурядные, 3–5 мкм в диаметре, свободно располагаются по длине трахеиды.

Спиральные утолщения имеются только на стенках самых первых от сердцевины 2–3 трахеид, далее по 4-ое годичное кольцо включительно спиральные утолщения наблюдаются лишь в поздней древесине. Начиная с 5-го годичного кольца, на стенках трахеид поздней древесины – только спиральная штриховатость.

Осевая (тяжевая) паренхима в 1-ом годичном кольце диффузная, достаточно обильная. В тяже паренхимы 3–4 клетки, на радиальном срезе клетки 7–9 мкм шириной и 45–70 мкм длиной; стенки их утолщенные, гладкие, на радиальных стенках – обильные мелкие простые поры. Тяжевая паренхима часто содержит смолоподобное вещество. С возрастом дерева количество осевой паренхимы сильно сокращается, и с 9-го годичного кольца она становится скудной и терминальной.

Лучи в 1-ом годичном кольце только однорядные, двурядные участки (протяженностью 1–3(6–9) клеток) появляются, начиная с 3-го годичного кольца, но встречаются они не в каждом годичном кольце. Высота однорядных лучей постепенно увеличивается от 1–18 клеток (1-ое годичное кольцо) до 30 клеток в 37-ом кольце и далее.

Лучевые трахеиды тонкостенные, невысокие, часто с сильно изогнутыми внешними стенками; на радиальных стенках лучевых трахеид располагаются окаймленные округлые поры, 4,5–6 мкм в диаметре. Лучи в 1-ом годичном кольце только простые, но ближе к поздней древесине иногда встречаются отдельные клетки лучевых трахеид, располагающиеся с одной стороны по краю луча. Полуобрамленные лучи появляются, начиная с 3-го годичного кольца (лучевые трахеиды располагаются в 1 слой с одной стороны луча). Обрамленными лучи становятся в 4-ом годичном кольце: лучевые трахеиды располагаются в 1, изредка 2 слоя по краям лучей, а с 7-го кольца – в 1–3(4–7) слоя. Смешанные лучи появляются, начиная с 13-го годичного кольца: лучевые трахеиды располагаются 1–2 слоями в середине луча, а с 23-го кольца – 3–4 слоями. Самостоятельные 1–2(3–4)-слойные лучи из лучевых трахеид появляются, начиная с 5-го годичного кольца.

Поля перекреста в 1-ом годичном кольце стоячие, со 2-го кольца они становятся квадратными, а с 5-го – лежащими. На полях перекреста в 1-ом годичном кольце не более 5 пицеидных пор, во 2-ом кольце появляются 6 пор, в 12-ом – 7, а в 16-ом годичном кольце – 8 пор. Характерные для *L. cajanderi* тип и диаметр пор (4–6 мкм) устанавливаются уже в 1-ом годичном кольце и далее не изменяются.

Вертикальные смоляные ходы встречаются, начиная с 1-го кольца. Смоляные ходы округлые и овальные, одиночные, редко парные. С возрастом дерева постепенно увеличивается диаметр смоляных ходов и количество выстилающих их клеток эпителия. Диаметр ходов изменяется от 9–18 мкм в 1-ом годичном кольце до 20–70 мкм в 32-ом кольце и далее. В 1-ом годичном кольце смоляные ходы выстланы 5–7 толстостенными клетками эпителия, но к 32-му кольцу количество клеток эпителия увеличивается до 7–12(13).

Горизонтальные смоляные ходы в лучах появляются во 2-ом годичном кольце, причем их количество заметно увеличивается, начиная с 34 годичного кольца. Смоляные ходы округлые и овальные. Диаметр ходов увеличивается от 9–25 мкм во 2-ом годичном кольце до 20–35 мкм, начиная с 15-го кольца и далее. Количество клеток эпителия изменяется от 4–7 во 2-ом годичном кольце до 6–9(10) в 15-ом кольце и далее. Начиная с 13-го годичного кольца, в одном луче иногда встречаются по 2–3 хода.

Рядность лучей, содержащих смоляные ходы, увеличивается с возрастом дерева: во 2-ом годичном кольце лучи только 2-рядные, в 15-ом кольце появляются 2–3-рядные лучи, а начиная с 31-го годичного

кольца – 3-рядные лучи. Однорядные окончания таких лучей во 2-ом годичном кольце короткие (протяженностью не более 4 клеток) и равные. С 15-го кольца появляются неравные однорядные окончания: короткое состоит из 1–5, длинное – из 4–14 клеток. С 34-го годичного кольца появляются лучи с длинными равными (протяженностью 7–15 клеток) и резко неравными однорядными окончаниями: короткое состоит из 1–6, длинное – из 10–17(21) клеток.

В результате проведенного исследования выявлено, что все диагностические признаки анатомического строения древесины у *L. cajanderi* на уровне 1,3 м формируются к 37-му годичному кольцу.

При сравнительном анализе возрастной изменчивости анатомических признаков древесины по высоте ствола выявлено, что в основании ствола годичные кольца наиболее широкие ($0,06–2,56/0,76 \pm 0,65$ мм), однорядные овальные поры, двурядные поры (округлые и овальные), максимальный диаметр пор на радиальных стенках трахеид и максимальное количество пор на полях перекреста появляются позже, чем на уровне 1,3 м над почвой. Так, однорядные овальные поры появляются с 6-го годичного кольца, двурядные округлые – с 9-го, а двурядные овальные поры – с 14-го кольца, поры максимального диаметра встречаются с 29-го годичного кольца и 8 пор на полях перекреста – с 23-го кольца. Однако высота однорядных лучей и рядность лучей с горизонтальными смоляными ходами устанавливаются в основании ствола раньше – с 24-го и 15-го годичных колец соответственно. Необходимо отметить, что только в основании ствола, изредка встречаются 3-4-рядные лучи с горизонтальными смоляными ходами (они появляются, начиная с 33-го годичного кольца). Таким образом, зрелая древесина у *L. cajanderi* в основании ствола формируется к 33-му годичному кольцу, то есть несколько раньше, чем на уровне 1,3 м над почвой.

В средней и верхней частях ствола все диагностические признаки устанавливаются позже и годичные кольца более узкие, чем на уровне 1,3 м над почвой. Самой последней устанавливается рядность лучей с горизонтальными смоляными ходами. Например, в средней части ствола 3-рядные лучи появляются только в 50-ом годичном кольце, а в верхней части – в 78-ом кольце. Однако максимальный размер пор на радиальных стенках трахеид ранней древесины (20–24 мкм) и высота однорядных лучей (20 клеток) в средней и верхней частях ствола меньше, чем на уровне 1,3 м над почвой. Таким образом, зрелая древесина в средней и верхней частях ствола у *L. cajanderi* формируется несколько позже, чем на уровне 1,3 м над почвой – только к 50-му и 78-му годичным кольцам соответственно.

Работа поддержана грантами Президиума РАН и Президиума ДВО РАН (проект № 06-I-П11-022 Программы «Биоразнообразие и динамика генофондов. Подпрограмма «Биоразнообразие», направление 4 «Изучение эволюции и преобразующих функций биоразнообразия»).

Литература

- Атлас древесины и волокон для бумаги (под ред. Е.С. Чавчавадзе). М., 1992. 336 с.
 Бобров Е. Г. История и систематика лиственниц. Комаровские чтения. Л., 1972. Вып. 25. 96 с.
 Бобров Е. Г. Лесообразующие хвойные СССР. Л., 1978. 188 с.
 Ворошилова Г. И., Снежкова С. А. Древесина лесообразующих и сопутствующих пород Дальнего Востока. Владивосток, 1984. 155 с.
 Гаммерман А. Ф., Никитин А. А., Николаева Л. Т. Определитель древесин по микроскопическим признакам. М.; Л., 1946. 143 с.
 Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока (изменчивость и природное разнообразие). М., 1961. 209 с.
 Колесников Б. П. К систематике и истории развития лиственниц секции *Pauciseriales* Patscke // Мат. по истории флоры и растительности СССР. М.-Л., 1946. Вып. 2. С. 321–364.
 Комаров В. Л. Хвойные (*Coniferae*) // Флора СССР. Т. 1. М.-Л., 1934. С. 130–195.
 Коропачинский И. Ю. Сем. Сосновые – *Pinaceae* // Сосудистые растения советского Дальнего Востока // Под ред. С.С. Харкевича. Л., 1989. Т. 4. С. 9–20.
 Поздняков Л. К. Даурская лиственница. М., 1975. 312 с.
 Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 509 с.
 Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.-Л., 1954. 337 с.

АНАТОМИЯ РАХИСА У ВИДОВ *DRYOPTERIS* ADANS., *GYMNOCARPIMUM* NEWM., *POLYSTICHUM* ROTH В ЦЕЛЯХ ИХ ДИАГНОСТИКИ И СИСТЕМАТИКИ

Величкин Э. М., Панасенко Н. Н., Аверина М. Э., Сафенкова И. В.

Брянск, Брянский государственный университет

В более ранних сообщениях (Величкин и др., 2003, 2005, 2006а, 2006б, 2007) нами дана оценка анатомических признаков 22 видов папоротников из разных семейств.

В данном сообщении анализируются признаки анатомии рахиса 8 видов из семейства *Dryopteridaceae* Ching.: *Dryopteris carthusiana* (Vill.) H.P.Fuchs, *D. cristata* (L.) A.Gray, *D. expansa* (C.Presl) Fraser-Jenkins et Jermy, *D. filix-mas* (L.) Schott, *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *G. robertianum* (Hoffm.) Newm., *Polystichum polyblepharum* (Roem. ex Kunze) C. Presl., *P. setiferum* (Forssk.) T.Moore ex Woyt. Семейство *Dryopteridaceae* Ching. признается только некоторыми авторами (Губанов и др., 1995; Булохов, Величкин., 1998; Арнаутов и др., 2003).

Представители *Dryopteris* и *Gymnocarpium* собраны на территории Брянской области; по роду *Polystichum* материал любезно представили Н. Н. и Е. М. Арнаутовы из оранжерей Ботанического сада БИНа.

Видовые и родовые признаки папоротников можно установить на основании анатомии рахиса, используя следующие показатели: форма рахиса на поперечном разрезе, особенности строения проводящего пучка (расположение ксилемных элементов в проводящем пучке), характеристика клеток склеренхимы и эпидермы.

У видов рода *Gymnocarpium* рахисы на поперечном разрезе незначительно отличаются. У *G. robertianum* килевая часть значительно шире желобчатой, боковые стороны скошены, желобок более выражен (рис.: 1, а). У *G. dryopteris* килевая и желобчатая части почти одинаковой ширины, боковые стороны почти параллельны (рис.: 2, а). Для обоих видов характерна периферийная склеренхима, многорядная по всему периметру. У *G. dryopteris* два-три ряда мелких клеток (рис.: 2, а, d); у *G. robertianum* 3–4 ряда более крупных клеток, угловых межклетных утолщений нет (рис.: 1, а, d). Эпидерма у обоих видов с утолщенными, склерифицированными оболочками, при этом, у *G. robertianum* клетки более крупные (рис.: 1–2, d).

В рахисе обоих видов по два проводящих пучка, – слегка овальных, параллельных к боковым сторонам рахиса у *G. robertianum* и, – слегка под углом у *G. dryopteris* (рис.: 1–2, а). Проводящие пучки ограничены однослойной эндодермой, клетки которой овальной формы, тангентально вытянуты. У обоих видов наружная оболочка клеток эндодермы тонкая, целлюлозная; внутренняя толстая, темноокрашенная. Радиальная оболочка у *G. dryopteris* более утолщена во внутренней ее части, к наружной равномерно утончается (рис.: 2, с), а у *G. robertianum* утолщена полностью и равномерно (рис.: 1, с). Проводящие элементы пучков имеют некоторые особенности. У *G. dryopteris* внутренняя и наружная флоэма одинакового объема, трахеальные элементы ксилемы расположены слегка S-образно, с более тонкой средней частью, выпуклая сторона ксилемы обращена внутрь пучка, наружная сторона заметно вогнута, первичные элементы ксилемы формируют «хвостик» (однорядная цепочка овальных, угловатых клеток) (рис.: 2, b). У *G. robertianum* внутренняя флоэма значительно уже наружной, клеточные оболочки ситовидных элементов утолщены и колленхиматизированы. «Хвостик» длиннее, чем у *G. dryopteris* и составлен округлыми клетками протоксилемы (рис.: 1–2, b).

К видовым диагностическим признакам в роде *Gymnocarpium* можно отнести форму рахиса, расположение проводящих пучков, степень выраженности желобка, выемчатость в средней части ксилемного массива, особенности утолщения клеточных оболочек эндодермы, характер утолщения оболочек периферийной склеренхимы.

Родовыми признаками *Gymnocarpium* можно считать форму расположения проводящих элементов ксилемы в проводящем пучке, преобладание округлых полостей в склерифицированной эпидерме. Клетки эндодермы тангентально вытянутые; наружные стенки целлюлозные, внутренние и радиальные оболочки суберинизированы.

У исследованных видов рода *Dryopteris* можно выделить ряд сходств и отличий в анатомии рахиса.

К общим признакам относятся: расположение трахеальных элементов ксилемы проводящего пучка в виде запятой, но с более или менее пологой наружной стороной «головки запятой»; «хвостик запятой» состоит из двух-трех рядов трахеид (рис.: 3–6, b); клетки эндодермы тангентально вытянуты, с темноокрашенной, толстой внутренней клеточной стенкой и тонкой наружной, радиальные стенки равномерно утолщены и тоньше внутренней стенки (рис.: 3–6, а, с). Перечисленные особенности анатомии рахиса можно считать признаками рода *Dryopteris*.

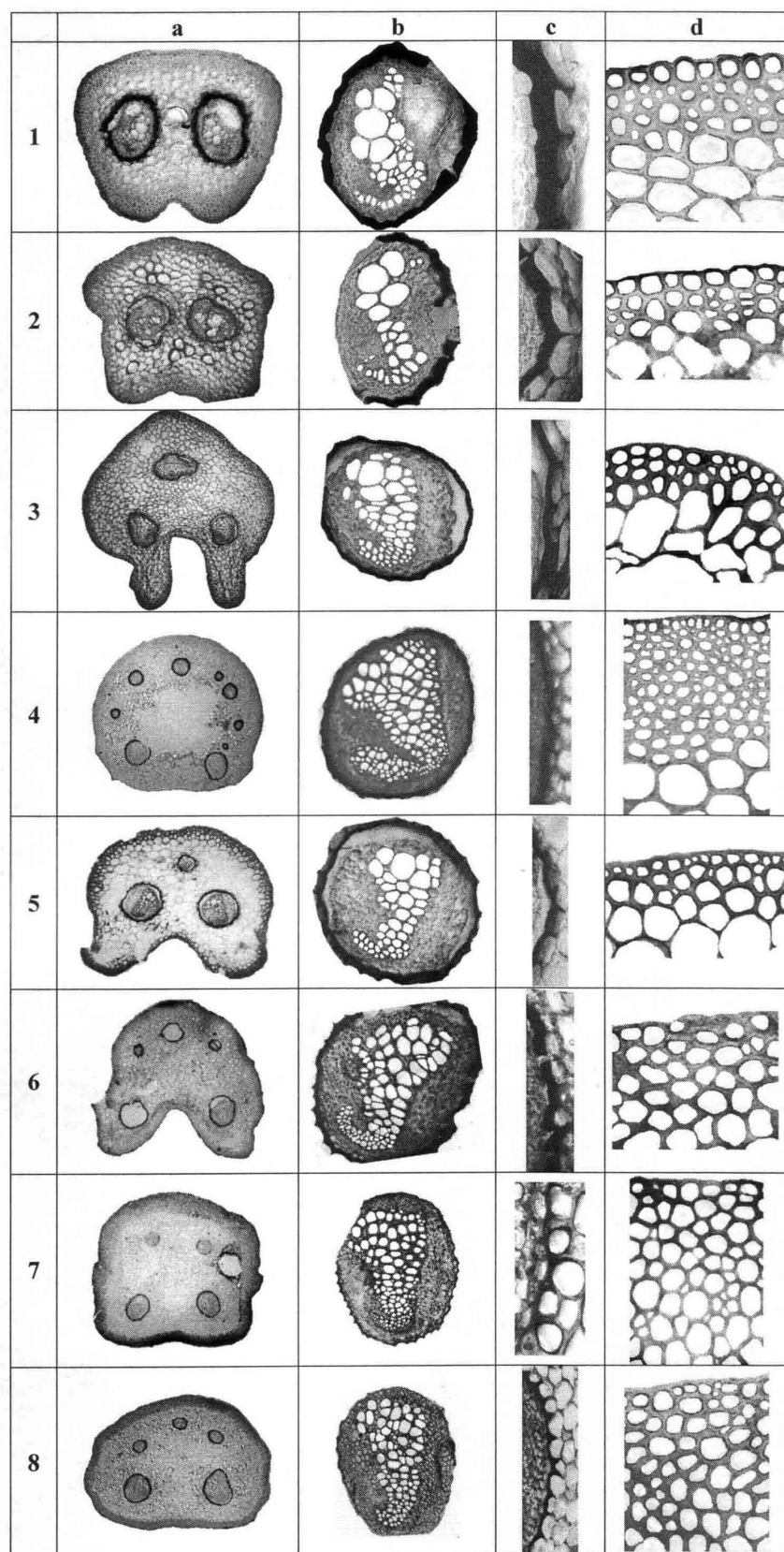
К видовым признакам можно отнести следующие особенности строения:

1. Форма и степень выраженности желобка (рис.: 3–6, а). У *D. filix-mas* форма рахиса округлая, желобковая часть плоская; у остальных видов желобок четко выражен, но разной глубины, отчего и крылья разных размеров; самый глубокий желобок у *D. cristata*, мельче у *D. expansa* и *D. carthusiana*.

2. Количество проводящих пучков (рис.: 3–6, а). Два округлых синтетических пучка смещены к желобчатой части рахиса, а пучки анастомозов расположены в килевой. Наибольшее количество анастомозных пучков у *D. filix-mas*, по два у *D. cristata* и *D. expansa*, а у *D. carthusiana* один пучок.

3. Степень загиба (отклонение от «тела головки запятой») и внешний вид «хвостика» трахеальных элементов (рис.: 3–6, b). Наиболее отклонен «хвостик» у *D. carthusiana*, он равномерный по толщине, внешняя сторона «головки» прямая, не вогнутая; у *D. expansa* и *D. filix-mas* «хвостик» лишь слегка отклонен, его свободный кончик булавовидно утолщен (у *D. expansa* утолщение менее массивное), внешняя сторона «головки» полого вогнутая.

4. Количество рядов периферийной склеренхимы (рис.: 3–6, d). В килевой части у *D. filix-mas* 7–9 рядов склеренхимы, клеточные полости значительно мельче, чем у остальных видов, клетки эпидермы почти прямоугольные, радиально вытянутые. Менее многослойна периферийная склеренхима у *D. expansa*, клеточные полости склеренхимы, как и эпидермы самые крупные. У *D. carthusiana* и *D. cristata* склеренхима 1–2 рядная, размер полостей эпидермы меньший, преобладают овальные, тангентально вытянутые клетки, внутренние оболочки клеток.



Особенности анатомии рахиса папоротников

Условные обозначения: 1. *Gymnocarpium robertianum*, 2. *G. dryopteris*, 3. *Dryopteris cristata*, 4. *D. filix-mas*, 5. *D. carthusiana*, 6. *D. expansa*, 7. *Polystichum setiferum*, *P. polyblepharum*; а – форма рахиса, б – проводящий пучок, с – эндодерма, d – склеренхима

5. У *D. carthusiana* и *D. cristata* происходит незначительное утолщение наружной оболочки, прилегающей к радиальной (такой характер утолщения напоминает букву «Т»). У *D. expansa* и *D. filix-mas* наружная оболочка без утолщений.

Виды рода *Polystichum* сближаются овальной формой и расположением проводящих пучков (рис 7–8, а, б); каплевидной формой трахеальных элементов («хвостик» более прижат к расширенной части ксилемы – «телу запятой») (рис.: 7–8, б); округлой формой клеток эндодермы (рис.: 7–8, с); значительной многорядностью периферийной склеренхимы. Клетки склеренхимы и эпидермы имеют более или менее одинаковый размер и округлую форму полостей (рис.: 7–8, d).

Между исследованными видами *Polystichum* установлены следующие отличия:

1. Форма рахиса (рис.: 7–8, а). У *P. setiferum* почти трапециевидная, а у *P. polyblepharum* вальковатая;
2. Характер утолщения оболочек клеток периферийной склеренхимы и эпидермы (рис.: 7–8, с). Для *P. polyblepharum* характерны более толстые оболочки клеток периферийной склеренхимы и эпидермы;
3. Размер «хвостика» (рис.: 7–8, б). Для *P. setiferum* характерен более длинный «хвостик», а у *P. polyblepharum* «хвостик» короткий, прижатый к «телу запятой»;
4. Характер утолщения оболочек клеток эндодермы (рис.: 7–8, b). У *P. polyblepharum* внутренняя и радиальные оболочки большей толщины, чем у *P. setiferum*.

Выводы

Установленные отличительные признаки в анатомии рахиса четко дифференцируют виды внутри рода, а сходные признаки между видами хорошо очерчивают границу рода. Анатомия рахиса хорошо выявляет и межродовые диагностические признаки, представленные в таблице.

Межродовые признаки *Dryopteris*, *Gymnocarpium*, *Polystichum*

Род	Расположение трахеальных элементов	Особенности хвостика	Эндодерма
<i>Gymnocarpium</i>	S-образное	длинный, однорядный	клетки тангентально вытянутые, внутренние оболочки очень толстые, а радиальные кнаружи постепенно утоньшаются
<i>Dryopteris</i>	в виде запятой	длинный, 2–3 рядный	клетки тангентально вытянутые, внутренние оболочки очень толстые, а радиальные равномерно утолщены
<i>Polystichum</i>	каплевидное	короткий, прижат к «телу запятой»	клетки округлые, внутренние оболочки незначительно утолщены, а радиальные постепенно утоньшаются

Литература

- Арнаутов Н. Н., Арнаутова Е. М., Васильева И. М. Каталог оранжевых растений Ботанического сада Ботанического института им. В.Л. Комарова. СПб., 2003. 150 с.
- Булохов А. Д., Величкин Э. М. Определитель растений Юго-Западного Нечерноземья. Брянск, 1998. 380 с.
- Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Определитель сосудистых растений центра европейской России. М., 1995. 558 с.
- Величкин Э. М., Кайков А. Е. Анатомические признаки диагностики некоторых семейств отдела папоротниковидные (*Polypodiophyta*). // Вестник БГУ. 2003. Вып. 1. С. 131–132.
- Величкин Э. М., Сафенкова И. В. Диагностические признаки в анатомии «черешка» папоротниковидных // Вестник БГУ. 2005. Вып. 4. С. 64–68.
- Величкин Э. М., Сафенкова И. В. Особенности устьичных аппаратов некоторых видов папоротников // Вестник БГУ. 2006а. Вып. 4. С. 27–33.
- Величкин Э. М., Сафенкова И. В. Признаки диагностики в анатомии проводящих пучков рахиса папоротников // Проблемы биологии растений: Материалы международной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения В.В. Письякуовой. 22–24 ноября 2006 г. СПб., 2006б. С. 243–247.
- Величкин Э. М., Кривелев В. О., Родоманова О. В. Оценка диагностических признаков в анатомии рахиса некоторых видов папоротников // Вестник БГУ. 2007. Вып. 4. С. 155–161.

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОБЕГА КОРОТКОСТЕБЕЛЬНЫХ ФОРМ ПОДСОЛНЕЧНИКА (*HELIANTHUS ANNUUS* L.)

Гаврилова В. А.¹, Соколова Е. А.², Яковлева Е. А.²

¹ Санкт-Петербург, Государственное научное учреждение Государственный научный центр Российской Федерации Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства им. Н. И. Вавилова

² Санкт-Петербург, Российский государственный педагогический университет им. А.И. Герцена

В Российской Федерации культурный подсолнечник (*Helianthus annuus* L.) является главной масличной культурой. В последнее десятилетие во всех зарубежных странах производители товарного подсолнечника

ка возделывают только гетерозисные гибриды, которые дают значительные прибавки урожая семян по сравнению с районированными сортами. Гетерозис гибридов проявляется не только по урожайности, но и по высоте растений. Оптимальная высота производственных гибридов составляет 150–170 см. Родительские формы таких гибридов должны иметь высоту растений не более 100 см (Бочкарев, 1995). Для получения принципиально нового исходного материала для селекции отечественных гетерозисных гибридов представляется перспективным использование короткостебельных форм подсолнечника, которые, как правило, более скороспелые, устойчивы к полеганию и загущению посева, выносят из почвы меньше питательных веществ, а также могут возделываться в более северных районах нашей страны (Schneider, 1992; Fioli & al., 1993; Гаврилова, 2003).

Селекцией короткостебельного подсолнечника в России занимались в Донском филиале ВНИИМК (Жданов, 1964). В исследованиях С.В. Климова (1979) и А.Б. Дьякова (1985) были изучены физиологические особенности высокорослых и короткостебельных форм подсолнечника. Деревенец В.Н. (1992) выявил высокопродуктивный низкорослый селекционный материал подсолнечника, приспособленный к различным условиям выращивания. Для короткостебельных инбредных линий ВИР было установлено, что они имеют три разных типа генетического контроля короткостебельности (Есаев, 1998). Однако механизмы фенотипического проявления генетических систем короткостебельности на морфологическом и анатомическом уровне не исследованы.

Целью нашей работы было выявить различия в морфологическом и анатомическом строении побега у короткостебельных линий и гибридов подсолнечника по сравнению с высокорослым сортом-стандартом Передовик.

Комплексное изучение короткостебельных образцов подсолнечника и сравнение их с высокорослым сортом Передовик позволяет констатировать, что короткостебельность проявляется как на морфологическом, так и анатомическом уровне строения побега: уменьшаются высота растений, длина междоузлий, размеры листовых пластинок, черешков, диаметр корзинок, площадь черешков и жилок в средней части, площадь проводящих тканей в них, размеры клеток мезофилла и эпидермы листа. Меняется характер заложения листьев и их формирование на ранних этапах онтогенеза, число листьев на стебле и количество листьев разных типов. У короткостебельных образцов диаметр стебля, толщина первичной коры, ксилемы, флоэмы и сердцевины, как правило, меньше, чем у сорта Передовик. Клетки сердцевины у сорта Передовик вытянуты вдоль оси стебля. Их высота почти в три раза больше ширины. У линии ВИР 501, гибридов MDA 3410 и SAM 462 высота клеток сердцевины только в 1,2 раза превышает ширину. Интересно отметить, что число листьев у этих образцов всегда меньше, чем у сорта Передовик. У остальных короткостебельных образцов уменьшаются не только размеры клеток, но и направление их растяжения. Они вытянуты перпендикулярно оси стебля, так что ширина клеток в два раза больше, чем их длина.

Все изученные короткостебельные образцы подсолнечника по длине междоузлий можно разделить на группы. В первую группу вошли линии ВИР 171 и ВИР 434, характеризующиеся равномерным и очень сильным уменьшением длины всех междоузлий. При этом у линии ВИР 434 формировалось максимальное число листьев среди всех изученных образцов. Ко второй группе относится гибрид MDA 3410, у которого самые короткие междоузлия отмечены нами в верхней части стебля. Для линий ВИР 319, ВИР 648 (третья группа) характерно сильное укорочение длины междоузлий в средней части стебля, а длина междоузлий в нижней и в верхней части стебля сопоставима. У четвертой группы (линии ВИР 253, ВИР 328, ВИР 501 и гибрид SAM 462) отмечено, что так же, как и у растений линии ВИР 171 и ВИР 434, все междоузлия укорочены равномерно по всей длине стебля. Однако, по сравнению с линиями ВИР 171 и ВИР 434, их междоузлия длиннее. И, наконец, у пятой группы растений линии ВИР 500 и гибрида Ex 81 междоузлия в верхней части стебля самые длинные, по сравнению с расположенными ниже междоузлиями (Gavrilova & al., 2000; Яковлева, 2001).

Анатомическое исследование листьев короткостебельных образцов выявило, что в пределах одного вида происходит существенное изменение строения пластинки листа – от дорсовентрального мезофилла к изопалисадному. Можно констатировать, что гены короткостебельности определяют не только морфологический облик растений, но и изменяют внутреннюю структуру листа. Изопалисадное строение листьев у короткостебельных образцов подсолнечника это генетически закрепленный признак, так как у растений линий ВИР 434 и ВИР 501 наблюдается единый план строения листьев, как в Пушкинском филиале ВИР, так и в Краснодарском крае. Короткостебельные образцы подсолнечника растут быстрее, чем сорт Передовик. В результате формируются укороченные побеги, даже при большем числе листьев, характеризующиеся мелкоклеточностью тканей листа и стебля. Можно предположить, что системы генов короткостебельности ускоряют все этапы онтогенеза у этих растений. Известно, что увеличение размера клеток после их деления происходит за счет периода роста клетки растяжением. Следовательно, системы генов, контролирующих этот признак, обеспечивают эффект короткостебельности за счет того, что период роста клеток растяжением у изученных образцов сокращен. Также известно, что рост растяжением стебля происходит благодаря действию фитогормонов гиббереллина и ауксина. Фитогормон гиббереллин влияет также на рост листовой пластинки в длину (Половой, 1989). Возможно, что системы генов короткостебельности, отвечающие за синтез гибберелловой кислоты и ауксина ингибируют их синтез. Этим можно объяснить мелкоклеточность клеток мезофилла и сравнение с сортом Передовик.

Среди всех короткостебельных образцов выделяется линия ВИР 434, которая характеризуется уникальным анатомическим строением. У этой линии ВИР самая мелкоклеточная эпидерма листьев всех типов, клетки мезофилла располагаются плотно, межклетники практически отсутствуют и, как следствие, у листьев этой линии ВИР ухудшается газообмен. Очевидно, для нормализации газообмена у листьев всех типов количество устьиц на 1 мм² возрастает, по сравнению с другими короткостебельными образцами. Одновременно появляется особая структура, способствующая запасанию воздуха, поскольку в стебле есть воздушные полости, а в черешке листьев верхнего типа развита аэренхима.

Таким образом, обнаруженные различия в морфологическом строении побега и анатомическом строении листьев разных типов у короткостебельных линий ВИР и гибридов позволяют предположить, что системы генов короткостебельности у изученных образцов подсолнечника начинают работать на разных этапах онтогенеза.

Полученные данные об особенностях морфологического и анатомического строения растений линий ВИР и гибридов позволяют уточнить и расширить наши представления о природе короткостебельности растений.

Литература

- Бочкарев Н. И. К идиотипу самоопыленных линий подсолнечника // Научн.-техн. бюлл. ВНИИМК. Краснодар, 1995. Вып. 116. С. 16–20.
- Гаврилова В. А. Генетическая изменчивость видов рода *Helianthus* L. и возможности ее использования в селекции: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2003. 31 с.
- Горбаченко Ф. И., Картамышев Е. В., Горбаченко О. Ф. Селекция масличных культур на Дону // Генетика и селекция растений на Дону. Ростов-на-Дону, 2003. Вып. 3. С. 223–241.
- Деревенец В. Н. Создание исходного материала для выведения низкорослых сортов и гибридов подсолнечника интенсивного типа: Автореф. дис. ... кан. с.-х. наук. Краснодар, 1992. 18 с.
- Дьяков А. Б. Идиотип растений и параметры создаваемых гибридов подсолнечника // Масличные культуры. 1985. № 3. С. 30–33.
- Есаев А. Л. Генетический контроль короткостебельности у некоторых инбредных линий культурного подсолнечника: Автореф. дис. ... кан. биол. наук. СПб., 1998. 21 с. Жданов Л. А. О селекции подсолнечника на низкорослость // Докл. ВАСХНИЛ. М., 1964. Вып. 6. С. 7–12.
- Климов С. В. Морфофизиологические особенности короткостебельного подсолнечника *Helianthus annuus* L.: Автореф. дис. ... кан. биол. наук. М., 1979. 23 с.
- Полевой В. В. Физиология растений. М., 1989. 464 с.
- Яковлева Е. А. Морфология побега короткостебельных линий и гибридов подсолнечника коллекции ВИР // Бюлл. ВИР. СПб., 2001. Вып. 240. С. 31–34.
- Feoli C. E., Schneider A. A., Jonhson B. Z. Agronomic performance of dwarf, semidwarf and conventional height sunflower hybrids grown at five plant populations under rainfed conditions // *Helia*. 1993. Vol. 16. № 19. P. 19–30.
- Gavrilova V., Sokolova E., Yakovleva E., Yesaev A. Morphological features of vegetative organs in sunflower lines and different types of genetic control of dwarfness // 15 Int. Sunflower Conference. Toulouse-France, 2000. Vol. 2. P. E129–E133.
- Schneider A. A. Production of semidwarf and dwarf sunflower in the northern Great Plains of the United States // Field crop research. 1992. Vol. 30. P. 391–401.

МОРФОЛОГИЯ КРИПТОПОРОВЫХ И ТРЕХБОРОЗДНО-ОРОВЫХ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ВИДОВ РОДА *TETRACERA* (СЕМ. DILLENIACEAE)

Гаврилова О. А.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Род *Tetracera* – это единственный с пантропическим распространением и единственный, произрастающий в континентальной Африке, род из небольшого (около 10 родов) семейства *Dilleniaceae* монотипного порядка *Dilleniales*. Представители рода, кустарники или лианы, обитают в основном в долинах редко на высоте более 600 м над уровнем моря, в лесах, в кустарниковых зарослях или на открытых пространствах. Род объединяет 44 вида и разделяется на две секции: секция *Akara*, включающая в себя виды Старого Света и секция *Tetracera* с пантропическим распространением. Ранее род *Tetracera* вместе с 4–5 неотропическими родами образовывал трибу *Tetracereae* или, согласно J. Hutchinson (1967), подсемейство *Tetraceroideae*. J. W. Horn (2006) на основе молекулярных данных выделяет подсемейство *Delimoideae*, включающее только один род *Tetracera*, указывая однако, что аналогичных морфологических структурных характеристик для отделения рода нет. Особенностью неотропических видов рода

является строгое наличие мужской двудомности (андродизии), когда на одних растениях обнаруживаются обоеполые цветки, а на других – только мужские. Именно у трех неотропических видов ранее был выявлен пыльцевой диморфизм: К. Kubitzki (1970) описал криптоапертурную пыльцу обоеполых цветков у *T. portobellensis*, W.C. Dickison et al. (1982) считал, что пыльца обоеполых цветков видов *T. Parviflora*, *T. portobellensis* и *T. willdenowiana* безапертурная, тогда как пыльца мужских цветков трехбороздно-оровая.

С помощью светового (СМ) и сканирующего электронного (СЭМ) микроскопов нами изучены пыльцевые зерна (п. з.) из 31 образца (обр.), относящихся к 15 видам рода *Tetracera*. Исследованы следующие виды: из секции *Akara* – *T. boiviniana* Baill. (из Африки), *T. indica* (Houtt. ex Chrism. & Panz.) Merr. (из Азии); из секции *Tetracera* подсекции *volubilis* – *T. alnifolia* Willd. (из Африки, 2 обр.), *T. breyniana* Schlecht. (из Америки), *T. jamaicensis* DC (из Америки, 2 обр.), *T. madagascariensis* Willd. ex Schltdl. (из Африки), *T. oblongata* DC (из Америки, 3 обр.), *T. parviflora* (Rusby) Sleum. (из Америки, 2 обр.), *T. sarmentosa* (L.) Vahl. (из Азии), *T. volubilis* L. (из Америки) ssp. *volubilis* (8 обр.), ssp. *mollis* (2 обр.); из секции *Tetracera* подсекции *willdenowiana* – *T. billanderi* Mart. (из Америки), *T. costata* Mart. ex Eichl. (из Америки, 2 обр.), *T. fagilolia* BL. (из Азии), *T. tigarea* DC (из Америки, 2 обр.), *T. willdenowiana* Steud. (из Америки). С помощью трансмиссионного электронного (ТЭМ) микроскопа нами изучена оболочка п. з. из 4 обр. 3 видов (*T. indica*, *T. jamaicensis*, *T. willdenowiana*).

П. з. большинства исследованных образцов трехбороздно-оровые, у обоеполых цветков видов *T. costata*, *T. jamaicensis*, *T. oblongata*, *T. parviflora*, *T. volubilis*, *T. willdenowiana* обнаружены криптопоровые п. з.

По данным СМ (Рис.1.: 1, 2, 6–8, 11, 12) трехбороздно-оровые п. з. сфероидальные, реже эллипсоидальные, редко сплюсненно-сфероидальные, в очертании с полюса – округлые, реже округло-3-лопастные, с экватора – округлые или овальные, мелкого или среднего размера: полярная ось – 19–30 мкм, экваториальный диаметр 18–32 – мкм. Борозды длинные, часто узкие, оры округлые, чуть выступающие за края борозд, часто очень слабо выраженные. Экзина толщиной 1,2–1,7 мкм, трехслойная, столбиковая, столбики короткие. Скульптура мелкосетчатая, текстура мелкоточечная. Мембрана борозд бугорчатая.

Криптопоровые п. з. (Рис.1.: 3–5, 9, 10, 13–15) сфероидальные, реже эллипсоидальные, в очертании округлые, редко овальные, мелкого или среднего размера: в диаметре 18–31 мкм. Оры в количестве 3–11, слабо выраженные, округлые, 5–6 мкм в диаметре, глобально расположенные. Экзина толщиной 1,1–1,8 мкм, трехслойная, столбиковая, столбики короткие, в области ор чуть заметно утолщение экзины. Скульптура мелко-сетчатая, текстура мелкоточечная.

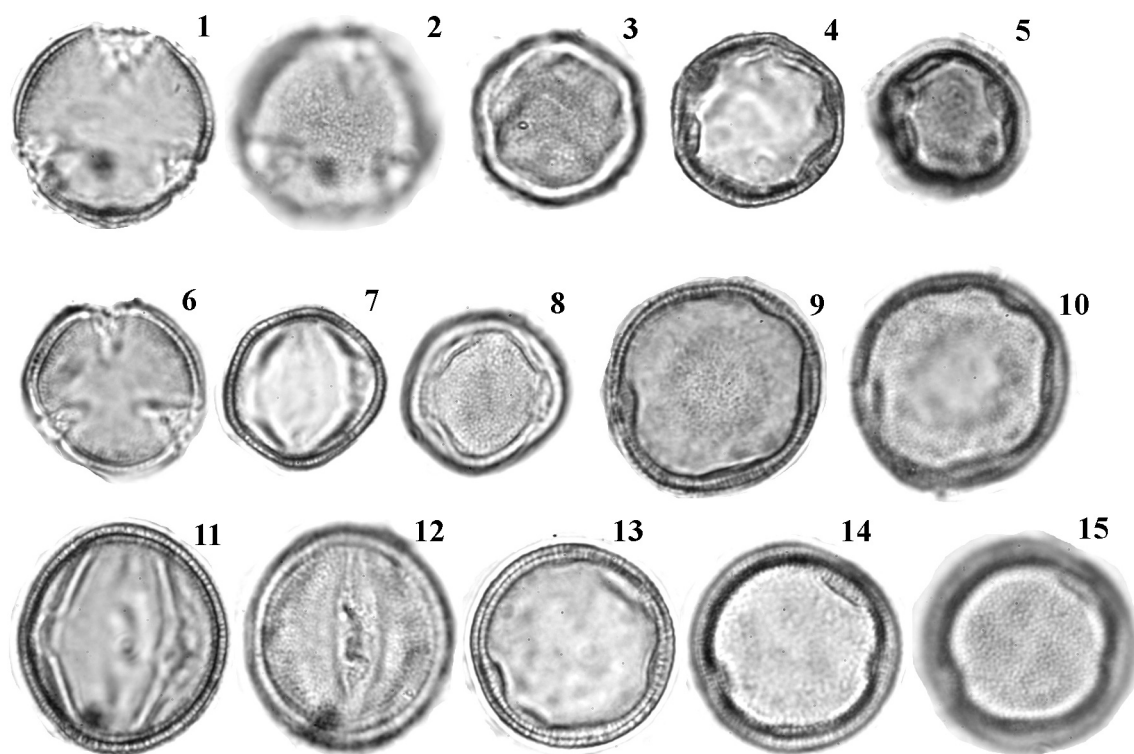


Рис. 1. Микрофотографии п. з. видов рода *Tetracera* (СМ: х 1000):

1 – 5 – *T. costata*, 6 – 10 – *T. oblongata*, 11 – 15 – *T. volubilis*. 1, 2, 6–8, 11, 12 – трехбороздно-оровые п. з.: 1, 2, 6 – вид с полюса, 7, 8, 11, 12 – вид с экватора. 3 – 5, 9, 10, 13 – 15 – общий вид криптопоровых п. з.

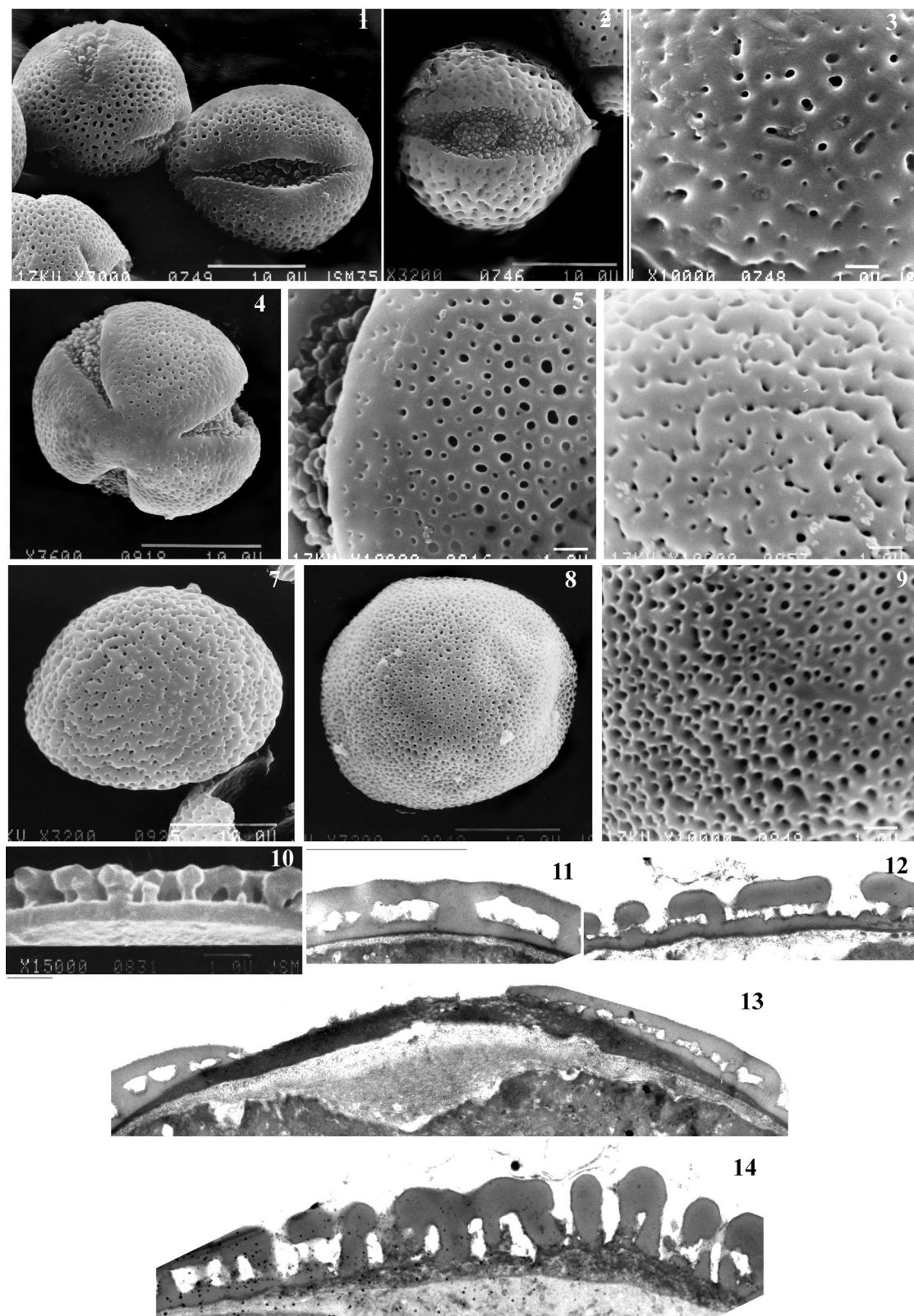


Рис. 2. Микрофотографии п. з. видов рода *Tetracera* (СЭМ: 1 – 10 и ТЭМ x 12 000: 11 – 14):

1 – *T. alnifolia*, 2, 3, 11, 13 – *T. indica*, 4 – 6 – *T. oblongata*, 7, 12, 14 – *T. willdenowiana*, 8, 9 – *T. parviflora*, 10 – *T. jamaicensis*, 1 – 5, 10, 11, 13 – трехбороздно-оровые п. з.: 1 – вид с полюса и с экватора, 2 – вид с экватора, 4 – вид с полюса, 3, 5 – поверхность, 10 – скол оболочки между апертур, 11 – срез оболочки между апертур, 13 – срез апертурного участка оболочки, 6-9, 12, 14 – криптопоровые п. з.: 7, 8 – общий вид, 6, 9 – поверхность, 12 – срез оболочки между апертур, 14 – срез апертурного участка оболочки. Масштабная линейка: 1, 2, 4, 7, 8-10 мкм, 3, 5, 6, 9, 10 – 1 мкм.

При исследовании в СЭМ (Рис.2: 1–10) трехбороздно-оровых п.з. наблюдается микроперфорированная поверхность экзины. На мезокольпие перфорации округлой, овальной, редко неправильной формы менее 0,8 мкм в диаметре расположены на расстоянии 0,2–0,9 мкм друг от друга. Плотность расположения перфорации: 15–30 на 9 мкм². Около борозд поверхность становится почти гладкой (Рис.2: 1, 2, 4, 5), перфорации уменьшаются в диаметре (менее 0,1 мкм), реже располагаются на поверхности. Мембрана борозд бугорчатая.

Криптопоровые п. з. при исследовании в СЭМ выглядят как безапертурные (Рис.2: 6–9), вся поверхность экзины равномерно микроперфорированная. Перфорации округлой, реже удлиненной формы менее 0,5 мкм в диаметре расположены на расстоянии 0,1–0,7 мкм друг от друга. Плотность расположения перфорации главным образом 10–20 на 9 мкм², но иногда составляет 30–38 на 9 мкм². При сравнении поверхностей криптопоровых п. з. с поверхностью мезокольпиема трехбороздно-оровых п. з. того же вида (Рис.2: 5, 6) обнаруживается, что перфорации у кр мельче, поверхность рельефнее.

На сколах оболочек п. з. (СЭМ) видна трехслойная экзина (Рис.2: 10) толщиной 1,0–1,5 мкм. Эндэкина неразличима. Столбики четкие, около 0,5 мкм в диаметре. Покров, столбиковый слой и подстилающий слой (с эндэкиной) примерно равны по толщине, у криптопоровых п.з. иногда столбики оказываются чуть длиннее.

При исследовании срезов оболочек п. з. (ТЭМ) в межапертурных областях наблюдается трехслойная эктэкина (Рис.2: 11, 12) толщиной 1,2–1,7 мкм, покров, столбиковый слой и подстилающий слой примерно равны друг другу по толщине. Эндэкина гомогенная, узкая толщиной не 0,1 более мкм. В области апертур эндэкина у трехбороздно-оровых п. з. (Табл. II: 13) расширяется, расслаивается, достигает 0,5 мкм. в толщину, эктэкина сужается главным образом за счет утоньшения, вблизи апертуры и отсутствия подстилающего слоя, а в непосредственной близости и столбикового слоя, на апертуре эктэкина отсутствует. У криптопоровых п.з. (Рис.2: 14) эктэкина в области апертуры также расширяется, достигает 0,7 мкм в толщину, становится не гомогенной, расслаивается, подстилающий слой эктэкины исчезает, однако столбики немного удлиняются и утолщаются.

Согласно W. Punt et al. (1994) криптоапертурами называются эндоапертуры (апертуры в эндэкине), которые не видны на поверхности. Именно такой тип апертур нами обнаружен у пыльцы обоеполых цветков неотропических видов рода *Tetracera*. Криптоапертуры подробно описаны также у некоторых видов рода *Crameria* (Pozhidaev, 2002) и женских цветков некоторых видов рода *Solanum* (Zavada et al., 1997), но соотношение слоев экзины и местоположение эндоапертуры в толщине экзины у представителей этих видов существенно отличается от таковых у представителей *Tetracera*.

С. А. Furness (2007) отмечала, что безапертурные (включая криптоапертурные) п. з. встречаются у двудольных крайне редко и на основе анализа литературного материала выделила две категории такой пыльцы у двудольных: 1) стерильная (привлекающая насекомых-опылителей?) пыльца связана с диморфизмом п. з. при двудольности (по крайней мере 7 раз обнаружена у различных независимых таксонов), 2) функционирующая (прорастающая) пыльца встречается также у небольшого числа (однако значительно большего, чем 1 категория) таксонов двудольных связана с водным местообитанием, паразитизмом гетеростилией, анемофилией или собрана в поллиниях. Пыльцевой диморфизм у *Tetracera* также оценивался Dickison (1982) как ранняя стадия эволюции перекрестного опыления. Наше исследование показало, что п.з. обоеполых цветков неотропических видов рода *Tetracera* имеют «скрытые» поры (криптоапертуры), которые вероятно выполняют не все функции типичных апертур.

Выражаю благодарность научному сотруднику лаборатории палинологии БИН РАН Григорьевой В.В. за участие в обработке и подготовке материалов пыльцы для изучения с помощью ТЭМ.

Литература

- Dickison W. C., Nowicke J. W., Skvarla J. J. Pollen morphology of the *Dilleniaceae* and *Actinidiaceae* // Amer. J. Bot. 1982. Vol. 69. N 7. P. 1055–1073.
- Furness C. A. Why does some pollen lack apertures? A review of inaperturate pollen in eudicots // Bot. J. Linn. Soc. 2007. Vol. 154. N 4. P. 29–48.
- Horn J. W. *Dilleniaceae* // Kubitzki K. The Families and Genera of Vascular Plants. V.IX. Flowering Plants. Eudicots. *Berberidopsidales, Buxales, Crossomatales*... Berlin, 2006. P. 132–154.
- Hutchinson J. The genera of flowering plants (Angiospermae). Vol. 2. 3 ed. Oxford, 1967. 510 p.
- Kubitzki K. Die gattung *Tetracera* (*Dilleniaceae*) // Mitt. Bot. Staatssamml. München. 1970. Bd. 8. P. 1–98.
- Pozhidaev A.E. Hypothetical way of pollen aperture patterning. 3. A family-based study of *Krameriaceae* // Rev. Palaeobot. Palyn. 2002. Vol. 127. P. 1–23.
- Punt W., Blackmore S., Nilsson S., Le Thomas A. Glossary of pollen and spores terminology. LPP foundation. Utrecht, 1994. 71 p.
- Zavada M.S., Anderson G.J. The wall and aperture development from the dioecious *Solanum appendiculatum*: what is inaperturate pollen? // Grana. 1997. Vol.36. P.129–134.

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКТАРНИКА В ЦВЕТКАХ
ФАКУЛЬТАТИВНО-АПОМИКТИЧЕСКИХ МИКРОВИДОВ ГРУППЫ
ALCHEMILLA VULGARIS L. S. L. (*ROSACEAE*)

Глазунова К.П.

Москва, Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Факультативно-апомиктические восточноевропейские манжетки группы *Alchemilla vulgaris* L. s.l. отличаются сложной системой репродукции с высокой надежностью семеношения. Она включает неполовые и половые способы образования семян, реализующиеся в соцветиях растений в один и тот же сезон репродукции одновременно, но в разные годы в разных частотных соотношениях в зависимости от многих факторов. Традиционно цветки манжетки рассматривали как пример упрощения структуры, обусловленной апомиксисом (Юзепчук, 1941). Мелкие зеленые цветки обладают признаками структурной редукции, на которые ориентируются исследователи при выявлении апомиксиса антиморфологическим методом (Хохлов, Зайцева, Куприянов, 1978). Внимание исследователей было недостаточно посвящено тем адаптивным особенностям цветка манжетки, которые позволяют осуществляться и амфимиктическим процессам, опылению и оплодотворению. Строение и активное функционирование нектарника соответствуют свойствам энтомофильных растений. Представляет интерес анализ структурно-временных преобразований нектарника, как и других частей цветка, обеспечивающих прогамную стадию оплодотворения привлечением насекомых.

Антэкологические наблюдения проведены в 2005-2007 гг. в Московской области на территории Звенигородской биостанции МГУ (Московская область, Одинцовский р-н) во время цветения *A. baltica* G. Sam. ex Juz., *A. micans* Buser, *A. acutiloba* Opiz, *A. sarmatica* Juz., *A. heptagona* Juz. и других распространенных микровидов группы *Alchemilla vulgaris* L. s.l. Для них характерны цветки одного конструктивного типа – обоеполые, тетрамерные, четырехкруговые, безлепестные (Юзепчук, 1941; Тихомиров и др., 1994). Заметим, что и у европейских манжеток из других секций рода (Fröhner, 1995) структура цветка такая же, как и у *A. vulgaris* L. s.l. В этом типе цветка, универсальном для рода, гармонично соотношение частей и при цветении, и при плодоношении (тип конструкции выполняется и при нарушении мерности цветка). Аппендикулярный гипантий цветка в норме образован сросшимися основаниями 4 чашелистиков (ЧШЛ), 4 листочков подчашья (ЛПЧ), нитей 4 тычинок. Бокал гипантия обратно-конический, наверху перегороженный нектарником, ниже которого образуется замкнутая камера для единственного плодолистика. Завязь верхняя. Стилodium выносит рыльце вертикально вверх сквозь отверстие в центре нектарника за пределы камеры. Свободные пластинки ЧШЛ и ЛПЧ звездчато распростерты над бокалом выше уровня нектарного диска.

При наблюдении последовательных стадий функционирования цветка (от бутона до плода) обнаружено, что некоторые его части во времени могут незначительно меняться по цвету, форме и размерам (свободные пластинки ЧШЛ и ЛПЧ), а другие – заметно преобразовываться (бокал гипантия при созревании плода округляется; в разгар цветения нити тычинок могут склоняться к рыльцу, пыльники вскрываются, а позже опадают). Синхронно с тычинками преобразуется и активно функционирует нектарник, что хорошо видно из-за его больших размеров относительно общих размеров цветка. Нектарник немного выпуклый, в очертании в плане квадратный, с отверстием в центре и вогнутыми маленькими выемками в углах, огибающими расширенные основания тычиночных нитей полулунно. По краю центрального отверстия нектарник снабжен длинными прямыми трихомами, перекрывающими диаметр отверстия. Нектарник в бутоне светло-зеленый, матовый. В раскрытом цветке секретирующий нектарник блестящий, зеленовато-желтый или неяркий желтый (медовый) у большинства микровидов, иногда – красный (до малиново-красного у экземпляров *A. hirsuticaulis* H. Lindb., растущих на солнечном месте). По мере созревания плодов нектарник усыхает, приобретает все более темный коричневый колер и форму узкого кольца. Одновременно засыхают и тычиночные нити.

В морфогенезе цветка нектарник появляется в виде валика на внутренней поверхности гипантия вблизи бугорков оформляющихся пыльников. Длина бокала гипантия долго остается меньше длины свободных пластинок ЧШЛ и пыльников. После интеркалярного роста бокала гипантия и тычиночных нитей длина бокала превышает длину свободных пластинок ЧШЛ и ЛПЧ. В направлении центра цветка валик нектарника растет до тех пор, пока диаметр его центрального отверстия остается чуть меньше диаметра завязи плодолистика. Горизонтально расположенные трихомы внутреннего края нектарника ограничивают рост завязи плодолистика вверх, не задерживая стилodium.

Васкулярная анатомия цветка рассмотрена на сериях срезов и на просветленных околоцветниках (*A. baltica*). В гипантий входят 8 проводящих пучков (ПП): 4 крупных ПП, доходящих до верхушек ЧШЛ, а также 4 менее крупных ПП, доходящих до верхушек ЛПЧ (по четырем граням бокала гипантия). Свободные пластинки ЧШЛ и ЛПЧ имеют по 3 ПП (центральный и два боковых), сходящихся на их верхушках. У ЧШЛ центральный ПП практически не ветвится на протяжении всей длины. А у ЛПЧ центральный ПП отделяет вправо и влево ПП, которые идут в правый и левый ЧШЛ, становясь в их пластинках боковыми ПП. От этих правого и левого ПП отходит по одному ПП, которые идут в пластинку исходного ЛПЧ в качестве боковых. Таким

образом, в пластинке каждого ЧШЛ есть свой центральный ПП, правый боковой ПП (от центрального ПП правого ЛПЧ) и левый боковой ПП (от центрального ПП левого ЛПЧ). В итоге, ЧШЛ является составной структурой из трех по-разному иннервируемых частей. В составе же трех ПП каждого ЛПЧ есть центральный ПП ЛПЧ и два боковых ПП, идущих от правого и левого ПП, каждый из которых отходит от центрального ПП ЛПЧ. От центрального ПП каждого ЛПЧ в радиальном направлении к центру цветка отходит один ПП тычинки, от которого берут начало 1 или 2 коротких слабо выраженных пучка нектарника. Проводящие элементы слабо развитых пучков нектарника слепо оканчиваются вблизи железистой ткани нектарника или представлены тонкими тяжами прозенхимных (подобных гидроцитным) клеток в паренхиме гипантия.

Анатомически на продольном срезе цветка (радиальном срезе нектарного диска) сформировавшийся нектарник образован несколькими слоями клеток. Верхний слой состоит из крупных эпидермальных клеток и немногочисленных мелких, немного заглубленных устьичных клеток. На поверхности нектарника видны группы звездчато-расположенных 5–7 крупных вытянутых треугольных клеток, окружающих устьице из 2 мелких клеток. В субэпидермальном слое железистой ткани – мелкие, плотно расположенные секреторные клетки с крупными ядрами. Под ним расположен слой крупных клеток с большими межклетниками, образующими полости под устьичными клетками эпидермального слоя. Нижняя граница нектарника не оконтурена резко, а сливается с клетками паренхимы гипантия (из-за очень крупных межклетников между тяжами из клеток паренхимы эта ткань в нижней половине бокала гипантия напоминает аэренхиму). Сосудистое снабжение нектарника осуществляется слабо развитыми ПП, отходящими от ПП тычинок. Иногда заметны слабые тяжи прозенхимных проводящих клеток, идущих к нектарнику и от центральных ПП ЧШЛ. Конечные прозенхимные клетки пучков заметны под крупноклеточным (т.е., 3-м сверху) слоем нектарника.

В молодом цветке на второй день после раскрытия бутона появляются из устьиц на поверхности диска отдельные капли нектара, которые увеличиваются и вскоре сливаются в сплошной блестящий слой, покрывающий нектарник. Вблизи соцветий с плотными клубочками при массовом нектаровыделении ощущается слабый терпко-медовый запах. Выделение нектара происходит с утра до вечера в любую погоду. Утром, при росе, или после дождя цветок удерживает между ЧШЛ, ЛПЧ и нектарником крупную каплю воды, которая включает в себя и тычинки, и стилодий с рыльцем.

Цветки манжеток привлекают насекомых нектаром и пылью, а визуально – звездчатой формой околоцветника. Зеленый колер цветков светлее, чем листьев, или же имеет желтоватый оттенок. Более 60 видов насекомых, встречающихся на цветках представителей разных секций рода *Alchemilla* (Fröhner, 1995), отмечены для гор и равнин Средней Европы. S. Fröhner (1995) сравнивает манжетки с зонтичными по набору выявленных насекомых. Мы наблюдали на территории ЗБС на цветках разных микровидов *Alchemilla vulgaris* L. s.l. насекомых (жуки сем. Cantharidae и Coccinellidae; перепончатокрылые сем. Tenthredinidae (Athalia sp.), которые или поедали пыльники с пылью или собирали нектар с поверхности нектарного диска.

Основание для заключения о стаминодиальном происхождении нектарника дают связь проводящих элементов нектарника и тычинок, а также особенности морфогенеза и месторасположения нектарника. Высокая изменчивость цветка микровидов *Alchemilla vulgaris* L. s.l. позволяет наблюдать многочисленные структурные аномалии. Ранее было показано, что наименьшую изменчивость в цветке проявляют гинецеи и андроцеи (Глазунова, Нилова, 1994). Нектарник присутствует в цветке постоянно, но очертания его (вид в плане) зависят от мерности цветка (форма равностороннего треугольника в трехмерном цветке, квадрата в тетрамерном, правильного пятиугольника в пентамерном цветке; до восьмиугольного при фасциации двух соседствующих цветков, обычно верхушечных в соцветии; нередки случаи формы разнообразных неправильных многоугольников). Позже нами был обнаружен также аномальный цветок с нектарником, обладающим радиальным швом. Гипантий в этом цветке из 5 чашелистиков, расположенных спирально: пятый чашелистик налегает на первый на половину его ширины; здесь же начинается радиальный шов нектарника, который достигает его центрального отверстия. В этом же цветке 3 листочка подчашия и три тычинки перед ними, 1 плодolistик. В другом цветке мы наблюдали аномалию сопряженного абортирования нектарника и андроцея. Fröhner (1995) обсуждает значение редких находок дополнительных тычинок в цветках средне-европейских манжеток для трактовки эволюции андроцея и нектарника при редукции лепестков.

Нектарники в цветках *A. vulgaris* L. s.l. не представляют признаков, существенных для диагностики микровидов. При гербаризации нектарник темнеет и, высыхая, несколько уменьшается в размерах вместе со всем цветком. На образцах, собранных в период плодоношения, нектарник утрачивает исходные форму и размеры.

Автор благодарит к.б.н. Г.В.Фарафонову (каф. энтомологии биологического ф-та МГУ имени М.В.Ломоносова) за определение насекомых.

Литература

Глазунова К. П., Нилова М. В. Изменчивость и редукция частей цветка у факультативно-апомиктической манжетки (*Alchemilla* L., сем. *Rosaceae*) // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований: Труды международного симпозиума. (Саратов, 21–24 июня 1994г.). Саратов, 1994. С. 36–38.

Тихомиров В. Н., Нотов А. А., Петухова Л. В., Глазунова К. П. Род Манжетка // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. М., 1995. С. 83–118.

Хохлов С. С., Зайцева М. И., Куприянов П. Г. Выявление апомиктических форм во флоре цветковых растений СССР: Программа, методика, результаты / Под ред. С.С. Хохлова. Саратов, 1978. 224 с.

Юзенчук С. В. Манжетка– *Alchemilla* L. // Флора СССР. Т. 10. М.; Л., 1941. С. 308–409.

Fröhner S. *Alchemilla* L. // Hegi G. Illustrierte Flora von Mitteleuropa. 2. Auflag. Berlin; Wien, 1995. Bd. 4. N 2B. S. 13–242.

ТИПЫ АНАТОМИИ ВАЙИЙ ПАПОРОТНИКОВ И ВОЗМОЖНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИХ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ЭВОЛЮЦИИ

Державина Н. М.

Орел, Орловский государственный университет

Исследованы 30 видов папоротников из 9 семейств: *Polypodiaceae*, *Aspleniaceae*, *Woodsiaceae*, *Adiantaceae*, *Dryopteridaceae*, *Synopteridaceae*, *Hymenophyllaceae*, *Parkeriaceae*, *Lomariopsidaceae*. Использована методика анализа фотосинтетического аппарата растений (Мокроносов, 1978). Срезы вайий сделаны по общепринятой методике (Барыкина и др., 2004). Поверхность вайий изучена в сканирующем микроскопе. Толстыми называли вайи толще 340 мкм (по Bigtows, 2001). Использован гистологический обзор вайий, включающий следующие параметры: тип мезофилла, число его слоев; тип вайи в связи с распределением устьиц; тип устьичного аппарата и число устьиц на 1 мм² площади вайи; встречаемость волокон склеренхимы; особенности жилкования; тип черешка и др. Учтены особенности фотосинтетического аппарата и привлечен анализ наиболее ярких функциональных особенностей вайий. На наш взгляд наибольшую адаптивную ценность имеют следующие характеристики вайий: их площадь и толщина, тип мезофилла, сухой вес единицы площади – удельная поверхностная плотность (УППВ), объем 1 клетки, число клеток в единице площади.

В результате исследования и с учетом литературных данных выделены: гидроморфный, гигроморфный, мезоморфный, субсероморфный и субсуккулентный структурные типы анатомии вайий.

Основные структурные типы вайий. I. Гидроморфный тип. Редкий тип. Представлен видами рода *Ceratopteris*. Теневые гидрофиты отличаются: тонкими пластинками вайий – от 107 до 170 мкм, площадью в среднем 122,7 см²; равномерно-губчатым (гомогенным) мезофиллом из 2–4 слоев клеток с крупными межклетниками и воздушными каналами в черешках; амфи- и эпистоматичностью. Нижняя и верхняя эпидерма с однорядными двуклеточными или многоклеточными трихомами. Устьичный аппарат поперечный. Число устьиц на 1 мм² площади вайи от 52 до 64. Устьица сравнительно крупные и возвышаются над покровными клетками. УППВ имеет низкие значения – 100,6 мг/дм². Жилкование стерильных вайий близко к сетчатому, включенные жилки отсутствуют. Фертильные вайи имеют 3–7 параллельных жилок с редкими ареолами. Эпидерма с хлоропластами. Среднее число хлоропластов в одной клетке – 57,5. Черешок полистелический. Вайи гомойогидричные. Механические ткани не развиты.

II. Гигроморфный тип. Широко распространенный тип. Типичный представитель – *Adiantum capillus-veneris*. Пластинки вайий тонкие – 135,5 мкм, площадью до 51,1 см². Мезофилл гомогенный, 2–3-слойный с крупными межклетниками. Вайи гипостоматические, устьица несколько углублены. Устьичный аппарат аномо- и поперечный. Число устьиц на 1 мм² площади вайи до 80. Жилкование открытое, веерно-дихотомическое. Значения УППВ невелики – 106,6 мг/дм². Верхняя и нижняя эпидермы отличаются сравнительно крупными клетками, с хлоропластами. Среднее число хлоропластов у *A. capillus-veneris* – в эпидерме – 78,7, в губчатой ткани – 61,6. Вайи гомойогидричные.

В рамках этого типа отдельно выделен *Hymenophyllaceae*-тип. По анатомическому строению вайи гименофилловых уникальны, такой тип строения не встречается у других папоротников и не свойственен цветковым растениям. Их пластинки состоят из 1 слоя плотно расположенных клеток (в виде исключения – из 2, 3 или 4 слоев) (Сухова, 1978). У них отсутствуют устьица и межклетники. Тип проанализирован на примере *Crepidomanes latealatum*. Вайи этого папоротника трижды – перисторассеченные, небольших размеров, тонкие, пойкилогидричные, с открытым дихотомическим жилкованием. Промежутки между жилками состоят из 1 слоя клеток. Толщина вайий и УППВ минимальны по сравнению с другими типами. Все клетки с хлоропластами (среднее их число в 1 клетке – 49,7), которые занимают апострофное и эпистрофное положение. При обезвоживании они сохраняются и не изменяют цвет (гомойохлорофиты). Черешок моностелический. Механические ткани имеются только в ризомах и черешках.

III. Мезоморфный тип. Наиболее широко представлен. Имеет большой диапазон фенотипической изменчивости. Проанализирован на примере видов из родов *Asplenium*, *Microgramma*, *Polypodium*, *Phyllitis*,

Platycerium. Толщина пластинок более 200 мкм (до 400). УППВ и число клеток в единице площади вайи имеют средние значения по сравнению со II и IV типами. Мезофилл – от гомогенного крупноклеточного до дорсивентрального с более мелкими клетками. Число слоев слабо выраженной палисадной ткани от 2 до 3. Число слоев губчатой паренхимы – 3–7 (10–12). У *Platycerium grande*, *P. coronarium*, *P. andinum* (Straszewski, 1915) дорсивентральность обеспечивают 2 ряда гиподермы и губчатая паренхима. Эпидерма обычно крупноклеточная. Иногда крупные клетки верхней эпидермы похожи на дланевидные. У сциофитов эпидерма с хлоропластами. У *Asplenium nidus* верхняя эпидерма мелкоклеточная с кристаллами оксалата Са (Ogura, 1972). Эти кристаллы есть и в эпидерме *Polypodium vulgare*. Жилки заканчиваются в верхней эпидерме гидатодами (кроме видов рода *Asplenium*). В нижней эпидерме встречаются 2-х клеточные трихомы или вся нижняя поверхность вайий одета густыми защитными трихомами. Вайи гипостоматические. Устьица расположены вровень с покровными клетками или чуть выше них. Устьичные аппараты ставро-, поло-, кополо-, аномо- и диацитные. Среднее число устьиц на 1 мм^2 – 60. Продольные оси устьиц по-разному ориентированы относительно продольной оси перышка и пластинки вайи. Жилкование от открытого дихотомического до близкого к сетчатому. Особенность *A. nidus* – армированность меристел. Межклетники у теневыносливых видов и подустыичные полости небольшие, кроме сциофита *Phyllitis scolopendrium*. Среднее число хлоропластов в клетках от 35 до 60 и более.

IV. Субксероморфный тип. Довольно редкий тип. Проанализирован на примере видов из родов *Pyrrosia*, *Ceterach*, *Lepisorus*, *Aleuritopteris*. Пластины вайий толстые по сравнению с др. типами: от 350–370 мкм до 400 мкм и более 500 мкм. УППВ и число клеток палисадной ткани в единице площади вайи максимальны среди выделенных типов и приближаются к показателям у цветковых ксерофитов. Мезофилл дорсивентральный, столбчатая паренхима 2–3-рядная; губчатая – 4–5-рядная из округлых или овальных клеток с большим числом отростков. Гиподерма из 1–2 слоев живых волокон (*Pyrrosia*). Эпидерма крупноклеточная, нижняя обычно с более крупными клетками. В нижней эпидерме встречаются редкие двуклеточные трихомы, либо густые звездчатые или секреторные трихомы, или клатратные чешуи. Вайи гипостоматические. Устьица расположены вровень с покровными клетками или погружены, или располагаются в углублениях между жилками. Устьичный аппарат пери-, аномо- или полоцитный. Устьица ориентированные, их среднее число – около 100 на 1 мм^2 . У некоторых видов по краю вайи субэпидермально расположены недревесневшие волокна склеренхимы, ориентированные параллельно жилкам и, вероятно, обеспечивающие скручивание вайий при ангидриобиозе. В пределах этого типа встречаются пойкилогидричные папоротники (*Pleopeltis angusta*, *Polypodium hirsutissimum*, *P. squalidum* (Müller, Starnеcker, Winkler, 1981), *P. polypodioides*) (Stuart, 1968). Они могут быстро поглощать воду за счет абсорбирующих чешуй, функциональных аналогов чешуй *Bromeliaceae*. Жилкование как открытое, переходное к закрытому, так и закрытое, с густой сетью ареол; включенные рекуррентные жилки 3–4-го порядка заканчиваются гидатодами. Под центральной жилкой у видов рода *Pyrrosia* и над и под ней у видов рода *Lepisorus* находятся тяжи склеренхимы с одревесневшими оболочками. Клетки эндодермы у многих видов с флобафенами. Межклетники маленькие, выражены в основном в губчатом мезофилле. Подустыичные полости имеются.

V. Субсуккулентный тип. Довольно редкий тип, встречающийся в основном в родах *Antrophyum* (*Vittariaceae*) (Гладкова, 1978), *Pyrrosia*, *Platycerium*, *Lemmaphyllum*, *Microsorium* (*Polypodiaceae*). Среди папоротников отсутствуют высоко специализированные листовые суккуленты типа *Crassulaceae*, *Aizoaceae* с мясистыми цилиндрическими и др. листьями, мощной специализированной водозапасающей паренхимой, высокой водоудерживающей способностью и др. Словом, папоротники являются, по нашему мнению, «листовыми» субсуккулентами или скрытыми суккулентами. Пластины их вайий плоские и самые толстые среди выделенных типов: от 587 мкм до 1500 и 1650 (2000) мкм. УППВ выше, чем у мезофитов, но ниже, чем у субксерофитов и колеблется от 426 до 886 мг/дм². Исключение составляет, пожалуй, только *P. longifolia* (1200 мг/дм²). Число клеток в единице площади вайи в несколько раз меньше, чем у сравниваемых групп. Межклетники и подустыичные полости небольшие. Отношение поверхности клеток к объему (F/V) минимально и коррелирует с размерами клеток, самыми крупными из всех выделенных типов. Мезофилл от гомогенного до дорсивентрального из 6–13 слоев клеток.

Взаимосвязи между структурными типами вайий и возможные направления их структурно-функциональной эволюции. Мы отдаем себе отчет в том, что говорить о тенденциях структурной эволюции растений имеет смысл только для близкородственных таксонов и с учетом специфики их ареалов. Однако для папоротников нам показалось интересным уже само выявление разнообразия структурных типов вайий у видов, освоивших разные экологические ниши. Сопоставление собственных материалов и литературных сведений позволило сделать предварительные наброски возможных направлений структурно-функциональной эволюции папоротников, опираясь на анализ конвергентно сходных признаков.

По-видимому, следует согласиться с мнениями Т. Д. Суровой (1978) и А. Smith'a (1995) о том, что уникальные структуры *Hymenophyllaceae* – результат длительной независимой эволюции. Они, скорее всего, занимают особое место среди структурных типов анатомии вайий и демонстрируют высокий уровень морфологической и экологической специализации при общей сравнительной примитивности этой слепой боковой ветви эволюции равноспоровых папоротников.

Мезофиты имеют равномерно-губчатый или слабо дорсивентральный типы мезофилла и модальные значения объема клеток, превышающие таковые у субксерофитов, но меньшие, чем у скрытых суккулентов. Эта группа характеризуется большими межклетниками и гомойогидричностью. Субксерофиты отличает дорсивентральный тип мезофилла, с четко выраженной палисадной тканью, пикноз и мелкоклеточность (отсюда максимальная УППВ), меньший объем клеток, соответствующих 1 хлоропласту, высокая доля хлоренхимы, дифференцированной на 2–3 ткани (гиподерму, палисадную и губчатую ткани). Особенностью субксерофитов, как и гигрофитов, является тенденция к пойкилогидричности или пойкилогидричность, практически не отраженная в анатомии вайй. Речь идет только о продольных колленхимоподобных утолщениях части клеточных стенок эпидермы и палисадной ткани, выявленных у *Ceterach officinarum* (Rouschal, 1938; цит. по: Oppenheimer & Halevy, 1962). По мнению Р. Новенскамп (1986), пойкилогидричность у видов рода *Pyrrosia* – это реакция на сезонный климат с длительными сухими периодами. Таким образом условия водного стресса эти папоротники переносят не за счет существенного изменения структуры, требующего, вероятно, больших затрат энергии, а «сбегая» от засухи в анабиоз. Считаем оправданным называть папоротники, выносящие длительный (за счет пойкилогидричности) водный дефицит «нетипичными ксерофитами» или субксерофитами.

Становление субсуккулентного структурного типа шло, по-видимому, в основном на базе субксероморфного. Механизм структурной адаптации у скрытых суккулентов, сопровождался и «увеличением числа потенциально обеспечиваемых структурой вариантов метаболизма» (Гамалей, Шийрэвдамба, 1988). Для *P. longifolia*, *P. piloselloides* и др. характерен САМ-тип фотосинтеза. Однако САМ не позволяет эпифитным папоротникам выдерживать длительные периоды засухи, но эффективен в улучшении углеродного и водного баланса при «пульсирующем водоснабжении» (Kluge et al., 1989). Кроме этого, у папоротников с САМ более низкая способность поддерживать гомеостаз водного режима, чем у САМ-растений из истинно аридных условий или САМ-орхидей, растущих в тех же или подобных местообитаниях (Sinclair, 1983; Ong et al., 1986; Kluge et al., 1989). Эти данные служат лишним раз основанием полагать, что папоротники по ряду функциональных и структурных характеристик конвергентно приближаются к типичным для цветковых высоко специализированным ксерофитам-гелиофитам, но не тождественны им.

Вполне возможно, что каждый структурный тип вайй папоротников от мезоморфного до гидроморфного и от мезоморфного, субксероморфного до субсуккулентного возникал как завершение эволюции предыдущего. Свидетельством в пользу этого предположения служит дорсивентральность мезофилла большинства субсуккулентов, подобная дифференцировке мезофилла у субксерофитов, а также существование пойкилогидричных субсуккулентов (*Platyserium madagascariense*, *P. stemaria*), занимающих промежуточное положение между пойкилогидричными субксерофитами и гомойогидричными субсуккулентами. Однако суккулентизация у папоротников могла пройти становление и на основе мезоморфного типа. Об этом свидетельствует структура мезофилла в группе, представленной *Pyrrosia piloselloides*, – гомогенного, недифференцированного, из крупных тонкостенных клеток. По мнению Р. Новенскамп'а (1986) это или особая ветвь эволюции структурных типов в роде *Pyrrosia*, или финальная стадия эволюции в направлении к недифференцированному мезофиллу с водоудерживающей функцией. Поэтому нельзя с определенной долей уверенности утверждать, что у папоротников мезоморфная и субксероморфная (субсуккулентная) линии эволюции напрямую взаимосвязаны, особенно с учетом явлений параллелизма и конвергенции в эволюции.

Литература

- Мокроносов А. Т. Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 5–30.
 Барыкина Р. П., Веселова Т. Д., Девятков А. Г., Джалилова Х. Х., Ильина Г. М., Чубатова Н. В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М., 2004. 312 с.
 Burrows G. E. Comparative anatomy of the photosynthetic organs of 39 xeromorphic species from subhumid new South Wales, Australia // Int. J. Plant Sci. 2001. Vol. 162. N 2. P. 411–430.
 Ogura Y. Comparative anatomy of vegetative organs of the *Pteridophytes*. Berlin, Stuttgart, 1972. 502 p.

АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ ВИДОВ РОДА *QUERCUS* L. (*FAGACEAE* DUMORT.), ОБИТАЮЩИХ НА САХАЛИНЕ И КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВАХ

Еремин В. М., Копанина А. В.

Южно-Сахалинск, Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН

Из 600 видов рода *Quercus* L. на Сахалине и Курильских островах (Кунашир, Итуруп) обитает 3 вида: *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb (дуб монгольский), *Quercus crispula* Blume (дуб курчавенький) и *Quercus dentata* Thunb (дуб зубчатый) (Качалов 1970; Усенко 1984). Названные виды четко различаются по

морфологическим признакам листа и плода. Литературные сведения по анатомии стебля приводятся только для европейских видов (Holdheide 1954, Еремин 1989) причем более подробно исследована древесина, чем кора.

Наличие гибридов между названными видами свидетельствует об их генетической близости, что, несомненно, сказывается на их внутренней структуре. Имея в виду высказанное соображение, мы решили осуществить изучение анатомического строения стебля, которое, как известно на опыте других таксонов, оказалось весьма ценным для решения вопросов о статусе спорных таксонов разного ранга (Еремин 1976, 1994; Лотова 1987; Лотова, Тимонин 2005; Еремин Цырендоржиева 2007; Еремин, Шкуратова 2007).

Материал для исследования собран в 2002–2007 гг. на о-вах Сахалин и Кунашир. От 3-х особей каждого вида отобраны образцы для анатомического анализа, возраст деревьев составляет 50–80 лет. Образцы взяты от приростов текущего и предыдущего годов, в верхней трети ствола и на высоте ствола на 1,3 метра от уровня почвы. Изготовление срезов произведено на санном микротоме с замораживающим столиком. Постоянные препараты приготовлены по общепринятой в анатомии растений методике (Прозина, 1960). Анализ препаратов произведен на оптических микроскопах, измерения параметров осуществляли винтовым окуляр-микрометром МОВ 1–15.

Анализ анатомического строения названных видов рода *Quercus* позволил выявить чрезвычайное сходство в топографическом и гистологическом отношениях. Для молодых стеблей этого рода весьма специфична форма сердцевинки на поперечном срезе – пятилопастная. Структурные различия в ней проявляются в типе слагающих её клеток. У дуба зубчатого она сложена клетками двух типов: толстостенными, слагающими широкую периферическую зону и тонкостенными, слагающими центральную часть сердцевинки. Сердцевина дуба курчавенького – гомогенная, сложенная однотипными клетками с утолщенными, но не очень значительно, оболочками. В клетках сердцевинки дуба монгольского обнаружены монокристаллы оксалата кальция: ромбоиды, октаэды, кубические и призматические. У двух других видов они не обнаружены.

Камбий формирует вторичные ксилему и флоэму более или менее одинаковой ширины по всей границе с сердцевинкой и, следовательно, с очертаниями, повторяющими сердцевину.

Кольцо первичных механических элементов, разделяющее проводящий цилиндр первичной коры, также пятилопастное, гетерогенное т.к. сложено группами волокон и склереидами между ними, образующимися из клеток паренхимы первичной коры. Около групп волокон и склереид размещены многочисленные монокристаллы оксалата кальция (кубические и мелко-призматические).

Паренхима первичной коры в виде кольцевой полосы неодинаковой ширины: в 2–3 раза она шире в зоне между колленхимой и вершинами лопастей стебля. Таким образом, по внешней границе первичной коры стебель на поперечном срезе уже имеет форму более или менее правильной дуги. Первичная кора гетерогенная у всех видов, сложена более мелкими хлорофиллоносными клетками, и более крупным -таниноносными, расположенными довольно плотно. Часть клеток содержит друзы оксалата кальция.

По периферии паренхимы первичной коры располагается 2–3-слойная колленхима, плотно сложенная округлыми в поперечном сечении клетками. У дуба курчавенького группы из 2–3 клеток имеют утолщенные до полной потери просвета стенки, которые лигнифицируются, превращая эти клетки в склереиды. Кроме них у этого вида склерифицируется и часть клеток паренхимы первичной коры, чего не наблюдается у других видов.

Перидерма, охватывающая живые ткани стебля, плотно сложена сильно уплощенными клетками феллемы, феллогеном и феллодермой. Оболочки клеток феллемы светлые, равномерной толщины, их радиальный размер в 3–5 раз меньше тангентального. В однолетних стеблях наружным слоем является однослойная эпидерма, которая сложена квадратными, прямоугольными, овальными клетками, отмирающими после появления феллемы. Хорошо развит слой кутикулы. Отличительной чертой эпидермы дуба зубчатого является наличие трихом: в виде пучков с толстостенными лигнифицированными стенками. У других видов трихом нет.

Для вторичной флоэмы исследованных видов характерно развитие вторичных волокон, располагающихся прерывистыми тангентальными полосами и группами склерод. Области механических элементов окружены кристаллоносной паренхимой. Волокна образуются уже на первом году формирования стебля. Склереиды формируются в результате склерификации клеток аксиальной и лучевой паренхимы. Группы склереид – округлые на поперечном срезе и линзовидные на продольных. Степень склерификации выше в 3–4 раза у дуба курчавенького, чем у других видов. В аксиальной паренхиме формируются друзы. Древесина кольцесосудистая, но у дуба курчавенького крупные сосуды в весенней древесине расположены в 2 кольца, у других – в 1 кольцо. Довольно обильна аксиальная паренхима, располагающаяся извилистыми полосами около сосудов. В сосудах развиваются тиллы.

Сердцевинные лучи, как флоэмные, так и древесинные – гетероцеллюлярные, широкие (многорядные) и узкие (1–2 рядные), но преобладают узкие. Плотность лучей варьирует от 3 до 30 клеток (у узких лучей). В средней части ствола число лучей на 1 мм² тангентального среза самое большое число у дуба курчавенького – 100 шт., у зубчатого – 60 шт. и самое меньшее – 40 шт. у монгольского. В древесине преобладают толстостенный либриформ членики сосудов от 100 до 300 мкм длиной, перфорация простая, межсосудистая поровость очередная.

Таким образом, несмотря на значительное сходство в анатомии стебля, исследованные виды существенно различаются и их таксономическая самостоятельность не вызывает сомнения.

Литература

- Еремин В. М. Анатомия однолетних стеблей некоторых стеблей дуба. М., 1989. 13 с. Деп. в ВИНТИ 25.04.89, № 2706-И 89.
- Еремин В. М. Анатомия коры видов *Picea* Советского Союза // Бот. журн. 1976. Т. 61. № 5. С. 700–709.
- Еремин В. М. Сравнительная анатомия коры сосновых. М., 1994. 283 с. Деп. в ВИНТИ 29.03.94. № 768-В 94.
- Еремин В. М., Цырендоржиева О. Ж. Сравнительная анатомия стебля лиан Сахалина и Курил. Южно-Сахалинск, 2007. 172 с.
- Еремин В. М., Шкуратова О. Н. Сравнительная анатомия коры ивовых. Брест, 2007. 196 с.
- Качалов А. А. Деревья и кустарники. М., 1970. 406 с.
- Лотова Л. И. Анатомия коры хвойных. М., 1987. 150 с.
- Лотова Л. И., Тимонин А. К. Анатомия коры розоцветных: разнообразие, эволюция, таксономическое значения. М., 2005. 264 с.
- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.
- Усенко Н. В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. Хабаровск, 1984. 266 с.
- Holdheide W. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden // Handbuch der Mikroskopie in der Technik. Frankfurt am Main, 1951. Bd. V, Hf. 1, S. 193–367.

СЕКРЕТОРНЫЕ ТКАНИ ГИНЕЦЕЯ *STRATIOTES ALOIDES* L. (*HYDROCHARITACEAE* JUSS.)

Ефремов А. Н.

Омск, Омский государственный педагогический университет

Hydrocharitaceae отличаются достаточно высокой гетеробатмичностью, что во многом обусловлено базальным положением данного таксона в системе *Magnoliophyta* (Angiosperm..., 2006). В пределах семейства наблюдается тенденция к редукции (гидрофильная линия филогенеза) и олигомеризации базовых структур.

Такого рода морфологическая лабильность свойственна и гинцею *Hydrocharitaceae*. До 1930-х гинцей *Hydrocharitaceae* рассматривали как синкарпный и одногнездный с рассеянной париетальной плацентацией. Этого представления придерживались Р. Rohrbach (1871), Р. Ascherson, М. Gürke (1889), N. Svedelius (1904) и Н. М. Cunningham (1912) (цит. по: Serbanescu-Jitariu, 1972). В 1931 W. Troll в первом всестороннем обзоре гинцея *Hydrocharitaceae* определил его как апокарпный с рассеянной париетальной плацентацией (цит. по: Kaul, 1968). А. Л. Тахтаджян (1966) склонен рассматривать гинцей *Hydrocharitaceae* как паракарпный, со свободными или сросшимися в столбик стилодиями. Позднее R. B. Kaul (1968) показал достаточно широкий морфологический размах структуры гинцея в пределах семейства. G. Serbanescu-Jitariu (1972) определяет гинцей *Stratiotes aloides* L. как явно синкарпный. Полученные нами совместно с А. Степановой (Гомельский государственный университет, Республика Беларусь) первичные данные позволяют типизировать гинцей *S. aloides* в концепции W. Leinfellner (1950) как синкарпный.

Существенный интерес представляют секреторные ткани гинцея *S. aloides*, типичные для большинства близкородственных таксонов. У *S. aloides* они представлены экзогенными структурами (папиллы рыльца) и эндогенными диффузными структурными образованиями (лизигенные идиообласты паренхимы). Несмотря на морфологическое разнообразие, данные ткани объединены общей функцией – секрецией образующихся метаболитов.

Материалом для исследования послужили сборы автора, проведенные в пойменных водоемах р.р. Иртыш, Ишим и Омь на территории Омской, Новосибирской и Тюменской областей. Морфологический анализ проведен на нативном и фиксированном в FAA или 70% этаноле материале. При изготовлении постоянных и временных препаратов использованы традиционные методы (Барыкина с соавт., 2004). Фотографии выполнены с помощью фотокамеры «Hirezolution Color CCD-camera» и «Casio Exilim EX-Z40». Статистическая обработка осуществлена средствами пакета Statistica 6.0. Выполнялись следующие операции анализа данных: описательная, проверка на нормальность коэффициентом асимметрии, для оценки параметрических данных использовался t-критерий Стьюдента.

Экзогенные секреторные ткани гинцея *S. aloides* локализованы во внутренней и боковой поверхностях рылец и представлены одноклеточными папиллами, характерными для большинства *Monocotylidones* (Igersheim et al., 2001). Длина папиллы равна $115,97 \pm 29,56$ мкм, ширина проксимального участка $39,16 \pm 2,34$ мкм, дистального – $28,50 \pm 1,05$ мкм (Рис. 1а). Одноклеточные папиллы активно секретируют экссудат, содержащий мукополисахариды и аминокислоты (доказано окраской с CuSO_4 по М. Н. Прозиной (1960) и с нингидрином по Р. П. Барыкиной с соавт. (2004)) и, вероятно, другие питательные вещества. Выделяемый слизистый секрет способствует задержке пыльцевого зерна на поверхности рыльца, создает благоприятные условия для его прорастания, что в целом имеет значительный аллогамный эффект.

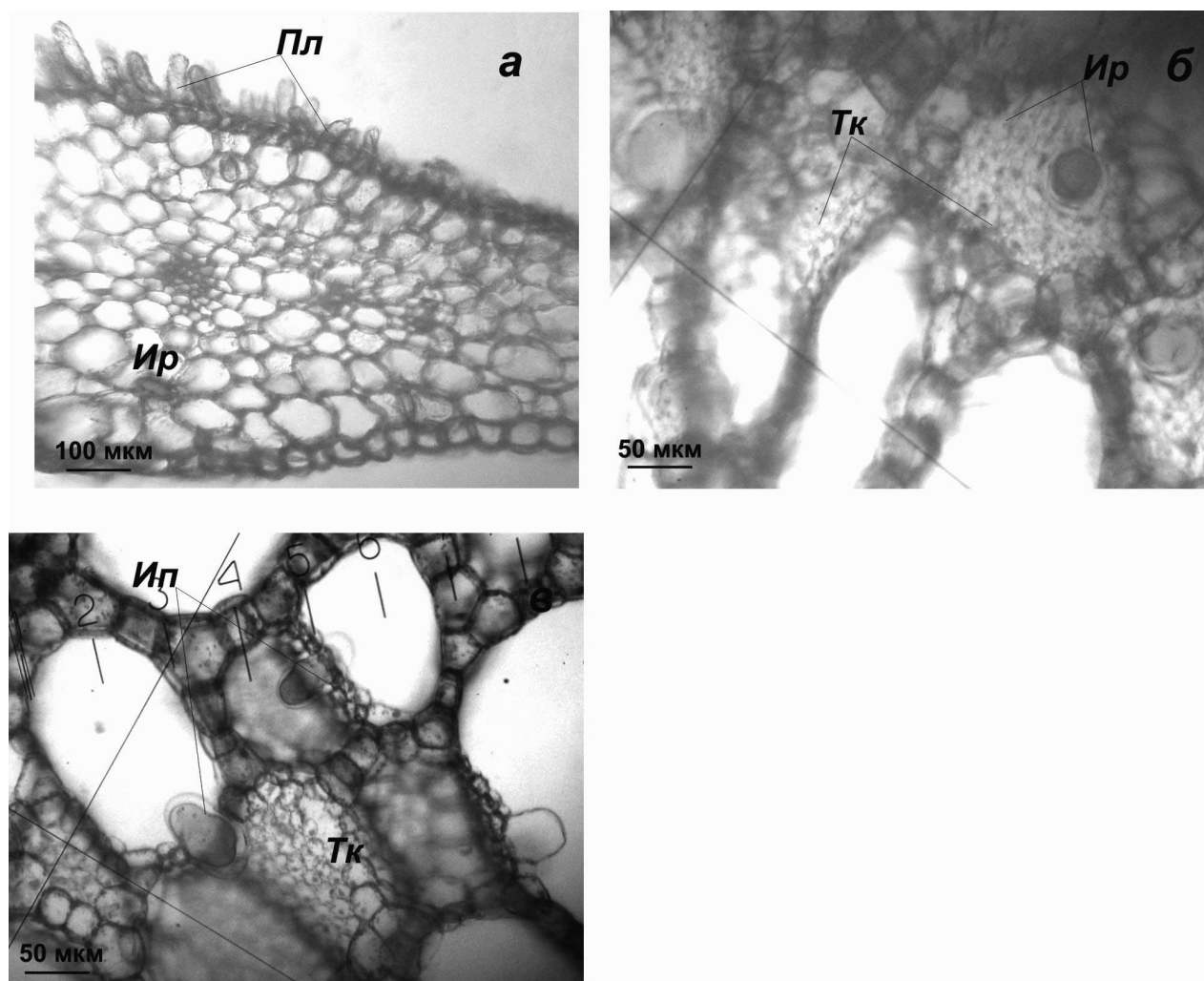


Рис. 1. Секреторные ткани гинецея *S. aloides*:

а – папиллы рыльца; *б* – ранние формы лизигенных идиобластов; *в* – поздние формы лизигенных идиобластов. Условные обозначения: *Ир* – ранние формы идиобластов; *Ип* – поздние формы идиобластов; *Пл* – папиллы; *Тк* – трофофорные клетки

Эндогенные секреторные ткани имеют диффузный характер и чрезвычайно широкую локализацию. Такого рода образования распространены не только в пределах гинецея, но встречаются практически во всех вегетативных и генеративных органах (Cook, Urmi-König, 1983; Ефремов, 2006). Секреторные идиобласты заполнены желто-бурым содержимым. На ранних стадиях развития идиобласт изодиаметрический (далее – ранний идиобласт), окружен группой мелких паренхимных сателлитных (трофофорных) клеток (Рис. 1б). По мере роста идиобласт становится анизодиаметрическим – это стадия позднего идиобласта. Поздние идиобласты, как и ранние, имеют сильно утолщенную нелигнифицированную клеточную оболочку (Рис. 1в). Однако в отличие от ранних, поздние формы практически лишены сателлитной паренхимы (Efremov, 2007).

Внутренняя полость гинецея *S. aloides*, как у многих других базальных *Liliopsida* (Igersheim et al., 2001), заполнена слизистым секретом, которого особенно много в завязи. Проведенный гистохимический анализ экссудата завязи (окраска с CuSO_4 по М. Н. Прозиной (1952), позволил типизировать его как слизь, с небольшим количеством аминокислот (реакция с нингидрином – по Р. П. Барыкиной, 2004). Более тонкий качественный гистохимический анализ показал, что слизь имеет пектиновую природу (реакция с $(\text{CH}_3\text{COO})_2\text{Pb}$ и раствором Люголя, метиленовым синим, нейтральным красным – по Р. П. Барыкиной, 2004).

Секрет продуцируют лизигенные идиобласты, которые с достаточно высокой частотой встречаются в различных участках гинецея и в небольших количествах практически во всех частях цветка, располагаясь диффузно или небольшими группами. Лизигенные идиобласты полифункциональны, наряду с секрецией они также выполняют функцию осмофоров (подтверждено окраской нейтральным красным на натурном материале) (Cook, Urmi-König, 1983).

В слабодифференцированной паренхиме асимпликатной зоны синкарпного гинецея идиобласты немногочисленны ($3,79 \pm 1,12$ экз./мм²) и представлены преимущественно ранними формами. Вероятно, экссудат лизигенных идиобластов данной зоны наряду с экссудатом, продуцируемым папиллами, участвует в ослизнении поверхности лопастей рыльца.

В пределах гемисимпликатной зоны гинецея диффузно распределены как ранние ($45,06 \pm 7,69$ мкм в диаметре), так и поздние формы ($75,53 \pm 6,58$ мкм – большой диаметр, $40,89 \pm 4,09$ мкм – малый диаметр) идиобластов. Их количество варибельно и достигает максимума в наружных слоях паренхимы. В среднем в пределах паренхимы гемисимпликатной зоны количество лизигенных идиобластов равно $2,59 \pm 0,72$ экз./мм² (Рис. 2). Идиобласты паренхимы внутренних проектирующих стенок карпель мельче – $18,86 \pm 3,74$ мкм в диаметре, малочисленны – $0,92 \pm 0,24$ экз./мм².

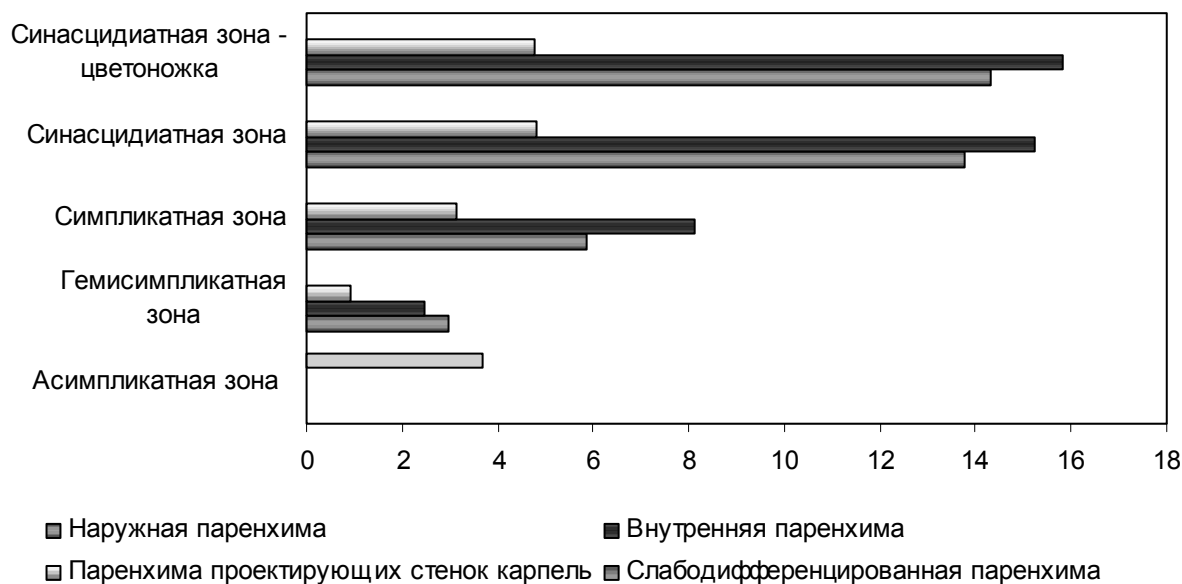


Рис. 2. Топологическая приуроченность секреторных идиобластов гинецея *S. aloides*

В пределах симпликатной зоны идиобласты представлены преимущественно ранними формами с диаметром $33,08 \pm 3,51$ мкм, что меньше, чем для ранних идиобластов других зон. Среднее количество идиобластов паренхимы симпликатной зоны составляет $7,76 \pm 1,87$ экз./мм², наиболее многочисленны идиобласты внутренних слоев паренхимы. Идиобласты внутренних проектирующих стенок карпель также достаточно многочисленны – $3,06 \pm 0,62$ экз./мм², и имеют $12,34 \pm 2,54$ мкм в диаметре.

Среди идиобластов синасцидиатной зоны с достаточно высокой частотой встречаются как ранние ($53,18 \pm 6,13$ мкм в диаметре), так и поздние формы ($82,10 \pm 4,13$ мкм – большой диаметр, $42,16 \pm 3,17$ мкм – малый диаметр), в среднем их количество равно $14,59 \pm 2,16$ экз./мм². Большая часть идиобластов локализована в пределах внутренних слоев паренхимы. Идиобласты паренхимы внутренних проектирующих стенок карпель достаточно многочисленны – $3,60 \pm 1,02$ экз./мм², и представлены исключительно ранними формами ($8,41 \pm 2,64$ мкм в диаметре).

В зоне перехода синасцидиатной зоны синкарпного гинецея в цветоножку среднее количество идиобластов равно $15,43 \pm 3,62$ экз./мм², с достаточно высокой частотой встречаются как ранние ($56,23 \pm 7,87$ мкм в диаметре), так и поздние формы ($82,10 \pm 4,13$ мкм – большой диаметр, $42,16 \pm 3,17$ мкм – малый диаметр). В пределах паренхимы проектирующих внутренних стенок карпель встречаются исключительно ранние формы ($8,76 \pm 2,37$ мкм в диаметре) в количестве – $3,96 \pm 1,18$ экз./мм².

Секреторные ткани гинецея *S. aloides* образуют единый диффузный гистологический комплекс. Количество лизигенных идиобластов закономерно уменьшается от проксимального к дистальному участку гинецея (Рис. 2), что коррелирует с интенсивностью секреции экссудата, представляющего собой пектиновую слизь с небольшим количеством аминокислот. В пределах проектирующих стенок карпель количество идиобластов остается относительно постоянным (за исключением гемисимпликатной зоны), при этом идиобласты представлены преимущественно ранними формами. В пределах каждой из зон синкарпного гинецея наблюдается некоторая топологическая приуроченность форм идиобластов: поздние идиобласты расположены главным образом в наружной паренхиме, в то время как ранние формы приурочены к внутренним слоям паренхимы и паренхиме внутренних проектирующих стенок карпель. Наряду с секреторной

функцией лизигенные идиобласты выполняют функции балластировочных вместилищ и осмофоров. Экссудат, выделяемый лизигенными идиобластами паренхимы гинецея и папиллами рыльца, создает внутреннюю среду, благоприятную для опыления, прорастания пыльцевого зерна, оплодотворения и развития семязачатка.

Литература

- Барыкина Р. П., Веселова Т. Д. и др. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М., 2004. 312 с.
- Ефремов А. Н. Структурно-функциональная лабильность андроеца *Stratiotes aloides* Linnaeus (*Hydrocharitaceae* L. de Jussieu) в связи с проблемой относительной двудомности // Материалы международной научно-практической конференции «Молодые исследователи – ботанической науке 2006», 21-22 сентября 2006. Гомель, 2006. С. 49–53.
- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 205 с.
- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М. –Л., 1966. С. 461.
- Angiosperm Phylogeny Website. Version 7. 2006. www.mobot.org
- Ефремов А. Н. Gynaecium lysegenicous idioblasts of *Stratiotes aloides* L. (*Hydrocharitaceae* Juss.) // Proceedings of the III International Young scientists conference «Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution» (Odessa, 15–18 May, 2007). Odessa, 2007. P. 20–21.
- Cook C. D. K., Urmi-König K. A revision of the genus *Stratiotes* (*Hydrocharitaceae*) // Aquat. Bot. 1983. Vol. 16. P. 213–249.
- Igersheim A., Buzgo M., Endress P. K. Gynoecium diversity and systematics in basal monocots // Bot. J. Linn. Soc. 2001. Vol. 136. Is. 1. P. 1–65.
- Kaul R. B. Floral morphology and phylogeny in the *Hydrocharitaceae* // Phytomorphology. 1968. Vol. 18. P. 13–35.
- Leinfellner W. Der Bauplan des synkarpen Gynözemus. Österr. Bot. Zeitschr. 1950. Bd. 97. Hf. 3–5. S. 403–436.
- Serbanescu-Jitariu G. Contributions a la connaissance du fruit et de la germination de quelques representants da la famille des *Hydrocharitaceae* // Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de l'Afrique du Nord. Alger. T. 63. Fasc. 1–2. 1972. P. 19–28.

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *POLYGALA* L., ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА

Жемчугова И. В., Галкин М. А.

Пятигорск, Пятигорская государственная фармацевтическая академия

На территории Кавказа виды рода *Polygala* встречаются рассеянно: на каменистых склонах, главным образом в полосе развития аридной растительности, в среднем поясе, субальпийском и альпийском до 2600 м; фрагментарно в низменностях (Галушко, 1980).

В рамках изученных видов рода *Polygala* (*Polygala alata* Galushko, *P. albovii* Kem.-Nat., *P. alpicola* Rupr., *P. caucasica* L., *P. sophiae* Kem.-Nat.) (Тахтаджян, 1987), выделяются следующие категории жизненных форм: травянистые многолетние растения – *P. alata*, *P. caucasica*, *P. sophiae*; однолетние – *P. albovii* и *P. alpicola*. Размеры побега от 8 см у *P. alpicola* до 50 см *P. albovii*.

Тонкий маловетвистый корень развивает многочисленные приподнимающиеся стебли, из-за чего растение имеет кустистый вид.

Стебли от голых как у *P. sophiae* до коротко-прижато-пушистых, как у *P. alata*.

Листья очередные, без прилистников, нижние – эллиптические, остальные – ланцетовидно-линейной формы; длиной от одного от 3,5 см и шириной от 1 до 9 мм.

Цветки обоеполые, зигоморфные. Соцветие ботриоидное, густая кисть со значительным числом цветков. Плод – двухгнездная коробочка, сплюснутая со стороны швов и по краю крылатая (Комаров, 1962).

Род *P.* достаточно труден для систематической обработки. Эта особенность данного рода была отмечена С.Р. Майоровым (1998): «Как это ни удивительно, до сих пор определение истоков сопряжено со значительными трудностями. Истоки, яркие, нарядные и выразительные в природе, после сушки изменяют и теряют цвет, который, является важным диагностическим признаком. У всех видов встречаются альбиносные формы, с цветками бледно-розовыми, бледно-синими или белыми, у которых цветки несколько меньше». Сложная генотипическая структура, отчасти обусловленная гибридными процессами, приводит к тому, что некоторые виды истоков отличаются друг от друга очень тонкими, трудноуловимыми признаками. Для некоторых видов характерна неустойчивость морфотипа. Морфологические признаки, используемые для определения видов, не всегда являются стабильными. Таким образом, выявляется недостаточность тех признаков, которые используются в систематике рода в настоящее время. Характерные для таксонов особенности анатомического строения вегетативных органов для целей систематики практически не используются, так как сведения по этому вопросу крайне скудны и отрывочны.

В связи с этим, целью нашего исследования явилось сравнительное изучение анатомии вегетативных органов северокавказских видов рода *Polygala*.

Нами были получены следующие результаты:

– устьица дорзовентрального амфистоматического листа аномоцитного типа: СОБСТВЕННО эпидермальные клетки, в количестве четырех, окружают замыкающие клетки устьиц. Клетки нижней эпидермы более мелкие и их антиклинальные стенки более извилистые.

– слабо опушена лишь верхняя эпидерма: одноклеточные трихомы характерны для *P. alata* и *P. caucasica*; двуклеточные трихомы для *P. albobii* и *P. alpicola*. Лист голый у *P. sophiae*.

Изучение стебля по всей длине позволило установить следующие тенденции:

1. Изменение конфигурации стебля в направлении от верхней части к нижней. В верхней части стебель гранистый, в нижней приобретает цилиндрическую форму.

2. Увеличение объема полости в направлении от верхней части стебля к нижней, в результате разрушения центральных клеток сердцевин, произошедшем в связи с некоррелированным ростом тканей цилиндра и коровой части.

3. Непучковый тип проводящей системы сохраняется по всему протяжению стебля.

Ксилема у *P. albobii* и *P. sophiae* состоит из слабодревесневших, толстостенных элементов, расположенных короткими радиальными рядами. Трахеальные участки разделены многочисленными сердцевинными лучами со скудной лучевой паренхимой.

У видов *P. caucasica* и *P. alpicola* ксилема состоит из плотно сомкнутых трахеид и незначительного количества неравновеликих в диаметре трахей.

Эпидерма стебля *P. caucasica* и *P. sophiae* слабо опушена одноклеточными крючкообразными трихомами с поверхностью, покрытой сосочковидными выростами. У *P. albobii* трихомы прямые и гладко крючкообразные. Стебель *P. alpicola* голый.

Важным диагностическим признаком служит количественная характеристика залегания клеток периферической склеренхимы, представленной неодревесневшими крупными волокнами овальной формы: у *P. sophiae* они образуют отдельные пучки из 3–4 прозенхимных клеток, а у *P. caucasica* – сплошное двурядное кольцо.

Поперечный срез главного корня выполнен в зоне проведения, где он имеет типичное вторичное строение: снаружи мощная перидерма и цилиндр в центре. Характерно отсутствие волокон склеренхимы в периферической зоне. В состав ксилемы видов *P. alata*, *P. albobii* и *P. sophiae*, наряду с трахеальными элементами, входит также древесная паренхима. У *P. alpicola* и *P. caucasica* ксилема составлена правильными рядами трахеид, среди которых рассеяны трахеи. Во вторичной флоэме *P. albobii* были обнаружены вместилища три-терпеновых сапонинов лизигенного происхождения.

Выявленные микроморфологические признаки, а также их изменчивость, имеют видовое значение.

Предполагается, что определяющими признаками для диагностики видов будут изменения тяжей периферической склеренхимы, коровой паренхимы, устьичного энцикла и строения трихом эпидермы листьев. На поиск и сравнение этих микроморфологических признаков мы будем ориентироваться при дальнейшем исследовании северокавказских видов рода *Polygala*. Результаты покажут сходства и различия в рамках изучаемого рода.

Литература

- Галушко А. И. Флора Северного Кавказа //Определитель. Р., 1980. С. 191–193.
 Комаров В. Л. Флора СССР. М. –Л., 1962. Т. 14. С. 246–248.
 Майоров Р. С. Истоцы (*Polygala* L., *Polygalaceae*) во флоре Восточной Европы.//Некоторые комментарии. <http://herba.msu.ru/journals/Herba/10/>. 30.08.1998.
 Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. С. 172–176.

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ *ALCHEMILLA GRACILIS* ORIZ В ЭКОЛОГИЧЕСКИ КОНТРАСТНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ

Жукова О.В., Загайнова Е.С., Глотов Н.В.

Йошкар-Ола, Марийский государственный университет

Агамно-половой комплекс *Alchemilla* L.s.l. (Глазунова, 1977) представлен множеством апогамных видов (агамосpecies) (Тихомиров, 2001), или микровидов (Грант, 1984). Манжетка – моноподиально-розеточный, короткостебельный травянистый поликарпик с плагитропным эпигеогенным корневищем, гемикриптофит (Тихомиров и др., 1995). Изучение изменчивости агамно-половых комплексов имеет большое теоретическое значение, так как является составной частью актуальной проблемы систематики апомиктов (Тихомиров, 1969). Листовые пластинки растений чрезвычайно разнообразны по форме и строению, поэтому их используют для характеристики внутри- и межвидовой изменчивости. Существуют два основных фактора,

задающих конкретный облик листа: структурный и геометрический (Корона, Дубровная, 2001). Количественные методы в данном случае значительно ограничены, т.е. возможна только косвенная оценка разнообразия формы. Метод геометрической морфометрии – подход, нацеленный на исследование разнообразия морфологических объектов, т.е. на выявление различий по форме как таковой (Павлинов, 2000).

Цель настоящей работы – сравнить форму листовой пластинки микровида *A. gracilis* Opiz разных онтогенетических состояний генеративного периода в экологически контрастных местообитаниях методом геометрической морфометрии.

В работе использован гербарный материал, собранный в экологически контрастных местообитаниях на территории Горномарийского района Республики Марий Эл в окрестностях д. Паулкино в июне 2002 года. Местообитания располагаются на склонах северной экспозиции на расстоянии 5 км друг от друга в разных направлениях от деревни: первое находится в западном направлении в 12 м от реки Сундырь (далее Гр1), второе – в восточном направлении в 5 м от ручья (далее Гр2). Почвы в обоих местообитаниях легкосуглинистые. Гр2 затеняется кронами деревьев. Степень сходства видового состава высших растений Гр1 и Гр2 по коэффициенту общности Жаккара (35,9%) незначительна. Оценка геоботанических описаний по шкалам Л.Г. Раменского (1956) и Д.Н. Цыганова (1983) показала, что в обоих местообитаниях довольно богатые, переменное обеспеченно увлажненные почвы, слабое влияние выпаса, сенокосная стадия. Однако, Гр1 характеризуется сухолуговым увлажнением и слабой аллювиальностью, Гр2 – влажнолуговым увлажнением и очень слабой аллювиальностью (Кодочигова, Парастаева, 2004).

Гербарный материал представлен листовыми пластинками однорозеточных растений *A. gracilis* всех онтогенетических состояний генеративного периода из Гр1 и Гр2. Во всех онтогенетических состояниях генеративного периода растения из разных местообитаний резко различаются по морфометрическим признакам вегетативной сферы и не различаются или слабо различаются по морфометрическим признакам генеративной сферы. Наименьшие размеры листовой пластинки *A. gracilis* в Гр1 во всех онтогенетических состояниях, наибольшими размерами характеризуются листовые пластинки из Гр2, где влажно-луговое увлажнение. Максимальные размеры листовых пластинок в обоих местообитаниях в g_2 онтогенетическом состоянии. Размеры листовой пластинки отражают мощность развития растений. Поэтому можно сказать, что мощность растений в Гр1 наименьшая (Кодочигова, Парастаева, 2004).

Показатели флуктуирующей асимметрии (ФА) листовых пластинок разных онтогенетических состояний генеративного периода в пределах одного местообитания не различаются. Показатели ФА листовых пластинок в Гр1 и Гр2 различаются статистически высоко значимо. Наибольший показатель ФА листа наблюдается в Гр1 (0,032), которое является, по-видимому, менее благоприятным для развития растений *A. gracilis*, в Гр2 показатель несколько ниже (0,025) (Кодочигова и др., 2005).

162 хорошо сохранившиеся листовые пластинки (по 27 всех онтогенетических состояний генеративного периода), которые ранее уже были проанализированы в ходе изучения изменчивости морфометрических признаков и показателя ФА, были отсканированы. Последующая работа проводилась с изображениями листовых пластинок в пакете компьютерных программ TPS (метод тонких пластин) и APS (метод анализа главных компонент) (Павлинов, Микешина, 2002).

Первоначально провели анализ формы листовой пластинки в экологически контрастных местообитаниях на примере *A. gracilis* g_3 онтогенетического состояния путем расстановки меток 4 способами на 7 лопастях (Рис. 1). 1-й способ заключается в расстановке 28 меток; 2-й способ – также 28 меток, но положение точек выглядит несколько иначе; 3-й способ – 42 меток, 4-й способ – 16 меток. Независимо от числа и метода расстановки меток на 7 лопастях различия формы листовой пластинки *A. gracilis* из экологически контрастных местообитаний не выявлены.

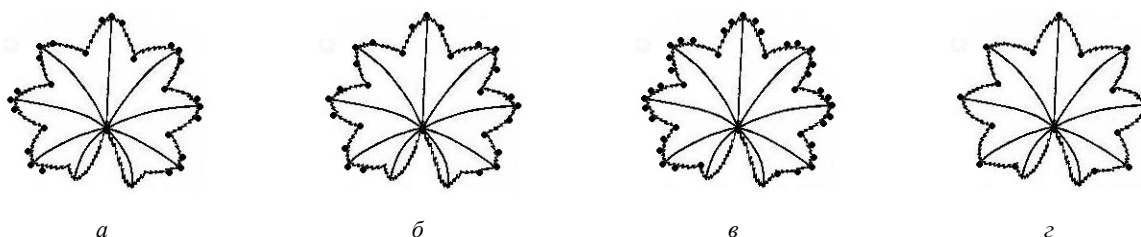


Рис. 1. Схема расстановки меток на 7 лопастях:
а – 1-й способ, б – 2-й способ, в – 3-й способ, г – 4-й способ

Визуальная оценка листовых пластинок позволяет сделать вывод о нестабильности формы краевых лопастей, поэтому далее на листовых пластинках *A. gracilis* g_3 онтогенетического состояния из экологически контра-

стных местообитаний метки расставляли лишь на 5 центральных лопастях. Таким образом, 1-ым и 2-м способом было расставлено по 22, 3-м способом – 32, 4-м способом – 12 меток. Полученные результаты свидетельствуют об эффективности расстановки меток на 5 лопастях. По-видимому, 5 лопастей верхней части листовой пластинки более четко отражают форму листовой пластинки, характерную для тех или иных экологических условий. Включение в анализ дополнительных пар лопастей, которые, как выше было отмечено, подвержены значительной изменчивости, приводят в целом к нечеткому восприятию формы листовой пластинки. Значительную роль играют метки, описывающие форму лопасти листовой пластинки. Дискриминантный анализ значений листовой пластинки по комплексу относительных координат, полученных 1-м способом расстановки меток, выявил статистически высоко значимые различия формы листовой пластинки из экологически контрастных местообитаний (Лямбда Уилкса = 0,53; $F(40;13) = 5,80; P < 0,07 \times 10^{-2}$). 1-й способ расстановки меток позволяет более точно описать верхнюю часть лопасти листовой пластинки, 2-й способ расстановки меток – кривизну лопасти. По-видимому, большое значение для различения формы листовой пластинки имеет форма верхней части лопасти. Большее число меток, описывающих форму лопастей листовой пластинки (3-й способ), оказывается неэффективным, в частности, для последующего дискриминантного анализа. Минимальное количество меток также не выявляет различий формы листовой пластинки. Форма листовой пластинки манжетки не определяется метками лишь в основании листовых пластинок, на верхушках лопастей и в основаниях лопастей (4-й способ).

Было проведено сравнение формы листовой пластинки *A. gracilis* разных онтогенетических состояний генеративного периода в одном местообитании путём расстановки меток 1-м способом на 5 лопастях. Дискриминантный анализ по комплексу относительных координат не выявил статистически значимых различий формы листовой пластинки ни в Гр1 (Лямбда Уилкса = 0,19; $F(80;78) = 1,27; P < 0,15$), ни в Гр2 (Лямбда Уилкса = 0,25; $F(80;78) = 0,97; P < 0,56$).

Далее сравнивали форму листовой пластинки *A. gracilis* в экологически контрастных местообитаниях независимо от онтогенетического состояния генеративного периода. Таким образом, каждое местообитание представлено выборкой из 81 листовой пластинки. Метки расставляли 1 способом на 5 лопастях. Дискриминантный анализ по комплексу относительных координат выявил статистически высоко значимые различия формы листовой пластинки в экологически контрастных местообитаниях (Лямбда Уилкса = 0,26; $F(40;121) = 8,61; P < 0,01 \times 10^{-3}$). Правильность классификации формы листовых пластинок *A. gracilis* генеративного периода в экологически контрастных местообитаний по результатам дискриминантного анализа высока и составляет 94%. В Гр1 лишь 5 листовых пластинок оказались в другой выборке, в Гр2 4 листовые пластинки оказались классифицированы неверно.

Для каждого местообитания получена эталонная конфигурация (consensus) листовой пластинки *A. gracilis* генеративного периода (Рис. 2). Эталонная конфигурация листовой пластинки *A. gracilis* в Гр1, характеризующаяся сухо-луговым увлажнением, почковидной формы с округлыми лопастями, редкими и крупными зубцами. Главные жилки вторых пар лопастей относительно главной жилки центральной лопасти располагаются практически под прямым углом. Эталонная конфигурация листовой пластинки в Гр2, характеризующаяся влажно-луговым увлажнением, имеет округлую форму с лопастями треугольной формы, частыми и мелкими зубцами. Главные жилки вторых пар лопастей относительно главной жилки центральной лопасти располагаются под углом менее 90° . Согласно диагнозу во «Флоре СССР» (Юзепчук, 1941), для микровида *A. gracilis* характерна листовая пластинка с треугольными лопастями. Полученные данные свидетельствуют об оптимальном для этого микровида влажно-луговом увлажнении.



Рис. 2. Эталонная конфигурация листовой пластинки *A. gracilis*:

а – листовая пластинка в Гр1; б – листовая пластинка в Гр2.

Варьирование формы листовой пластинки в каждом местообитании показано на рис. 3: на изображении консенсуса нанесены вектора изменения положения каждой метки для каждого объекта. Направления векторов указывают, куда смещаются метки при наложении экземпляров друг на друга. По рисунку видно,

что наибольшая изменчивость наблюдается для листовых пластинок в Гр1 по второй паре лопастей, у основания листовой пластинки, а также в разрезах лопастей. Сведения о характере изменчивости формы листовой пластинки в экологически контрастных местообитаниях согласуются с результатами оценки стабильности развития этих листовых пластинок (Кодочигова и др., 2005).

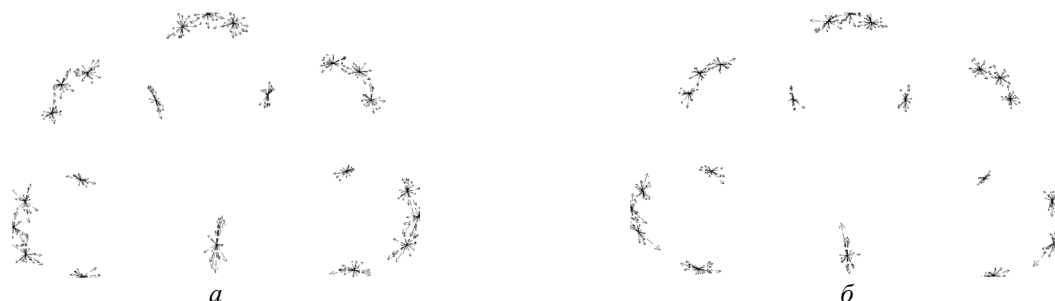


Рис. 3. Варьирование формы листовой пластинки *A. gracilis*:

a – листовая пластинка в Гр1; *б* – листовая пластинка в Гр2.

Авторы выражают благодарность А.Г. Васильеву и И.А. Васильевой за помощь в освоении метода геометрической морфометрии, И.А. Кшнясеву за советы при статистической обработке данных, Л.Л. Войта за помощь в реализации метода геометрической морфометрии, Н.Г. Парастаевой за помощь в сборе материала.

Работа выполнена при поддержке Гранта РФФИ (проект № 06-04-49191-а) и Гранта МарГУ (задание Мин. образования и науки РФ).

Литература

- Глазунова К. П. О возможности применения теории агамно-полового комплекса к систематике покрытосеменных растений (на примере рода *Alchemilla* L.) // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. № 5. С.129–139.
- Грант В. Видообразование у растений: М., 1984. 528с.
- Кодочигова О. В., Глотов Н. В., Белякова Н. П. Флуктуирующая асимметрия листовой пластинки манжетки грациозной (*Alchemilla gracilis* Opiz) // Популяции в пространстве и времени. Сб. матер. VIII Всероссийского популяционного семинара. Нижний Новгород, 2005. С. 150–153.
- Кодочигова О. В., Парастаева Н. Г. Изменчивость морфометрических признаков *Alchemilla gracilis* Opiz в контрастных экологических условиях // Методы популяционной биологии: Сб. матер. докладов VII Всероссийского популяционного семинара (часть 1). Сыктывкар, 2004. С. 104–106.
- Корона В. В., Дубровная С. А. Методика оценки морфологического разнообразия листьев земляники в природных популяциях // Экология. 2001. №3. С.221–224.
- Павлинов И. Я. Геометрическая морфометрия черепа мышевидных грызунов (Mammalia, Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журн. общ. биологии. 2000. Т. 61. № 6. С. 583–600.
- Павлинов И. Я., Микешина Н. Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биологии. 2002. Т.63. № 6. С. 473–493.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н. и др. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956. 472 с.
- Тихомиров В. Н. Манжетки Московской области (систематический обзор) // Растительность и почвы Нечерноземного центра Европейской части СССР. М., 1969. С. 98–151.
- Тихомиров В. Н. Манжетка – *Alchemilla* L. // Флора Восточной Европы. Т. 10. СПб., 2001. С. 470–531.
- Тихомиров В. Н., Нотов А. А., Петухова Л. В., Глазунова К. П. Род Манжетка // Биологическая флора Московской области. Вып. 10. 1995. С. 83–118.
- Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно- широколиственных лесов. М., 1983. 197с.
- Юзепчук С. В. Манжетка – *Alchimilla* L. // Флора СССР. Т. 10. М.-Л., 1941. С. 289–410.

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА СПОРОФИЛЛА АНТОФИТОВ

Иванов А. М.

Чебоксары, ФГОУ ВПО «Чувашская ГСХА»

Поиск возможных предков покрытосеменных растений связан с вопросом происхождения фертильных частей цветка и гинецея в целом. Стробиллярная теория происхождения цветка (Arber, Parkin, 1907) предполагает происхождение плодолистиков из мегаспорофиллов, а тычинок из микроспорофиллов проантостробила

гипотетического голосеменного растения. В качестве исходных структур для рыльцевых образований принимались различные структуры, в том числе пыльники, после срастания их тычиночных нитей со стенкой завязи и столбиком (Logeance, по Красилову, 1989).

Для объяснения природы спорофиллов проантостробила и антостробила мы обращаемся к морфологическим отклонениям в структуре цветка красной смородины *Ribes rubrum* L., вызванным вследствие микоплазменного заболевания – реверсии (Иванов, 2007). Подобные отклонения имеют место у черной смородины *R. nigrum* L. (Пивоварова, 1950), а также у многих других растений. При реверсии у смородин структура цветка в целом и отдельные части цветка подвергаются деформации. Наблюдаемые аномалии в структуре цветка смородины с эволюционно-морфологической точки зрения могут быть отнесены к тем типам аномалий, которые имеют более или менее ясно выраженное атавистическое значение (Тахтаджян, 1954). Возникновение анцестральных признаков примитивного цветка происходит в результате регрессивного метаморфоза и обнаруживается в явлениях диализа. Так, разъединение частей цветка свидетельствует о наличии у предковых форм смородин цветков, имеющих более примитивные признаки, такие как наличие большего числа элементов цветка, расположенных на коническом цветоносе и апокарпный гинецей. В результате диализа листовых и стеблевых элементов цветка, полунижняя завязь сменяется на более примитивную верхнюю завязь. Наличие промежуточных образований между тычинками и плодолистиками в одном и том же цветке и листочков околоцветника с семязачатками подтверждает гомологию листовых частей цветка – как стерильных, так и фертильных (Тахтаджян, 1954). Поэтому в аномальных цветках листовые элементы цветка могут переходить друг в друга. Исследование на клеточном уровне комбинированных тычинко-пестичных образований смородины черной, имеющих одновременно и семяпочки и пыльники, показало, что их анатомическое строение соответствует анатомическому строению пыльников и завязи нормального цветка (Пивоварова, 1950).

По нашему мнению, наличие промежуточных структур между тычинками и плодолистиками может свидетельствовать о более древних признаках проантостробила предковых форм цветковых растений. Таким признаком могло быть наличие обоеполых спорофиллов на оси проантостробила. Обоеполые листочки с микроспорангиями и макроспорангиями среди архегонийных растений имеются у разнospоровых папоротников. Такие же листья с обоеполыми фруктификациями, имели предполагаемые предки покрытосеменных растений – ископаемые голосеменные *Hydrasperma*. В купуле этого растения обнаружены, помимо семян, микроспорангии. Однако такую купулу принимают за тератологическую структуру (Мейен, 1987).

Возможно, обоеполые спорофиллы являются исходной структурой, от которых произошли раздельнополые спорофиллы проантостробила. Собрание обоеполых спорофиллов на конечных осях побегов условно называем архестробилом. Этот архестробил после специализации спорофиллов на микроспорофиллы и мегаспорофиллы преобразовался в проантостробил.

Видимо, специализация обоеполых спорофиллов на микроспорофиллы и макроспорофиллы связана с аридизацией климата. Опираясь на выводы сравнительно-физиологических исследований (Светлов, Светлова, по Пивоварову, 1950) по установлению причинно-следственных связей половой дифференциации цветковых растений (которые показали, что женские цветки, их ткани и клетки более требовательны к влажности воздуха, чем мужские), можно допустить, что менее требовательные к влажности воздуха микроспорангии развивались ближе к верхушке обоеполых спорофиллов. Более требовательные к влажности семяпочки могли функционировать только в основании обоеполых спорофиллов. В дальнейшем, аридизация климата закрепила в развитии обоеполых спорофиллов те листочки, края которых постепенно сворачивались на верхнюю поверхность листочка. В результате возникла влажная камера – завязь. Таким образом, обоеполые спорофиллы архестробила преобразовались в плодолистки проантостробила, а затем в пестик антостробила.

В верхней суженной части стилодия поверхность спорофилла вместе с расположенными на ней микроспорангиями трансформировалась в рыльце с проводниковыми тканями. О том, что пестики могли возникнуть в результате таких перестроек обоеполого спорофилла, могут свидетельствовать «тычинко-пестичные» образования в аномальных цветках у *Salix scouleriana*, которые имели столбик с обычной рыльцевой лопастью и лопастью, превращенной в пыльник одновременно (Smith, по Тахтаджяну, 1954). Очень сходный биохимический состав густой цитоплазмы клеток проводниковой ткани рыльца и пыльцевых зерен (Имс, 1964) поддерживает идею о пыльниковой природе рыльцевых образований, возникших в процессе специализации обоеполого спорофилла из остатков клеток редуцирующихся микроспорангиев.

Нижние на оси архестробила первоначально обоеполые спорофиллы остались плоскими. Вследствие этого на них могли сохраниться только микроспорангии, а мегаспорангии постепенно редуцировались, так как на этих плоских образованиях не могло быть достаточно влажных условий для сохранения семяпочек. Вследствие этого обоеполые спорофиллы преобразовались в микроспорофиллы проантостробила, а затем в тычинки антостробила. Таким образом, приводимая схема специализации спорофиллов объясняет, почему в цветках тычинки всегда расположены ниже плодолистиков.

Предлагаемая нами схема специализации спорофиллов цветка, основанная на тератологических структурах частей цветка, согласуется с основными положениями стробилиарной теории происхождения цветка. Известные тератологические структуры частей цветка позволяют предполагать о существовании растений с архестробилами – предшественников голосеменных растений с признаками проантостробила.

Литература

- Иванов А. М. Деформация структуры цветка и его частей при махровости красной смородины // Актуальные вопросы совершенствования технологии производства и переработки продукции сельского хозяйства: Мосоловские чтения: Материалы междунар. научно-пр. конф. Вып. IX. Йошкар-Ола, 2007. Кн. 1. С. 105–106.
- Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 497 с.
- Красилов В. А. Происхождение и ранняя эволюция цветковых растений М., 1989. 264 с.
- Мейен С. В. Основы палеоботаники. Справочное пособие. М., 1987. 403 с.
- Мейер К. И. Морфология высших растений. М., 1958. 255 с.
- Пивоварова Р. М. Тератологические изменения в цветках при махровости черной смородины // Бот. журн. 1950. Т.35. №6. С.595–601.
- Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии цветковых растений. Л., 1954. 214 с.
- Arber N., Parkin J. On the origin of angiosperms // J. Linn. Soc. Bot. London, 1907. Vol. 38. P. 29–80.

РАЗНООБРАЗИЕ СЕКРЕТОРНЫХ СТРУКТУР ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *ERICACEAE*

Иванова А. Н., Муравник Л. Е., Шевчук С. В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Листья *Ledum palustre* L. производят богатые по составу эфирные масла, ди- и тритерпеноиды, а также множество фенольных соединений. В листьях *Calluna vulgaris* L. найдены только соединения фенольной природы, терпеноиды не обнаруживаются. У *L. palustre* разнообразие флавоноидов больше, чем у *C. vulgaris*, но беднее состав фенилпропаноидов и катехинов. Растения обоих видов в значительном количестве накапливают танины и арбутин. Химический состав листьев *Rhododendron ledebourii* Rojark. изучен слабо, обнаружены ди- и тритерпеноиды (Растительные ресурсы..., 1986). Согласно принятым представлениям, терпеноиды синтезируются в специализированных структурах – железках или секреторных каналах. Фенольные соединения могут образовываться как в секреторных, так и в других тканях растения. Цель настоящей работы состоит в описании ультраструктуры клеток трихом и эпидермы листьев *L. palustre*, *C. vulgaris* и *R. ledebourii*, а также в выявлении характерных для них особенностей локализации синтеза и депонирования разных по составу вторичных метаболитов.

Материал для исследования был собран с растений, взятых из природы и выращенных в парке Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Молодые листья и почки изучали с помощью световой и электронной микроскопии (сканирующей и трансмиссионной).

На адаксиальной поверхности листа *Calluna vulgaris* имеются два ряда мелких (до 60 мкм) вытянутых трихом, на абаксиальной стороне – кроющие волоски. Трихомы адаксиальной поверхности многоклеточные, однорядные. Дифференциация клеток происходит в акропетальном направлении. Наружная стенка верхних клеток покрыта тонкой однородной кутикулой, у нижних кутикула имеет дендриты. Под кутикулой и на ее поверхности откладывается электронно-плотное вещество. Вакуоли содержат редкие хлопья и крупные глобулярные включения. В верхних клетках лейкопласты мелкие, с плотной стромой, без внутренних мембран. По направлению к основанию трихомы пластиды становятся крупными, изогнутыми, в них появляется трубчатый, а затем и цистернальный периферический пластидный ретикулум (ППР). Тилакоиды пластид прямые, заполнены электронно-плотным содержимым, в самых нижних клетках они образуют грани. Эндоплазматический ретикулум (ЭР), контактирующий с оболочкой пластиды, т.н. перипластидный ретикулум (ПР), представлен трубочками или пузырьками. В верхних клетках митохондрии со светлым матриксом и нормально развитыми кристами, по направлению к основанию трихомы кристы укорачиваются, их частота уменьшается. Гранулярный эндоплазматический ретикулум (ГЭР) формирует стопки протяженных цистерн с серым содержимым. В верхних клетках частота рибосом на мембранах ГЭР и ядерной оболочке велика, в нижних ретикулярные цистерны теряют рибосомы. Диктиосомы прямые или изогнутые, в основании трихомы от трех до пяти цистерн. В нижних клетках встречается множество прозрачных пузырьков. От вершины к основанию трихомы увеличивается количество липидных капель, мультивезикулярные тела из хорошо очерченных с плотно расположенными мелкими пузырьками превращаются в бесформенные с крупными пузырьками. Во всех клетках трихомы обнаруживаются специфические гранулярные структуры, аморфные, более плотные, чем окружающий цитозоль, с диаметром от 180 до 300 нм.

Кроющие волоски многоклеточные, однорядные. Их наружная стенка покрыта толстой кутикулой, пронизанной дендритами. Под кутикулой в виде отдельных пластинок откладывается электронно-плотное вещество. Вакуоли содержат крупные глобулярные включения средней и высокой электронной плотности. В хлоропластах тилакоиды заполнены темным веществом, в митохондриях плотный матрикс и развитые кристы. Гиалоплазма темная, встречаются липидные капли.

Клетки эпидермы сходны по ультраструктуре с клетками трихом, включая строение наружной стенки и характер отложений в вакуолях. В эпидермальных клетках пластида имеют более светлую строму, чем в нижних клетках трихом, число тилакоидов в грани достигает семи. Диктиосомы состоят из пяти-шести цистерн. Митохондрии менее активны. Встречаются цитосегресомы, в вакуолях – крупные мембранные накрутки.

В клетках мезофилла в вакуолях накапливается хлопьевидное электронно-плотное содержимое, хлоропласты крупные, полости тилакоидов заполнены темным веществом. Цистерны ГЭР расширены, в них выявляются фибриллы, аппарат Гольджи активен.

У *Ledum palustre* на абаксиальной стороне листа находятся железки на длинных и коротких ножках и кроющие многоклеточные волоски. На адаксиальной стороне формируются только железки, они приурочены к жилкам.

Железки на длинных ножках имеют двухрядную ножку из 8 слоев клеток и округлую головку. Наружная стенка клеток головки тонкая, покрыта однородной кутикулой, под кутикулой она пропитана электронно-плотным веществом. В периплазматическом пространстве встречаются пузырьки. Содержимое вакуолей ячеистое. Лейкопласты мелкие, изогнутые, с плотной стромой, трубчатым ППР, расширенными одиночными тилакоидами с серым содержимым, мелкими светлыми пластоглобулами. Они окружены ПР, который включает как агранулярные трубочки, так и гранулярные цистерны. Митохондрии с плотным матриксом и длинными кристами. ЭР в виде часто анастомозирующих коротких цистерн и трубочек, часть из которых несет рибосомы. Аппарат Гольджи малоактивен: диктиосомы состоят из 3 узких цистерн, пузырьки мелкие. В цитоплазме встречаются липидные капли. В основании ножки в клетках трех слоев боковая стенка кутиinizирована почти на всю толщину.

Железки на коротких ножках имеют двухрядную ножку из 4 слоев клеток и округлую головку. Наружная стенка клеток головки тонкая, покрыта однородной кутикулой. Содержимое вакуолей ячеистой структуры либо однородное электронно-плотное, прилегающее к тонопласту; в мелких вакуолях помимо массивного слоя на тонопласте имеется фибриллярное содержимое в полости. Лейкопласты удлиненные, с плотной стромой, тилакоиды трубчатые, ПР цистернальный. Митохондрии многочисленные, с плотным матриксом и длинными кристами. Цистерны ГЭР протяженные, собраны в стопки, агранулярный ЭР не выявляется. Аппарат Гольджи активен, диктиосомы имеют изогнутую форму, содержат 4-5 цистерн.

У волоска клеточные стенки толстые, слоистые. Вакуоли заполнены однородным содержимым. Пластиды с ППР и гранами, имеется ПР. Кристы митохондрий заполнены веществом средней электронной плотности. Агранулярный ЭР в виде пузырьков и трубочек, ГЭР – в виде длинных цистерн. Диктиосомы изогнутые, содержат 3-4 цистерны. В цитоплазме встречаются цитосегресомы, миелоидные тела, мультивезикулярные тела.

Клетки эпидермы сходны по ультраструктуре с клетками трихом, однако пластиды в эпидерме представлены хлоропластами. Иногда они имеют чашевидные инвагинации, ППР чаще цистернальный, чем трубчатый, ПР образован пузырьками и трубочками.

У *Rhododendron ledebourii* на листе находятся пельтатные железки, при этом на абаксиальной стороне они образуются значительно чаще. Зрелые железки состоят из головки, ножки и основания, погруженного в эпидерму листа. Головка образована двумя слоями клеток. Клетки верхнего слоя палисадной формы, нижнего – уплощенные. Ножка двухрядная, из 4–5 слоев клеток. Признаки синтеза и накопления вторичных метаболитов появляются в железках еще до окончания их морфогенеза. Когда клетки головки изодиаметрической формы, их наружная стенка однородная, покрыта кутикулой с дендритами. В вакуолях вдоль тонопласта откладывается слой однородного содержимого. Лейкопласты мелкие, округлые или яйцевидные, строма плотная, внутренние мембраны не выявляются. Профили митохондрий мелкие округлые или вытянутые, матрикс плотный, кристы светлые, широкие. В цитоплазме встречаются мелкие мультивезикулярные тела. Цистерны ЭР собраны в стопки, плотность рибосом на них невелика, множество свободных рибосом. После того, как клетки верхнего слоя головки приобретают палисадную форму, в цистернах ЭР накапливается электронно-плотное вещество, и они расширяются, образуя вакуоли. Затем клеточные стенки палисадных клеток делятся по срединной пластинке, формируются крупные межклетники, куда выделяется вещество средней электронной плотности. Наружная стенка клеток головки толстая, многослойная; в периплазматическом пространстве и в субкутикулярной полости скапливается секрет в виде капель разного размера.

Клетки эпидермы имеют чрезвычайно толстые наружные стенки. В вакуолях откладываются крупные глобулы электронно-плотного вещества, которые затем займут весь объем. Развитые хлоропласты имеют протяженные контакты с цистернами ГЭР. Аппарат Гольджи активен. В цитоплазме накапливаются крупные липидные капли. Основным компонентом цитоплазмы клеток мезофилла являются крупные хлоропласты; вакуоли заполнены однородным электронно-плотным содержимым.

В клетках листьев, железистых и нежелезистых трихом *Calluna vulgaris*, *Ledum palustre* и *Rhododendron ledebourii* выявлен комплекс органелл, который принято связывать с синтезом и накоплением фенольных соединений. Он включает развитый ГЭР и пластиды (лейкопласты и хлоропласты), а также вакуоли и клеточную оболочку с электронно-плотными включениями. Существуют противоречивые сведения о причастности пластид к синтезу фенольных соединений. Так, у *Phyllanthus tenellus* только в хлоропластах обнаруживается ФАЛ, ключевой фермент синтеза фенолов (Santiago et al., 2000); каллусы *Camellia sinensis* приобретают способность к биосинтезу флавонол-гликозидов лишь после формирования гран в пластидах (Запрометов, Загоскина 1987). Напротив, в гипокотильях *Fagopyrum esculentum* основные ферменты синтеза флавоноидов локализованы в цитозоле и связаны с цитоплазматической стороной мембран ГЭР (Winkel-Shirley, 2001). В клетках головок листовых железок *Primula kewensis* ФАЛ, так же как халконсинтаза, обнаружена в участках скопления трубчатого эндоплазматического ретикулума и в «сферических телах», а также на плазмалемме и в оболочке (Schöpker et al., 1995). Такие же сферические частицы диаметром 200 нм были найдены в клетках корня *Arabidopsis thaliana*, где они связывали метку на халконсинтазу (Saslowsky, Winkel-Shirley, 2001). Подобные образования встречаются в трихомах адаксиальной стороны листа *Calluna vulgaris* уже в самых верхних, наиболее молодых клетках, в то же время появление гран в пластидах коррелирует с накоплением в тилакоидах электронно-плотного содержимого.

Состав выявляемых в клетке вторичных метаболитов, вероятно, зависит от локализации ферментов их биосинтеза. В трихомах на длинной и короткой ножке у *L. palustre* и в железках *R. ledebourii* имеются как гранулярные, так и агранулярные элементы ЭР и лейкопласты, в клетках волосков в пластидах отмечаются грани из 2 тилакоидов, в тканях листа присутствуют дифференцированные хлоропласты. По-видимому, в железках синтез фенольных соединений происходит в цитоплазме, на цистернах ГЭР, а в волосках и листьях часть реакций осуществляется в пластидах, так же как у *C. vulgaris*.

В листьях *C. vulgaris*, а также в железках на короткой ножке и в волосках у *L. palustre* обнаруживаются миелоидные тела. Причины и последствия их появления в клетках окончательно не установлены. Некоторые авторы обнаружили корреляцию между их образованием и синтезом флавоноидов. Так, в клетках культуры кукурузы, трансгенных по регуляторам синтеза флавоноидов и фенилпропаноидов, присутствует множество миелоидных тел (Grotewold et al., 1998). Их появление совпадает с синтезом флавоноидов в клетках листьев *Brassica napus* при акклимации к холоду (Stefanowska et al., 2002).

В клетках головки железок у *R. ledebourii* и железок на длинных ножках у *L. palustre* выявляется комплекс ультраструктурных признаков, характерный для синтеза терпеноидов, а именно: лейкопласты с неразвитой системой внутренних мембран, окруженные ретикулярными футлярами, и пролиферируемый эндоплазматический ретикулум (Figueiredo, Pais, 1994). Секрет средней электронной плотности, очевидно, содержащий терпеноиды, выводится из клеток не в субкутикулярную полость, как у большинства терпеноидогенных железок. Клетки головки разделяются по срединной пластинке, как у *Calceolaria adscendens* (Sacchetti et al., 1999), и через латеральные стенки секреторный продукт выводится в образовавшийся межклетник.

Таким образом, на основании изучения ультраструктуры листьев и листовых трихом *C. vulgaris*, *L. palustre* и *R. ledebourii* можно сделать следующие выводы. Синтез вторичных метаболитов у изученных видов сем *Ericaceae* происходит не только в железках, но также в эпидерме и мезофилле. У *L. palustre* в железках на длинных ножках одновременно синтезируются вещества терпеноидной и фенольной природы, в железках на коротких ножках и волосках – только фенольной.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, грант № 06-04-49009.

Литература

- Запрометов М. Н., Загоскина Н. В. Еще об одном доказательстве участия хлоропластов в биосинтезе фенольных соединений // Физиол. раст. 1987. Т. 34. Вып. 1. С. 165.
- Растительные ресурсы СССР: Цветковые растения, их химический состав, использование; семейства *Paoniaceae* – *Thymelaeaceae*. Л., 1985. 336 с.
- Figueiredo A. C., Pais M. S. S. Ultrastructural aspects of the glandular cells from the secretory trichomes and from the cell suspension cultures of *Achillea millefolium* spp. *millefolium* // Ann. Bot. 1994. Vol. 74. P. 179–190.
- Grotewold E., Chamberlin M., Snook M., Siame B., Butler L., Swenson J., Maddock S., Clair G., Bowen B. Engineering secondary metabolism in maize cells by ectopic expression of transcription factors // Plant Cell. 1998. Vol. 10. N 5. P. 721–740.
- Sacchetti G., Romagnoli C., Nicoletti M., Di Fabio A., Bruni A., Poli F. Glandular trichomes of *Calceolaria adscendens* Lidl. (*Scrophulariaceae*): histochemistry, development and ultrastructure // Ann. Bot. 1999. Vol. 83. N 1. P. 87–92.
- Santiago L. J. M., Louro R. P., De Oliveira D. E. Compartmentation of phenolic compounds and phenylalanine ammonia-lyase in leaves of *Phyllanthus tenellus* Roxb. and their induction by copper sulphate // Ann. Bot. 2000. Vol. 86. N 5. P. 1023–1032.
- Saslowsky D., Winkel-Shirley B. Localization of flavonoid enzymes in *Arabidopsis* roots // The Plant Journal. 2001. Vol. 27. N 1. P. 37–48.
- Schöpker H., Kneisel M., Beerhues L., Robenek H., Wiermann R. Phenylalanine ammonia-lyase and chalcone synthase in glands of *Primula kewensis* (W. Wats): immunofluorescence and immunogold localization // Planta. 1995. Vol. 196. N. 4. P. 712–719.

Stefanowska M., Kuras M., Kacperska A. Low temperature-induced modifications in cell ultrastructure and localization of phenolics in winter oilseed rape (*Brassica napus* L. var. *oleifera* L.) leaves // Ann. Bot. 2002. Vol. 90. N 5. P. 637–645.

Winkel-Shirley B. Flavonoid biosynthesis. A colorful model for genetics, biochemistry, cell biology, and biotechnology // Plant Physiol. 2001. Vol. 126. N 2. P. 485–493.

ЖЕЛЕЗИСТЫЕ ВОЛОСКИ ПРИЛИСТНИКОВ *GALIUM APARINE* (*RUBIACEAE*): МОРФОЛОГИЯ, УЛЬТРАСТРУКТУРА И ГИСТОХИМИЯ

Костина О.В., Муравник Л.Е.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Во флоре средней полосы России довольно часто встречаются представители рода *Galium* L. (*Rubiaceae*). Характерным признаком этих растений является наличие железистых структур, располагающихся на прилистниках или чашелистиках (Thomas, 1991). Разные авторы называют их мелкими чешуйками (Ramaya, Bahadur, 1968), клейкими волосками (Эзау, 1980) или колетерами (Robbrecht, 1988). Колетеры представляют собой многоклеточные образования, состоящие из нескольких рядов паренхимных клеток, окруженных палисадоподобными эпидермальными клетками (Lersten, 1974; Robbrecht, 1988). По морфологическим признакам такой принцип строения относится к стандартному типу. Одни исследователи считают, что секрет, выделяемый колетерами, играет определенную роль в питании симбиотических бактерий (Van Hove, Kagoote, 1974), другие предполагают, что он участвует в защите апекса и молодого побега от патогенов (Thomas, 1991; Zalucki et al., 2001).

В семействе *Rubiaceae* изучение морфологии, ультраструктуры и биохимического состава секрета колетеров было осуществлено для представителей родов *Gardenia* (Halle, 1967), *Simira* (Klein et al., 2004), *Povetta*, *Neorosa*, *Tricalysia* (Lersten, 1974) и *Psychotria* (Miller et al., 1983). По данным F. Halle, колетеры *Gardenia* выделяют эфирные масла, накапливающиеся под кутикулой наружных клеток. Секрет оказывается на поверхности волоска в результате разрыва кутикулы. У *Simira glaziovii* в составе выделяемых веществ обнаружены белки и углеводы (Klein et al., 2004). В клетках волосков авторы отметили значительное развитие эндоплазматического ретикулума и аппарата Гольджи. В секрете колетеров *Bathysa nicholsonii* было продемонстрировано присутствие белка, обладающего противогрибковым действием (Castro et al., 2006).

До настоящего времени морфология и ультраструктура колетеров рода *Galium* изучены не были. Среди химических веществ, выявленных в надземных частях растений подмаренника, присутствуют сапонины (Roberg, 1937), иридоиды (Trim, 1952), флавоноиды (Bhan et al., 1976). Возникает вопрос, какую роль в синтезе этих соединений играют секреторные волоски. В задачу настоящего исследования входило получение морфологической, ультраструктурной и гистохимической характеристики колетеров у *Galium aparine* L.

Морфология. Листья на побеге *Galium aparine* L. собраны в мутовки и снабжены прилистниками. В пазухе каждого прилистника находится 8–15 железистых волосков, образующих один ряд. Полностью сформировавшиеся колетеры имеют многоклеточную головку, вытянутую вдоль оси, и довольно длинную ножку. Клетки наружного слоя называются секреторными, подлежащие – выполняющими. Часто в зрелых волосках нижняя часть головки и ножка окрашены в розово-малиновый цвет, а верхняя часть головки зеленовато-желтая. На поверхности головки присутствует капля липкого бесцветного секрета. Весь онтогенез колетеров осуществляется в четырех верхних мутовках побега.

Анатомия. На меристематической стадии развития колетеров (наружная мутовка почки) поверхностные клетки имеют изодиаметрическую форму. Их наружная стенка тонкая (0,2 мкм), однородная. В цитоплазме встречаются одиночные или собранные в небольшие группы элементы эндоплазматического ретикулума, редкие диктиосомы, содержащие 6–7 цистерн, от которых отделяются мелкие пузырьки, митохондрии с немногочисленными кристами и свободные рибосомы. Пластиды представляют собой хлоропласты, в которых есть небольшие граны, пластоглобулы и периферический пластидный ретикулум. На этой стадии развития вакуоли обычно мелкие и прозрачные.

На стадии дифференциации (вторая мутовка, вышедшая из почки) происходит утолщение кутикулы наружных клеток, от 0,06 мкм до 0,2 мкм. Начинает формироваться и постепенно расширяется периплазматическое пространство. Оно содержит включения, разнообразные по форме и составу.

Мелкие вакуоли сливаются в более крупные и занимают апикальную и базальную части поверхностных клеток. Одни вакуоли содержат рыхлые фибриллярные фрагменты, другие – плотно упакованные сферические образования из темных мембран. Часто встречаются очаги локального автолиза цитоплазмы.

Хорошо развит гранулярный эндоплазматический ретикулум (ГЭР). Он представлен как одиночными цистернами, так и их агрегатами (5–15 цистерн в стопке). Стопки цистерн локализуются вокруг ядра и вакуолей в виде концентрических окружностей, а также лежат на периферии клетки. В периферической цитоплазме находятся и трубочки агранулярного ретикулума. Значительно увеличивается число телец Гольджи, количество входящих в их состав цистерн, а также число секреторных пузырьков. Полярность диктиосом становится

очевидной: на транс-стороне цистерны сужаются, их содержимое уплотняется. Среди многочисленных пузырьков можно обнаружить окаймленные.

В некоторых клетках помимо хлоропластов встречаются лейкопласты. Для этих пластид характерно присутствие одиночных тилакоидов и пластоглобул. Иногда лейкопласты образуют чашевидные инвагинации. В зависимости от стадии развития волоска митохондрии могут быть ортодоксальными или конденсированными.

Выполняющие клетки и клетки ножки сильно вакуолизированы. В пристенном слое цитоплазмы находятся единичные цистерны ГЭР, аппарат Гольджи, митохондрии, хлоропласты. В хлоропластах обнаруживаются единичные проламеллярные тела с ярко выраженной паракристаллической решеткой, а также крахмальные зерна.

В период активной секреции (третья-четвертая мутовки, вышедшие из почки) в наружных клетках периплазматическое пространство достигает 1,5 мкм и заполняется содержимым в большей степени, чем на предыдущей стадии.

Преобладающим типом вакуолей становятся органеллы, заполненные хлопьевидным содержимым. Стопки цистерн ГЭР диссоциируют на отдельные элементы. Число телец Гольджи уменьшается, концы цистерн сворачиваются в сторону секреторного полюса. В хлоропластах увеличиваются крахмальные зерна. Митохондрии контактируют с пластидами и плазмалеммой. Появляются липидные капли.

Гистохимия. С помощью флуоресцентных маркеров, а также при проведении гистохимических тестов определялось присутствие ряда веществ в активно секретирующих колетерах, при этом в разных волосках наблюдалась разная интенсивность реакции. Флуорохром желтый 088 дает положительную реакцию на общие липиды (ярко-желтое свечение), флуорохром β аминокислотный эфир дифенилборной кислоты указывает на присутствие флавоноидов (ярко-желтое свечение). Применение азотной кислоты выявляет белок (желтое окрашивание), использование сафранина и рутениевого красного – пектины (желтое и красное окрашивание соответственно), бихромат калия демонстрирует наличие конденсированных танинов (бурое окрашивание), а хлорное железо – полифенолов (темно-синее окрашивание).

Процесс дифференциации большинства железистых волосков *Galium aparine* завершается на прилистниках второй мутовки, вышедшей из почки. К этому моменту в наружных клетках начинают синтезироваться полисахариды, о чем свидетельствует большое число телец Гольджи, отчленяющих пузырьки с фибриллярными включениями. Наиболее интенсивная секреция происходит на прилистниках третьей мутовки. Синтезированные вещества поступают в результате экзоцитоза содержимого секреторных пузырьков за плазмалемму и откладываются в периплазматическом пространстве в виде толстого слоя. Высокая активность аппарата Гольджи продемонстрирована также в зрелых колетерах *Psychotria bacteriophila* (Dexheimer, Guenin, 1981). Гистохимическое окрашивание свежесрезанных волосков подмаренника рутениевым красным или сафранином подтверждает присутствие в секрете и клетках головки полисахаридного компонента.

Параллельно с функционированием аппарата Гольджи в секреторных клетках колетеров у *G. aparine* значительно развивается ГЭР. Пролиферация его цистерн так велика, что в дифференцирующихся волосках они образуют крупные агрегаты, занимающие большой объем цитоплазмы. По-видимому, в это время происходит синтез белка, который накапливается в полостях цистерн. Переход к активной секреции белка сопровождается диссоциацией стопок на отдельные элементы. Частичное подтверждение высказанного предположения можно найти в работе M. Rodriguez-Garcia и M. Fernandez (1990), изучавших пыльцевые зерна *Olea europaea*, которые отмечали, что в «пакетном» ретикулуме находятся не белки, а их предшественники. В литературе имеются многочисленные упоминания о плотной упаковке цистерн ретикулума, которая может быть обусловлена разнообразными факторами (Berggren, 1987; Ciampolini et al., 1991). Мы рассматриваем агрегированное состояние ГЭР как предварительный этап подготовки аппарата белкового синтеза, а его разборку – как период интенсивного выведения накопленных продуктов (Муравник, 2008).

Помимо ГЭР в цитоплазме палисадных клеток железистых волосков *Galium* присутствуют также агранулярные трубочки. С их появлением в секреторных структурах принято связывать синтез вторичных метаболитов терпеноидной природы (Васильев, 1977). Однако в последние годы появились данные об участии гладкого ретикулума и в синтезе фенольных соединений. Так, большое количество трубчатого ретикулума, обнаруженное в трихомах *Primula kewensis*, имеет отношение к синтезу фенилпропаноидов (Schopker et al., 1995), а в трихомах четырех видов *Juglans* образование густой сети трубочек связывается с синтезом нафтохинонов и флавоноидов (Муравник, 2007). По нашему мнению, элементы агранулярного ретикулума в клетках колетеров принимают участие в образовании различных фенольных веществ.

В секреторных клетках колетеров подмаренника одновременно присутствуют две популяции пластид: хлоропласты и лейкопласты. Лейкопласты бывают довольно полиморфными, их особенностью является высокое отношение площади поверхности органеллы к ее объему, что связано с интенсивным транспортом веществ через оболочку пластиды (Cheniclet, Carde, 1985). Наличие двух типов пластид было установлено в палисадных клетках железистых волосков *Allamanda cathartica* (*Apocinaceae*) (Васильев, 1977). По-видимому, такой полиморфизм связан с разнообразной функциональной нагрузкой, выполняемой пластидами в клетках колетеров. Подобное строение лейкопластов было обнаружено в железистых структурах, синтезирующих терпеноиды (Васильев, 1977; Cheniclet, Carde, 1985) или фенольные соединения (Муравник, 2007).

Таким образом, для секреторных клеток колетеров *Galium aparine* характерно наличие сильно развитого эндоплазматического ретикулума, как гранулярного, так и агранулярного, активно функционирующего аппарата Гольджи, одновременное присутствие в клетках хлоропластов и лейкопластов, а также многочисленные митохондрии. Изученные железистые структуры принимают участие в синтезе белков, полисахаридной слизи и фенольных соединений, которые были выявлены с помощью флуоресцентных и гистохимических тестов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 06-04-49009).

Литература

- Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 207 с.
- Муравник Л. Е. Морфология и ультраструктура трихом околоплодников у видов *Juglans* (*Juglandaceae*) в связи с синтезом вторичных метаболитов // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 11. С. 96–107.
- Муравник Л. Е. Ультраструктура пищеварительных железок *Dionaea muscipula* и *Aldrovanda vesiculosa* (*Droseraceae*) // Бот. журн. 2008. Т. 93. № 2. С. 289–299.
- Эзау К. Анатомия семенных растений. М. 1980. Т. 1. 218 с.
- Berggren B. Structure and cytochemistry of the procambium in *Salix* buds during dormancy and dormancy breaking // Nord. J. Bot. 1987. Vol. 7. № 2. P. 153–167.
- Bhan M. K., George V., Ramesh K., Rishi A. K. Chemical investigation of local plants // Indian J. Chem. B. 1976. Vol. 14. N 6. P. 475–476.
- Castro M. E., Gomes V. M., Oliveria M. A., Cunha M. Colleters in *Bathysa nicholsonii* K. Schum. (*Rubiaceae*): ultrastructure, secretion protein composition, and antifungal activity // Plant. Biol. 2006. Vol. 8. P. 715–722.
- Cheniclet C., Carde J.-P. Presence of leucoplasts in secretory cells and of monoterpenes in the essential oil: a correlative study // Israel J. Bot. 1985. Vol. 34. P. 219–238.
- Ciampolini F., Shivanna K. K., Cresti M. High humidity and heat stress causes dissociation of endoplasmic reticulum in tobacco pollen // Botanica Acta. 1991. Vol. 104. № 2. P. 110–116.
- Dexheimer J., Guenin F. Étude de la secretion de mucilage par le trichomes stipulaires de *Psychotria bacteriophila* (*Rubiaceae*) // Cytologia. 1981. Vol. 46. P. 731–747.
- Halle F. Étude biologique et morphologique de la tribu des *Gardenées* (*Rubiaceae*) // Mem. O. R. S. T. O. M. 1967. Vol. 22. P. 1–146.
- Klein D. E., Valdirene M. G., Silva-Neto S. J., Cunha M. 2004. The structure of colleters in several species of *Simira* (*Rubiaceae*) // Ann. Bot. 2004. Vol. 94. N 5. P. 733–744.
- Lersten N. R. Colleter morphology in *Pavetta*, *Neorosea* and *Tricalysia* (*Rubiaceae*) and its relationship to the bacterial leaf nodule symbiosis // Bot. J. Lin. Soc. 1974. Vol. 69. P. 125–136.
- Miller I. M., Scott A., Gardner I. C. The development, structure and function of dendroid colleters in *Psychotria kirkii* Hiern (*Rubiaceae*) // Ann. Bot. 1983. Vol. 51. N 5. P. 621–630.
- Ramaya N., Bahadur B. Morphology of the «squameae» in the light of their ontogeny // Current Science. 1968. Vol. 37. P. 520–522.
- Robbrecht E. Tropical woody *Rubiaceae* // Opera Botanica Belgica. 1988. Vol. 1. P. 271.
- Roberg M. Über das Vorkommen und die Vertelung von Saponinen in Kräuterdrogen // Arch. pharm. 1937. Bd 275, H. I. S. 145–166.
- Rodriguez-Garcia M. I., Fernandez M. C. Ultrastructural evidence of endoplasmic reticulum changes during the maturation of the olive pollen grain (*Olea europaea* L., *Oleaceae*) // Pl. Syst. Evol. 1990. Vol. 171. № 1-4. P. 221–231.
- Schopker H., Kneisel M., Beerhues L., Robenek H., Wiermann R. Phenylalanine ammonia-lyase and chalcone synthase in glands of *Primula kewensis* (W. Wats): immunofluorescence and immunogold localization // Planta. 1995. Vol. 196. P. 712–719.
- Thomas V. 1991. Structural, functional and phylogenetic aspects of the colleter // Ann. Bot. Vol. 68. P. 287–305.
- Trim A. R. The accumulation on utilization of asperuloside in the *Rubiaceae* // Biochem. J. 1952. Vol. 50. P. 319–326.
- Van Hove C., Kagoyre K. A comparative study of stipular glands in nodulating and non-nodulating species of *Rubiaceae* // Ann. Bot. 1974. Vol. 38. N 158. P. 989–991.
- Zalucki M. P., Brower L. P., Alonso A. Detrimental effects of latex and cardiac glycosides on survival and growth on first-instar monarch butterfly larvae *Dananeus plexippus* feeding on the sandhill milkweed *Asclepias humistrata* // Ecological entomology. 2001. Vol. N 26. P. 212–224.

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *ARALIACEAE*

Котина Е. Л.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Семейство *Araliaceae* относится к порядку *Apiales*, насчитывает 1412 видов, относящихся к 50 родам (Frodin, Govaerts, 2003). Распространены Аралиевые преимущественно в тропических и субтропических областях, однако, некоторые представители семейства произрастают в умеренной зоне. Большинство Аралиевых небольшие (10-20 м) слабоветвящиеся деревья, реже встречаются кустарники и лианы.

Семейство *Araliaceae* было описано в 1789 г. А. Л. де Жюссье. Несмотря на долгую историю изучения семейства *Araliaceae*, до сих пор остаются проблемы в интерпретации филогенетических взаимоотношений в семействе и определении границ отдельных родов (Frodin, Govaerts, 2003). Исторически сложилось, что в первую очередь для систематики семейства используются морфологические признаки. Однако для построения достоверной филогенетической системы необходимо привлекать большее число признаков. К настоящему времени довольно хорошо изучена анатомия древесины Аралиевых, некоторые ее признаки используются для уточнения связей внутри семейства (Оскольский, 1994). Данные же о структурном разнообразии коры скудны и разрозненны.

Анатомическое строение коры было изучено у 61 вида из 21 рода, традиционно относимых к *Araliaceae*. Анатомическое строение коры изучали на постоянных препаратах: продольных, поперечных и радиальных микротомных срезов с использованием светового микроскопа.

Эпидерма однослойная. У большинства изученных видов клетки эпидермы овальные или округлые в поперечном сечении, однако, у *Delarbreia harmsii*, *Dendropanax trifidus*, *Myodocarpus vieillardii*, *Polyscias elegans*, *P. murrayi*, *Schefflera macrocarpa*, *S. plerandroides*, *S. reginae* они имеют куполовидную форму. Эпидермальные клетки обычно тонкостенные, иногда толстостенные (*Fatsia japonica*) или с утолщенными наружными стенками (*Apiopetalum glabratum*, *Arthrophyllum balansae*, *Brassaiopsis grushvitzkii*, *Delarbreia montana*, *Meryta denhamii*, *Polyscias bellendenkeriensis*, *P. purpurea*, *Schefflera plerandroides* и *S. reginae*). На поверхности молодых стеблей представителей 9 видов обнаружены трихомы.

Первичная кора состоит из колленхимы и паренхимы; у всех изученных видов в ней присутствуют секреторные каналы. Кортикальная колленхима в основном уголково-пластинчатая, у видов рода *Schefflera* – уголковая, а у *Apiopetalum*, *Arthrophyllum* и *Delarbreia* – кольцевая. У большинства видов паренхима первичной коры имеет однородную структуру: она сложена изодиаметрическими или слегка радиально сплюснутыми клетками с тонкими или утолщенными стенками, между которыми находятся узкие схизогенные межклетники. По мере роста стебля в толщину эти клетки растягиваются в тангентальном направлении и делятся антиклинально, образуя тяжи из 2-5 клеток. Межклеточные пространства увеличиваются. Такое строение кортикальной паренхимы обнаружено нами у тропических и субтропических видов, а также – у *Neopanax colensoi* из Новой Зеландии, т.е. умеренной зоны Южного полушария. У представителей же родов *Aralia*, *Dendropanax*, *Eleutherococcus*, *Fatsia*, *Hedera*, *Kalopanax* и *Oplopanax*, распространенных в умеренной зоне Северного полушария, среди основной массы клеток кортикальной паренхимы встречаются крупные идиобласты с очень тонкими стенками, часто содержащие друзы. При этом на месте смятых идиобластов остаются крупные схизогенные (а у *Fatsia japonica* и *Oplopanax horridus* также и рексигенные) межклетники. Вертикальные секреторные каналы в первичной коре имеют схизогенное происхождение, выстланы одним слоем из 4-6 (8) эпителиальных клеток. У всех изученных видов они присутствуют в кортикальной паренхиме, где окружены обкладками из 1-2, редко 3 (у *Fatsia japonica*) клеток. В составе кортикальной колленхимы секреторные каналы встречаются только у *Arthrophyllum*, *Brassaiopsis*, *Delarbreia*, *Fatsia*, а также некоторых видов *Meryta*, *Polyscias* и *Schefflera*. Тангентальный диаметр секреторных каналов у большинства изученных видов варьирует от 20 до 80 мкм. Встречаются виды как с довольно узкими (от 8 до 20 (иногда 30) мкм в диаметре у *Cephalalaria cephaloides*, *Meryta «heleneae»*, *M. «lecardii»*, *Schefflera viellardii*), так и с более широкими секреторными каналами (диаметром до 100-150 мкм у *Arthrophyllum*, *Dendropanax*, *Fatsia*, *Myodocarpus*, *Meryta capitata*, *M. denhamii*, *Polyscias bellendenkerensis*, *P. murrayi*, *Schefflera elongate*, *S. plerandroides*, *S. reginae*, *S. versteeghii*). У *Oplopanax horridus* и *Polyscias dioica* диаметр секреторных каналов может достигать 260 мкм. У всех исследованных видов, кроме *Schefflera elliptica* и *S. macrocarpa*, в клетках колленхимы и паренхимы первичной коры обнаружены друзы или (реже) призматические кристаллы оксалата кальция. Кроме того, в клетках кортекса *Apiopetalum* встречается кристаллический песок. У тропических Аралиевых кортекс которых сохраняется в течение нескольких лет, со временем происходит склерификация клеток паренхимы.

Перидерма у всех исследованных видов субэпидермального происхождения. У многих исследованных видов клетки феллемы самых внутренних слоев имеют толстые склерифицированные стенки. У *Aralia*, *Astrotricha*, *Cephalalaria*, *Eleutherococcus senticosus*, *Gastonia*, *Kalopanax*, *Motherwellia*, *Oplopanax*, некоторых *Meryta*, *Polyscias* и *Schefflera* СКЛЕРИФИКАЦИИ клеток феллемы не происходит. В феллеме у *Schefflera selloi* обнаружены секреторные вместилища. На поверхности стеблей некоторых аралиевых имеются шипы, представляющие собой производные первичной коры (*Oplopanax*, *Polyscias mollis*) или перидермы (*Aralia*, *Kalopanax*, *Eleutherococcus*). Шипы различного происхождения имеют, однако, сходное анатомическое строение: они состоят из клеток, сильно вытянутых в радиальном направлении. Некоторые из этих клеток содержат тонкие септы и/или делятся периклинально, образуя тяжи из 2-4 (до 7) клеток. Клетки, расположенные в наружных частях шипа, имеют лигнифицированные стенки. У *Kalopanax* в шипах встречаются тонкостенные клетки, содержащие друзы.

Элементы первичной флоэмы обнаружены у всех изученных видов, кроме *Neopanax colensoi*, *Oplopanax horridus* и *Polyscias scutellaria*. У большинства видов они представлены волокнами, которые собраны в группы разного размера. У *Fatsia*, *Mackinlaya*, *Meryta balansae*, *M. denhamii*, *M. schizolaena*, *M. sinclairii*,

M. tenuifolia, *Polyscias macgillivrayi*, *P. willmottii* и *Schefflera elongata* эти группы насчитывают лишь по 2-10 элементов; у *Delarbrea montana*, *Meryta macrophylla*, и *Motherwellia haplosciadea* же значительно более крупные группы соприкасаются между собой, сливаясь в непрерывное кольцо.

Рисунок вторичной флоэмы на поперечном срезе определяется расположением вертикальных секреторных каналов с их паренхимными обкладками среди ситовидных трубок, клеток-спутниц и осевой паренхимы. Секреторные каналы одиночные, в коротких по 2-6 (*Astrotricha*, *Brassaiopsis*, *Cephalalaria*, *Dendropanax*, *Eleutherococcus*, *Mackinlaya*, *Meryta coriacea*, *M. denhamii*, *Motherwellia*, *Oplopanax*, *Schefflera brevipedicellata*, *S. elliptica*, *S. versteegii*, *S. «veillonorum»*) или более длинных до 10-20 тангентальных группах. Дилатация вторичной флоэмы преимущественно диффузно-лучевая. Диффузная дилатация обнаружена у *Aralia*, *Brassaiopsis*, *Delarbrea montana*, *Fatsia*, *Hedera colchica*, *Kalopanax*, *Neopanax*, *Oplopanax*, *Schefflera gabriellae*, *S. «veillonorum»*. Диаметр ситовидных трубок (15) 20–31 мкм (до 25–41 мкм у *Apiopetalum*, *Hedera colchica* *Schefflera actinophylla*). Средняя длина членников ситовидных трубок варьирует от 400 до 1300 мкм. Ситовидные пластинки сложные с (4–) 6–15 (25) ситовидными полями (до 30 у *Motherwellia*, *Hedera colchica*, *Schefflera actinophylla*, *S. «veillonorum»*, *S. MACROCARPA*), расположенными на вертикальных или слегка скошенных концевых стенках. Осевая паренхима, сопровождающая ситовидные трубки двух типов: веретеновидная и тяжёлая. Переход к непроводящей вторичной флоэме постепенный. Ситовидные трубки и клетки-спутники в непроводящей вторичной флоэме сминаются, а клетки осевой паренхимы сохраняются, при этом они либо склерифицируются (за исключением *Aralia*, *Eleutherococcus sessiliflorum*, *Fatsia*, *Neopanax*, *Oplopanax*, *Meryta sinclairii*, *M. tenuifolia*, *Polyscias cumingiana*, *P. macgillivrayi*, *P. purpurea*, *P. scutellaria*, *Schefflera elongata*, *S. plerandroides*, *S. reginae*), либо в них накапливаются кристаллы. У *Cephalalaria*, *Schefflera seloi* склерификация скудная, при этом преобладает кристаллоносная паренхима. Друзы в клетках аксиальной паренхимы обнаружены у *Brassaiopsis*, *Cephalalaria*, *Delarbrea*, *Meryta* (*M. denhamii*, *M. «lecardii»*, *M. oxylaena*, *M. sinclairii*), *Neopanax*, *Polyscias elegans*, *Schefflera* (*S. actinophylla*, *S. elliptica*, *S. elongate*, *S. reginae*, *S. versteeghii*, *S. vieillardii*). Призматические кристаллы в клетках аксиальной паренхимы обнаружены у *Apiopetalum*, *Astrotricha*, *Cephalalaria*, *Delarbrea*, *Mackinlaya*, *Merita denhamii*, *Myodocarpus*, *Schefflera elliptica*, *S. elongate*. В клетках аксиальной паренхимы *Apiopetalum* обнаружен кристаллический песок в сочетании с призматическими кристаллами. У *Delarbrea harmsii* обнаружены стилоиды. Вертикальные секреторные каналы в проводящей вторичной флоэме выстланы одним слоем из 4–6 (8) эпителиальных клеток и окружены 1–3-слойными обкладками из клеток паренхимы. Диаметр просветов секреторных каналов варьирует у разных видов. Лубяные лучи одно- и многорядные. Многорядные лучи на тангентальном срезе имеют веретеновидную форму и у большинства изученных видов невысокие (менее 1,5 мм). У *Arthrophyllum*, *Astrotricha*, *Fatsia*, *Gastonia*, *Hedera helix*, *Meryta denhamii*, *Motherwellia*, *Polyscias australiana*, *P. dioica* (редко), *P. macgillivrayi*, *P. murrayi*, *Schefflera brevipedicellata*, *S. elliptica*, *S. versteeghii*, *S. vieillardii* обнаружены высокие (более 2 мм) лучи. Довольно часто многорядные лучи имеют однорядные окончания из 3–15 клеток (кроме *Aralia*, *Brassaiopsis*, *Delarbrea*, *Meryta denhamii*, *M. «helenae»*, *M. sinclairii*, *M. tenuifolia*, *Motherwellia*, *Myodocarpus*, *Polyscias australiana*, *P. cumingiana*, *P. dioica*, *P. murrayi*, *P. purpurea*, *P. scutellaria*, *P. willmottii*, *Schefflera reginae*). Радиальные секреторные каналы встречаются в лубяных лучах у *Delarbrea*, *Mackinlaya confusa*, *Myodocarpus*, практически у всех *Meryta* (кроме *M. balansae*, *M. «helenae»*, *M. macrophylla*), *Polyscias* (кроме *P. bellendenkeriensis*, *P. elegans*, *P. mollis*, *P. purpurea*) и у некоторых видов *Schefflera*.

Из-за увеличения периметра ствола непроводящая вторичная флоэма подвергается дилатации, при которой происходит растяжение и антиклинальные деления осевых и лучевых клеток паренхимы, а также – тангентальное растяжение полостей секреторных каналов. У большинства изученных видов в клетках дилатированных лучей накапливаются друзы, реже – призматические кристаллы, а у *Apiopetalum* – кристаллический песок.

У всех исследованных нами представителей *Araliaceae* строение коры имеет ряд общих черт, таких как присутствие секреторных каналов в кортексе и во вторичной флоэме, наличие двух типов осевой паренхимы (сопровождающей проводящие элементы и образующей обкладки секреторных каналов) в составе вторичной флоэмы, отсутствие лубяных волокон. Анализ нашего материала выявляет, однако, отчетливые экологические тенденции в эволюции коры исследованных таксонов. Так, наличие тонкостенных идиобластов в кортикальной паренхиме характерно только для представителей *Araliaceae*, распространённых в умеренной зоне Северного полушария, а диффузная дилатация встречается у них чаще, чем среди тропических и субтропических видов. Кроме того, у видов из умеренной зоны не были найдены призматические кристаллы в клетках осевой паренхимы, склерифицированные клетки перидермы и радиальные секреторные каналы. Мы пока не можем объяснить адаптивное или функциональное значение этих различий в строении коры между таксонами из разных климатических зон. Очевидно, однако, что картина структурного разнообразия коры *Araliaceae* и близких семейств определяется не столько их филогенетическими связями, сколько особенностями адаптации их представителей к различным условиям обитания. Для решения систематических и филогенетических проблем можно использовать только совокупность признаков коры.

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 06-04-48003).

Литература

- Оскольский А. А. Анатомия древесины Аралиевых. СПб, 1994. 106 с.
 Раскатов П. Б. Анатомия вегетативных органов древесных растений. Воронеж, 1974. 101 с.
 Frodin D. G., Govaerts R. World checklist and bibliography of *Araliaceae*. London, 2003. 444 p.
 Plunkett G. M., Lowry P. P II, Ninh V. Vu. Phylogenetic relationships among *Polyscias* (*Araliaceae*) and close relatives from the western Indian Ocean basin // Intern. J. Plant Sci. 2004. Vol. 165. N 5. P. 861–873.
 Viguiet R. Recherches anatomiques sur la classification des Araliacées. Paris, 1906. 210 p.

СТРОЕНИЕ ПЛОДА *LOZANELLA ENANTIOPHYLLA* (D.SM.) KILLIP & MORTON (*URTICALES*) В СВЯЗИ С ТАКСОНОМИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ РОДА

Кравцова Т.И.¹, Меликян А.П.²

¹ Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН,

² Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Неотропический род *Lozanella* (*L. trematoides*) был описан J. M. Greenman в 1905 г. Это двудомные древесные растения (деревья или кустарники) с супротивными листьями и ветвями, пазушными цимозными соцветиями и мелкими зеленоватыми костянковидными плодами. Нет сомнения, пишет Гринман, что этот род относится к *Celtideae* (*Celtidaceae*), и является родственным, с одной стороны, с *Celtis*, а с другой – с *Trema*. От обоих он отличается супротивным, а не очередным листорасположением, а от *Trema*, кроме того, расположенными на ножке более или менее открытыми цимозными соцветиями и широкими семядолями. На близость *Lozanella* к роду *Trema* указывает тот факт, что ранее этот вид был описан D. Smith из Коста-риканского материала, как *Trema enantiophylla* (Killip & Morton, 1931). Второй вид рода – *L. permolis*, описали в 1931 г. из Боливии и Перу E.P. Killip & C.V. Morton. В Бургер (Burger, 1977) отмечает, что род *Lozanella* уникален в семействе из-за своих супротивных листьев и необычных пазушных прилистников, которые стали язычковидными и сросшимися в основании, образуя межчерешковый гребень (кольцо).

Из эмбриологических и карпологических признаков, указывающих на принадлежность рода к *Celtidaceae*, эти авторы отметили короткий, разделенный до основания столбик, 2 рыльца, один висячий семязачаток, согнутый зародыш, плод – костянку. Некоторые разногласия имеются в характеристике зародыша, который по описанию Greenman (1905), согнут, по Burger (1977), слегка согнут (как и семядоли), по Killip & Morton (1931), имеет широкие, едва согнутые семядоли. Этот признак, пишут Killip & Morton (1931), отличает род *Lozanella* от других родов *Celtidoideae* (*Celtidaceae*), имеющих либо широкие закрученные (contorted) семядоли, как *Celtis*, либо более узкие, согнутые вниз (recurved), как *Trema*, *Parasponia*, *Aphanathe*, *Gironniera* и *Chaetacme*; в связи с этим, родственные связи лозанеллы с перечисленными выше родами, которые все (кроме *Trema*) из тропиков Старого Света, остаются неясными.

Из других характерных признаков рода *Lozanella* отмечены: сохраняющийся при плодах мясистый 5-6-лопастной околоцветник с продолговатыми, тупыми, реснитчато-окаймленными долями, срастающимися в основании; костянки, по длине лишь слегка превышающие околоцветник; мясистый подпестичный диск, густо опушенный длинными волосками.

В. В. Черник (1977, 1980) обнаружил у представителей семейства *Celtidaceae* два типа косточки: 1. образованную эндокарпием и твердым мезокарпием (*Celtis* и близкие роды); 2. однослойную, только из эндокарпия, то есть, развивающуюся из внутренней эпидермы стенки завязи (*Lozanella*, *Trema*, *Parasponia* и др.). Таким образом, заключает Черник, по строению косточки, образованной одним рядом каменных клеток, сближаются роды *Lozanella*, *Trema*, *Parasponia*, *Gironniera* и *Aphananthe*. *Lozanella* (*L. enantiophylla*) имеет, согласно его результатам, много общего с другими родами каркасовых по строению склерейд эндокарпия.

У И. А. Грудзинской (1994) возникли сомнения относительно принадлежности рода *Lozanella* к группе *Ulmaceae* – *Celtidaceae*. По ее мнению, таксономические признаки этого рода: супротивное расположение листьев, внутриветвистые прилистники, сохраняющийся и разросшийся при плодах околоцветник, суббазальный и почти ортотропный семязачаток, почти прямой зародыш, уртикоидные тычинки указывают на его принадлежность к семейству *Urticaceae* (трибе боемериевых).

Нужно отметить, что недавние молекулярные исследования показали генетическую близость *Celtidaceae* и *Cannabaceae*. Поэтому в настоящее время положение семейства *Celtidaceae* изменено: оно включено в семейство *Cannabaceae* (Soltis et al., 2000, 2005; Sytsma et al., 2002; APG II, 2003).

Задачей нашей работы было изучение морфолого-анатомического строения плода у *Lozanella enantiophylla* и представителей сближаемых с этим родом семейств *Celtidaceae*, *Cannabaceae* и *Urticaceae* с целью поиска дополнительных признаков, способствующих прояснению вопроса о таксономическом положении рода *Lozanella* в порядке *Urticales*. Особое внимание обращали на структуру косточки, которая является ценным, таксономически значимым признаком в этой группе (Черник, 1977, 1980; Manchester, 1989; Sattarian,

van der Maesen, 2006). Материалом послужили полученные из Гербария Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и карпологической коллекции Музея БИН зрелые плоды *L. enantiophylla* и 14 видов из родов *Trema*, *Parasponia*, *Gironniera*, *Aphanathe*, *Cannabis*, *Humulus*, *Humulopsis* (*Humulus japonicus* Sieb. et Zucc.).

По нашим наблюдениям, плод *Lozanella* – пиренариевидный антокарпий. В отличие от *Trema* и других *Celtidaceae*, околоцветник которых не разрастается, а высыхает и не принимает участия в образовании плода, у *Lozanella* происходит частичный перенос функции мясистого перикарпия на околоцветник, поэтому пиренарий (нередко называемый в этой группе верхней синкарпной костянкой) заключен в дополнительный сочный покров. В околоцветнике, однако, сохраняется подпестичный диск с густым опушением, имеющийся также у *Trema*. Плод-антокарпий *L. enantiophylla* около 3 мм длиной и шириной, желтоватый, латерально уплощенный, с 2-мя округлыми ребрами; 4–6-лопастной околоцветник, покрывающий большую часть пиренария, в основании сростается с ним и образует мясистую двуллопастную ножку. Выступающая из околоцветника верхушка плода в центре с небольшим ямчатым носиком (остаток короткого, разделенного до основания столбика). Околоцветник асимметричный, с долями неравной величины; краевые доли, закрывающие ребра плода, килеватые.

Косточка белая, 1.4 мм длиной, 1.6 мм шириной, яблоковидная, с носиком на вогнутой верхушке, с ровной поверхностью и неправильно-ячеистой и редко-мелкобугорчатой ультраскульптурой. Клетки, видимые с поверхности, крупные (40–60 мкм дл.), неправильно-полигональные, вытянутые в разных направлениях, с вогнутой наружной стенкой и слегка волнистыми радиальными стенками, на которых видны небольшие утолщения в виде продольных складок. Бугорки образованы твердым содержимым некоторых клеток, имеющим вид коротких столбиков и выступающим над соседними «пустыми» клетками. Оболочки клеток этого слоя, по-видимому, импрегнированы кремнеземом, так как после обработки плавиковой кислотой они утоньшаются, а минеральное содержимое (как и бугорки) исчезает. Нижележащий слой, видимый на такой косточке местами отчетливо, образован очень мелкими (10–25 мкм дл.), сильно лопастными склереидами с ямчато-сетчатыми утолщениями на внутренней тангентальной стенке.

Лопасте сохраняющегося при плодах околоцветника значительно утолщены, на поперечном срезе серповидные до полулунных, с 6 проводящими пучками, в средней части 360–560 мкм толщиной, 8–10-слойные, паренхимные. Клетки наружного субэпидермального слоя – округлые, крупные, по-видимому, слизевые. Все клетки околоцветника содержат хлоропласты.

Перикарпий в середине латеральных сторон плода 240–255 мкм толщиной, 9–10-слойный, дифференцирован на экзо-, мезо- и эндокарпий; его внутренняя склерифицированная часть, косточка, 108–128 мкм толщиной.

Экзокарпий однослойный, паренхимный, развивается из наружной эпидермы стенки завязи, его клетки округлые или вытянуты тангентально, с утолщенной наружной тангентальной стенкой.

В мезокарпии можно различить несколько зон: наружная, образующая мякоть плода, состоит из 5–6 слоев тонкостенных паренхимных клеток; отдельные клетки наружного, прилегающего к экзокарпию, слоя крупные, округлые, очевидно, содержат слизь. Массивные ребра плода образованы двумя тяжами склеренхимы (волокон), проходящими в этой зоне вдоль дорзальных проводящих пучков плодолистиков, на латеральных сторонах плода видны латеральные проводящие пучки. Внутренняя зона мезокарпия склерифицирована и входит в состав косточки, которая состоит из трех морфологически различных клеточных слоев: наружный образован крупными клетками мезокарпия с утолщенной и вогнутой в нижележащий слой внутренней тангентальной стенкой; часть этих клеток заполнена твердым аморфным минеральным содержимым. Средний слой, примыкающий к склереидам эндокарпия, образован описанными выше мелкими, сильно лопастными склереидами, также заполненными аморфным минеральным содержимым, очевидно, кремнеземом, растворяющимся после обработки плавиковой кислотой. Радиальные стенки этих клеток в основании утолщены, пористые, в верхней части тонкие и слабоволнистые. Этот слой был ошибочно описан Черник (1977, 1980) у изученных им представителей семейства *Celtidaceae* как слой, состоящий из тонкостенных паренхимных клеток.

Эндокарпий образован одним слоем бесцветных радиально удлинённых макросклерид 104–112 мкм высотой, с извилистыми, пористыми радиальными стенками, сходных со склереидами у *Cannabis sativa* (Vaughan 1970). В плане склереиды сильно волнистые, благодаря сближенным лопастям оболочки – с округлыми или овальными очертаниями.

Семенная кожура 10–20 мкм толщиной, из двух уплощенных танинсодержащих слоев – экзотесты и эндотегмена, остатки других слоев интегументов трудноразличимы. Танины распределены неравномерно и местами отсутствуют в обоих слоях семенной кожуры. Клетки экзотесты линейные, вытянуты вдоль семени; эндотегмен образован мелкими, полигональными, неориентированными вдоль семени клетками со слегка утолщенными радиальными стенками. Ультраскульптура семенной кожуры продольно исчерченная («паркетная»). Такая же ультраскульптура семенной кожуры была описана Т. Takaso & Н. Tobe (1990) у второго вида рода – *L. permollis*.

Зародыш 0,9–1,0 мм длиной, зародышевый корешок согнут под прямым углом к семядолям.

Полученные нами результаты по сем. *Celtidaceae* показали значительное сходство косточки *Lozanella* с косточками у представителей родов *Trema*, *Parasponia* и *Gironniera*, не намного превышающими ее по величине. Более обособлен по этому признаку род *Aphanathe*, имеющий крупную косточку. Косточки *Lozanella* и всех изученных ка-

красовых имеют общий план строения. В них различимы 3 слоя: наружный крупноклеточный, с минеральными включениями (в основном в отдельных клетках), средний – из мелких склереид, заполненных аморфным кремнеземом (у большинства родов, как и у *Lozanella*, лопастных) и внутренний – из склереид эндокарпия. Поэтому при описании плодов *Celtidaceae* правильнее различать косточку и собственно эндокарпий. По форме косточки, ее поверхности и ультраскульптуре (неправильно-ячеистой с извилистыми радиальными стенками клеток и вертикальными тяжами утолщений на них), а также радиальной удлинённости склереид эндокарпия наибольшее сходство с *Lozanella* имеет *Girroniera celtidifolia*, хотя минеральные включения в клетках наружного слоя косточки не обнаружены (возможно, в связи с недостаточной зрелостью плодов). Косточки видов рода *Trema* характеризуются более скульптурированной поверхностью (бугорчато-складчатой, ребристой, бугорчато-ребристой), наличием выступающего минерального содержимого в отдельных клетках наружного слоя и двумя вариантами ультраскульптуры. У *T. amboinensis*, *T. aspera*, *T. guineense*, а также у *Parasponia andersoni* она ячеистая на выступающих участках, округло-полигональные, изодиаметрические клетки имеют пористые радиальные и внутренние стенки; у *T. cannabina*, *T. lamarckiana*, *T. micrantha*, *T. orientalis* ультраскульптура от сглажено-ячеистой и точечно-бугорчатой до неопределенной (почти бескульптурная), с неразличимыми границами клеток; нередко хорошо видна лишь вторичная скульптура – ямчато-сетчатые утолщения клеточных стенок.

Признаками, отличающими *L. enantiophylla* от изученных каркасовых, таким образом, являются: тип плода, оригинальная форма белой косточки, бесцветные (а не окрашенные танинами) радиально удлиненные склереиды эндокарпия с извилистыми радиальными стенками, необычным образом согнутый зародыш. Для семейства *Celtidaceae* отмечено, однако, значительное разнообразие формы зародыша, который может быть специфичным для отдельного рода (Грудзинская, 1967).

Сравнительное изучение перикарпия показало, что у *Celtidaceae* и *Cannabaceae* имеется не только генетическое сходство, но и сходство в строении перикарпия: косточка *Lozanella* и других *Celtidaceae* сходна с внутренней частью перикарпия всех коноплевых. Общая характерная черта – наличие над эндокарпием из очень крупных склереид (нередко макросклереид) слоя мелких лопастных клеток, заполненных аморфным минеральным содержимым. Наружный слой косточки, по-видимому, отсутствует у *Cannabis sativa* и *Humulus lupulus*, однако имеется у *Humulopsis scandens* (*Humulus japonicus*), при этом выступающее минеральное содержимое в его клетках отсутствует. Различия между родами коноплевых касаются, кроме того, формы склереид, радиально удлиненных с извилистыми радиальными стенками (*Cannabis*, *Humulopsis*) или кубовидных с прямыми радиальными стенками (*Humulus*), а также формы зародыша.

Подобное строение твердой внутренней части перикарпия найдено и у представителей 3-х близких родов *Urticaceae* из трибы бемериевых – *Gibbsia*, *Leucosyke* и *Maoutia* (Кравцова, 2001). Однако, бугорки поверхности образованы выступающим минеральным содержимым клеток среднего, а не наружного, ее слоя. Это сходство является, по-видимому, результатом параллельного развития. В результате сравнительно-карпологических исследований порядка *Urticales* установлено, что перикарпии представителей близких семейств и подсемейств семейства *Urticaceae* нередко являются вариантами одного типа, различающимися лишь структурными деталями (Меликян, 1973; Кравцова, 2003, 2007). Род *Lozanella* не соответствует семейству *Urticaceae* также по строению зародыша. Для крапивных характерен однотипный зародыш: не согнутый, прямой или слегка изогнутый, лопатовидный (Weddel, 1856–1857; Грудзинская, 1967).

Оценивая полученные результаты, мы пришли к выводу, что по признакам цветка, гинецея и перикарпия, особенно, морфолого-анатомическому строению и микроморфологии косточки, род *Lozanella* близок к родам семейства *Celtidaceae* и должен рассматриваться в его пределах.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 07-04-01091).

Литература

- Грудзинская И. А. *Ulmaceae* и обоснование выделения *Celtidoideae* в самостоятельное семейство *Celtidaceae* Link. // Бот. журн. 1967. Т. 52. № 12. С. 1723–1749.
- Грудзинская И. А. Систематическое положение рода *Lozanella* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 1994. Т. 79. № 10. С. 33–36.
- Кравцова Т. И. Строение перикарпия у представителей трибы *Boehmerieae* (*Urticaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 6. С. 18–39.
- Кравцова Т. И. Об основных направлениях структурной эволюции плода в семействе *Urticaceae* // Вопросы сравнительной и экологической анатомии растений. Тр. БНИИ СПбГУ. 2003. № 50.
- Кравцова Т. И. Система семейства *Urticaceae* // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 1. С. 3–28.
- Меликян А. П. Сравнительная анатомия семенной кожуры *Hamamelidales* и близких порядков в связи с их систематикой: Автореф. дисс... доктора биол. наук. Ереван, 1973. 51 с.
- Черник В. В. Анатомо-морфологические особенности строения репродуктивных органов представителей семейств *Ulmaceae* Mirb. и *Celtidaceae* Link.: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1977. 16 с.
- Черник В. В. Особенности строения и развития перикарпия представителей семейств *Ulmaceae* и *Celtidaceae* // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 4. С. 521–531.
- Angiosperm Phylogeny Group (APG). An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and

- families of flowering plants: APG 2. // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 141. N 4. P. 399–436.
- Burger W. *Ulmaceae* // Flora Costaricensis (ed. W.Burger). Fieldiana Botany. 1977. Vol. 40. P. 83–93.
- Greenman J. M. Descriptions of spermatophytes from southwestern United States, Mexico, and Central America // Proc. Amer. Acad. Arts and Sci. 1905. Vol. 41. N 9. P. 235–270.
- Killip E. P., Morton C. V. The genus *Lozanella* // J. Wash. Acad. Sci. 1931. Vol. 21. N 14. P. 336–339.
- Manchester S. R. Systematic and fossil history of the *Ulmaceae* // P. R.Crane & S. Blackmore (eds.). Evolution, systematics and fossil history of the *Hamamelidae*. The systematic association. Special vol. N 40B. Oxford, 1989. Vol. 2. «Higher» *Hamamelidae*, P. 221–251.
- Sattarian A., van der Maesen L. J. G. Endocarp morphology of African *Celtis* (*Celtidaceae/Ulmaceae*) // Blumea. 2006. Vol. 51. N 2. P. 389–397.
- Soltis D. E., Soltis P. S., Chase M. W., Mort M., Albach D., Zanis V., Savolainen V., Hahn W., Hoot S., Fay S., Axtell M., Swensen S., Nixon K., Farris J. Angiosperm phylogeny inferred from a combined data set of 18S rDNA, *rbcL* and *atpB* sequences // Bot. J. Linn. Soc. 2000. Vol. 133. P. 381–461.
- Soltis D. E., Soltis P. S., Endress P. K., Chase M. W. Phylogeny and evolution of Angiosperms. Sunderland. 2005.
- Sytsma K. J., Morawetz J., Pires J. C. et al. Urticalean rosids: circumscription, rosid ancestry, and phylogenetics based on *rbcL*, *trnL-F* и *ndhF* sequences // Amer. J. Bot. 2002. Vol. 89. N 9. P. 1531–1546.
- Takaso T., Tobe H. Seed coat morphology and evolution in *Celtidaceae* and *Ulmaceae* (*Urticales*) // Bot. Mag. Tokyo. 1990. Vol. 103. N 1069. P. 25–41.
- Vaughan J. G. The structure and utilization of oil seeds. London, 1970. 280 p.
- Weddel H. A. Monographie de la famille des Urticacées. 1856-1857 // Archiv. Mus. Hist. Nat. (Paris). T. 9. P. 1–592.

МИКРОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *PULMONARIA* L.

Круглов Д. С., Ханина М. А.

Новосибирск, Новосибирский государственный медицинский университет

В процессе проведения скрининга, направленного на поиск новых лекарственных растений, обязательным является ботаническое исследование, целью которого служит установление совокупности морфологических признаков, позволяющих дифференцировать лекарственное растение от близкородственных видов.

В результате проведенных исследований (Круглов, Ханина, 2006) было установлено, что медунца мягчайшая (*Pulmonaria mollissima* A. Керн) семейства *Boraginaceae*) является перспективным лекарственным растением для использования в фитотерапии железодефицитной анемии. Исходя из принципа филогенетического родства, можно ожидать подобное действие и у медуниц других видов.

Как указывалось ранее (Флора СССР, 1953) наиболее распространены следующие виды медуниц – из ряда *Asperae* – м. лекарственная (*P. officinalis* L.) и м. неясная (*P. obscura* Dumort); из ряда *Molles*, наряду с собственно *P. mollissima* м. красная (*P. rubra* Schott) и близкий к ней вид – м. Филяровского (*P. filarszkyana* Javorka); из ряда *Strigosae* – м. узколистная (*P. angustifolia* L.).

Сама м. мягчайшая имеет широкий дизъюнктивный евросибирский ареал, в отдельных частях которого совместное произрастание нескольких видов медуниц достаточно распространено, а в прикарпатском локусе ареала произрастают совместно все указанные виды (Flora Europae, 1972). Для решения целей ботанической составляющей фармакогностического скрининга представляется актуальным микроморфологическое исследование указанных видов медуниц.

В качестве объектов для исследования были выбраны розеточные листья видов медуниц, собранные в конце фазы цветения (таблица 1).

Таблица 1

Места произрастания объектов исследования

Вид	Место произрастания
<i>P. angustifolia</i>	Беларусь. Гомельская область. Житковичский район в 11 км к юго-востоку от г. Турова. Смешанный лес
<i>P. obscura</i>	Россия. Ярославская область. Большесельский район. Окрестности с. Шельшедом. Смешанный лес
<i>P. rubra</i>	Украина. Черновицкая область. Важницкий район. с. Селятин. Хвойный лес
<i>P. officinalis</i>	Латвия. Окрестности г. Юрмала. Хвойный лес
<i>P. mollissima</i>	Россия. Новосибирская область. Колыванский район в 8 км к северо-западу от п. Катковский. Смешанный лес

Микроморфологическое исследование проводилось на препаратах с поверхности листа с использованием микроскопов «Микмед» с увеличением от 4х10 до 15х40, а также с использованием цифровой фотографии на микроскопе «Axioskop 2 Plus» на увеличениях до 400X в проходящем свете. При приготовлении препаратов применялось осветление в 5% растворе натрия гидроксидом, с последующей заливкой хлоралгидратом.

Численное определение отдельных морфологических элементов на микропрепаратах проводили путем подсчета элементов в поле зрения микроскопа при увеличении 4х10. Результаты усредняли по 10-ти определениям.

На основании результатов микроскопического исследования можно выделить ряд анатомических параметров общих для всех изучаемых видов медуниц:

- клетки нижней эпидермы листа извилисто-стенные, а верхней – слабоизвилисто-стенные, почти прямостенные;
- устьица аномоцитные приподнятые (рис. 1);
- для розеточного листа характерно наличие мощного слоя складчатой кутикулы на поверхности эпидермы

Для всего растения в целом, как ранее отмечалось (Bolliger, 1982), характерно наличие многообразных и многочисленных волосков на всех надземных органах.

Были выявлены волоски следующих типов:

1. Простые одноклеточные толстостенные волоски ретортоидной формы имеющие диаметр в основании 100 -150 μm и высоту до 1,5мм
2. Простые одноклеточные тонкостенные волоски конической формы, имеющие диаметр в основании 50 μm и высоту 200-300 μm
3. Головчатые железистые волоски с одноклеточной ножкой и сфероидальной одноклеточной головкой;
4. Головчатые железистые волоски с многоклеточной однорядной ножкой и сфероидальной одноклеточной головкой;
5. Головчатые железистые волоски с многоклеточной однорядной ножкой и 2-3-х клеточной сфероидальной головкой (рис 2).

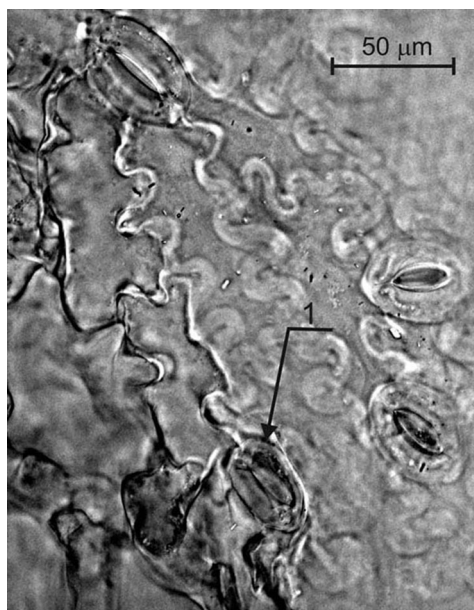


Рис. 1. Препарат с поверхности нижней стороны листовой пластины

1 – приподнятое аномоцитное устьице

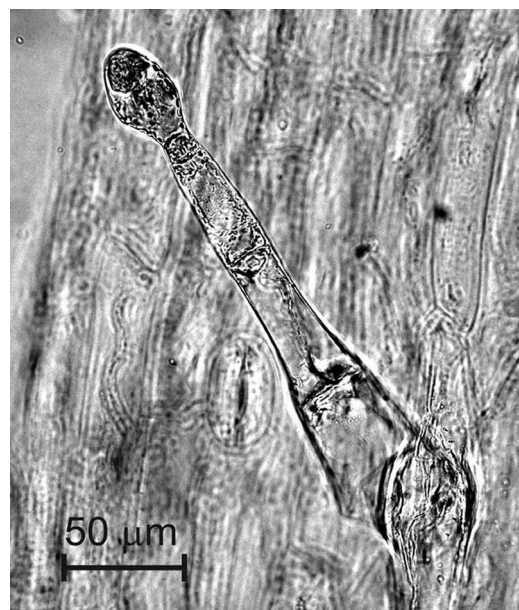


Рис. 2. Головчатый железистый волосок с двухклеточной сфероидальной головкой на эпидерме стебля *P. mollissima*

Локализация типов волосков по органам неоднородна. На верхней эпидерме листьев представлены в основном волоски 1-го – 2-го типов, а на нижней стороне больше встречается головчатых железистых волосков, причем они локализируются в основном вдоль центральной жилки и по краю листа. Железистые волоски с двухклеточной головкой локализируются на эпидерме стебля и были выявлены в единичных количествах только у *P. mollissima*. Было установлена также различная степень опушения на верхней и нижней сторонах листовой пластины. Для численной оценки выявленного различия был предложен коэффициент равномерности опушения α , равный:

$$\alpha = \frac{n_1}{n_2}, \text{ где}$$

n_1 и n_2 – среднее количество волосков всех типов в поле зрения микроскопа на нижней и верхней стороне листовой пластины соответственно. Рассчитанные значения коэффициента α приведены в таблице 2.

Таблица 2

Значения коэффициента равномерности опушения α для медуниц различных видов

Вид	<i>P. officinalis</i>	<i>P. obscura</i>	<i>P. mollissima</i>	<i>P. rubra</i>	<i>P. angustifolia</i>
α	0,09±0,01	0,12±0,02	1,0±0,07	1,0±0,12	0,35±0,02

Статистическая обработка полученных результатов показала, что на уровне значимости $P=0,95$ по t-критерию Стьюдента равномерность опушения значимо отличается для медуниц различных рядов – от равномерного опушения обеих сторон листовой пластины для *P. mollissima* и *P. rubra* (ряд *Molles*), до резко неравномерного опушения *P. officinalis* и *P. obscura* (ряд *Asperae*). Таким образом, была установлена значимая корреляция между равномерностью опушения листовой пластины и принадлежностью вида к определенному ряду.

В целом при близости морфологической структуры исследованных видов рода *Pulmonaria*, для *P. mollissima* можно выделить характерные отличительные микроморфологические признаки:

- равномерное опушение обеих сторон листовой пластинки;
- наличие головчатых железистых волосков с многоклеточной однорядной ножкой и 2-3-х клеточной сфероидальной головкой.

Полученные результаты дают возможность использовать выявленные микроморфологические особенности в качестве диагностических признаков, позволяющих дифференцировать в измельченном состоянии м.мягчайшую (*P. mollissima*) от близкородственных видов рода *Pulmonaria*.

Литература

- Круглов Д. С., Ханина М. А. Параметрический подход к классификации лекарственных растений, применяемых в фитотерапии анемий // Материалы X Межд. съезда «Фитофарм 2006», СПб. 2006. С.193–198
- Флора СССР: т. XIX. Под ред. В.Л. Комарова. М. – Л., 1953. 751с.
- Bolliger M. Die Gattung *Pulmonaria* in Westeuropa. Stuttgart, 1982, 215 S.
- Flora Europae: *Diapensiaceae-Myoporaceae* // Eds. T. G. Tutin et al. Vol.3. Cambridge, 1972. 399p.

ПОЛИМОРФИЗМ ЛИСТЬЕВ В РОДАХ *CHAMAECYPARIS* SPACH И *THUJA* L.: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ

Матюхин Д.Л.

Москва, Российский государственный аграрный университет им. К.А. Тимирязева

Роды *Chamaecyparisy* Spach и *Thuja* L. в настоящее время считаются достаточно далекими в пределах семейства. В широко используемой системе Li (Денисова, Пилипенко, 1978, Krüssmann, 1979, Schultze-Motel, 1992) они относятся к разным трибам. В то же время, по структуре вегетативных побегов и, в частности, листьев типовые формы видов этих родов весьма сходны. И у кипарисовиков, и у туй в побеговой системе четко различаются радиально-симметричные ростовые побеги и дорсовентральные филломорфные ветви (платикладии) с ограниченным ростом. Ростовые побеги со временем либо формируют скелетные ветви, либо завершаются филломорфной ветвью, филломорфные ветви же, после завершения роста (обычно 2–3 сезона), через несколько лет отмирают и опадают целиком.

На ростовых побегах развиваются листья специфического строения: с низбегающим на междоузлие основанием и чешуевидной пластинкой (отгибом). У кипарисовиков эта пластинка с острой или тупой верхушкой. По продольной оси с желобком. У туй – с колючкой на верхушке, одной или несколькими смоляными желёзками.

На филломорфных ветвях в соседних узлах чередуются два типа: приросшие к плоской части уплощенной оси фациальные и сложенные продольно и отстоящие латеральные. На нижней стороне ветви фациальный и половинки латеральных листьев несут устьичные полоски (у *Thuja occidentalis* устьичные полоски желтоватые и мало заметны). У кипарисовиков фациальные листья на верхней стороне платикладия часто имеют желобок, у туй – смоляную желёзку.

Весьма отличны от описанных ювенильные листья, развивающиеся на главном и побегах первого порядка ветвления у проростков и ювенильных растений обоих родов. Эти листья линейные или линейно-ланцетные, уплощенные, без низбегающего основания. Устьичные полоски на обеих сторонах листа. Листорасположение мутовчатое (обычно по 4). Эти листья характерны для обоих родов.

У форм родов *Chamaecyparisy* и *Thuja* листья более разнообразны. Среди них наиболее известны так называемые «ювенильные» формы с игловидными листьями. На наш взгляд, это сборная группа форм, у одних листья по строению сходны с семяздолями и ювенильными листьями (*Chamaecyparisy pisifera* 'Squarrosa', *Thuja occidentalis* 'Ericoides' и др.), у других с треугольно-линейными уплощенными листьями (*Chamaecyparisy pisifera* 'Boulevard', *Thuja occidentalis* 'Bowling Ball'), сходными с листьями *Cunninghamia* R.Br.

Особый интерес вызывают листья некоторых форм кипарисовиков, не имеющих структурных подобий у туй, и, наоборот, листья имеющиеся у форм туй, но не встречающиеся у кипарисовиков.

У группы форм 'Plumosa' *Chamaecyparisy pisifera*, *Ch. obtusa* 'Coralliformis' и некоторых других, имеются листья с широким основанием, равномерно сужающимися к верхушке. Они сходны с шиловидными листьями, обычными для таксодиевых и араукариевых (Мейен, 1987). В отличие от шиловидных листьев, листья 'Plumosa'-типа не имеют восходящей части основания листа (есть только нисходящая) и не образуют листовых подушек. Такие листья располагаются супротивно на веточках последнего порядка, входящих в «вайеподобные» системы побегов, с продолжительно нарастающей центральной ветвью и боковыми веточками с ограниченным ростом, характерными для большинства араукарий, только у последних шиловидные листья. Такие же системы побегов известны у некоторых кипарисов (*Cupressus cashmeriana* Roule и др.), листья которых сходны с листьями указанных форм кипарисовиков. Можно предположить, что этот тип листьев у кипарисовиков результат пробуждения некой онтогенетической программы, общей с кипарисами, и иллюстрирует закон гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И.Вавилова и «правила Кренке» (Мейен, 1978).

Одной из самых интересных в морфогенетическом плане форм туй является *Thuja occidentalis* 'Bodmeri'. У этой формы боковых побегов последнего порядка происходит смена листорасположения с супротивного на мутовчатое (мутовки по 3 или по 4 листа), при этом деление на фациальные и латеральные листья в соседних узлах сохраняется. В результате побег на поперечном срезе приобретает форму трехлучевой или четырехлучевой звезды. На ростовых побегах у этой формы листорасположение становится мутовчатым (мутовки по 6-8 листьев), сами же листья чешуевидные с низбегающим основанием и почти полностью приросшим к стеблю отгибом. В отличие от листьев ростовых побегов типовой формы, они лишены колючей верхушки и железки. Отсутствие этих структур, а также многочисленные мутовки, позволяют предположить, что эти листья возникли в результате недоразвития пластинки из ювенильных, онтогенетическая программа которых каким-то образом сцеплена с формированием многочисленных мутовок, характерных для главного побега.

При анализе установленного полиморфизма листьев у *Chamaecyparisy* Spach и *Thuja* L. можно констатировать наличие некоего исходного набора структур, общего для обоих родов (листья ростовых побегов, латеральные и фациальные листья филломорфных ветвей, (листья ювенильного типа, сходные с семяздолями). Возможно, этот набор свойственен многим линиям эволюции в семействе *Cupressaceae*, независимо от того, есть филломорфные ветви у типовых форм видов. Кроме этого набора имеются варианты строения листьев, отличные от исходных, но имеющиеся у форм и кипарисовиков, и туй (прежде всего «ювенильные» формы), а также специфичные структуры листьев. Рассматривая способы преобразования типов листа («рефрены» в смысле Мейен, 1978), можно оценить вероятность появления отдельных типов листьев в других родах (*Cupressus*), тенденции формообразования и систематическую близость родов.

Литература

- Денисова Г. А., Пилипенко Ф. С. Семейство кипарисовые (*Cupressaceae*) // Жизнь растений. М., 1978. Т. 4. С. 383–397.
 Мейен С. В. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 495–508.
 Мейен С. В. Основы палеоботаники. М., 1987. 403 с.
 Krüssmann G. Die Nadelgehölze. 3 Aufl. Berlin, Hamburg, 1979. 264 S.
 Schultze-Motel J. Familie Zypressengewächse, *Cupressaceae*. // Urania Pflanzenreich. Moose, Farne, Nacktsamer. Leipzig, Jena, Berlin, 1992. S. 336–344.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ РОДА *CAMELLIA* L. (*THEACEAE*)

Меликян А. П.¹, Романов М. С.², Бобров А. В.¹

¹ Москва, Московский государственный университет

² Москва, Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН

Семейство *Theaceae* s. str. (excl. *Ternstroemiaceae* и *Sladeniaceae* – см. Stevens, Dressler & Weitzman, 2003; Stevens & Weitzman, 2003; Weitzman, Dressler & Stevens, 2003) характеризуется верхними ценокарпными плодами, развивающимися из завязи, разделенной ложными септами плацентарного происхождения («вторичная синкарпия»). Только *Piquetia piquetiana* (Pierre) Hallier fil. обладает гемценокарпными гинецеем и плодом, вскрывающимся по дорзальным швам (Luna & Villaseñor, 1996; Stevens, Dressler & Weitzman, 2003).

Сухие деревянистые плоды всех остальных родов *Theaceae* s. str. вскрываются локулицидно (*Apterosperma oblata* H. T. Chang, *Camellia*, *Dankia langbianensis* Gagnep., *Pyrenaria p. p.*, *Stewartia*) или септицидно (*Gordonia*, *Pyrenaria p. p.*, *Schima*). У *Franklinia* оба способа вскрывания сочетаются: верхняя часть плода вскрывается локулицидно, а нижняя – септицидно. У наиболее специализированных таксонов *Theaceae* плоды псевдомономерные и невскрывающиеся – малосеменные (*Yunnanea p. p.*) или односеменные (виды *Pyrenaria* и *Yunnanea*) (Luna & Ochoterena, 2004).

Основываясь на экзоморфных признаках, плоды *Theaceae* относят к полиморфному и гетерогенному типу – коробочкам (Каден, 1964; Левина, 1987; Cronquist, 1988; Ming, 2000; Stevens, Dressler & Weitzman, 2003; Takhtajan, 1997). В этот тип плода, установленный J. Gaertner (1788), включают сухие вскрывающиеся (обычно многосеменные) плоды огромного числа семейств *Magnoliophyta*. Однако изучение анатомической структуры перикарпия убедительно свидетельствует, что «коробочка» (в широком понимании термина) является типом искусственным, сборным (Corner, 1976; Rasmussen *et al.*, 2006; Rimskaya & Melikian, 2006; Rohwer, 1996, 1997; Roth, 1977; Steinbrink & Schinz, 1908). Оригинальные исследования плодов представителей более 200 семейств покрытосеменных позволили нам установить, что сухие вскрывающиеся плоды – коробочки s. l. – представляют собой 3 самостоятельных морфогенетических типа (Бобров, Меликян и Романов, 2008). Морфогенетические типы плодов мы выделяем, базируясь на анатомической структуре перикарпия, рассматривая экзоморфные признаки (консистенцию перикарпия, филлотаксис карпелл, мерность плода, число семян, способ вскрывания, дробность, членистость *etc.*) как основу для разделения морфогенетических типов на подчинённые единицы – подтипы (первого, второго и последующих порядков). Важнейшим признаком для выделения морфогенетического типа плода является анатомическая дифференциация мезокарпия и эндокарпия, тогда как структура экзокарпия (находящегося в постоянном взаимодействии с внешней средой) у разных типов плодов более однообразна. «Подчинённое» значение периферической зоны стенки плода по сравнению с внутренней ярко иллюстрирует структура нижних плодов. Экстракарпельлярная часть перикарпия нижнего плода образована покровной (эпидерма +/- гиподерма) и основной зонами; последняя у всех изученных представителей сложена той же тканью, что и расположенный глубже мезокарпий (е. г., Трифонова, 2000; Трифонова и Ембатурова, 2000). Следуя Е. J. H. Corner (1976), использовавшему для выделения типов семян признак локализации склеренхимы в семенной кожуре, мы придаём большое значение тому, какая именно зона перикарпия выполняет механическую функцию.

При анализе анатомического строения перикарпия – как и вообще при анализе любых биологических объектов – чрезвычайно важно сравнивать гомологичные структуры. К сожалению, термины «экзокарпий», «мезокарпий» и «эндокарпий» обычно используются для обозначения топографических зон перикарпия, что приводит исследователей к ошибочным заключениям. Мы полагаем, что указанные термины должны использоваться для наименования исключительно гистогенетических зон перикарпия – т. е., зон, развивающихся из строго определенных зачатков. Таким образом, экзокарпий – это производное наружной эпидермы карпеллы, мезокарпий – производное мезофилла карпеллы, эндокарпий – производное внутренней эпидермы карпеллы. Естественно, что в нижних плодах экзокарпий не развивается, поэтому для обозначения экстракарпельлярной зоны мы предлагаем использовать название «эпикарпий» (□□□-, греч., – над, на чём-либо), которое иногда некорректно рассматривают как синоним термина «экзокарпий».

В настоящее время нами установлены следующие морфогенетические типы вскрывающихся ценокарпных плодов. А) Коробочки *Hamamelis*-типа: периферическая часть мезокарпия образована нелигнифицированными клетками, а внутренняя часть мезокарпия и эндокарпий – склеренхимой (е. г., *Distylium*, *Loropetalum* и *Parrotia*, *Hamamelidaceae*; *Bursaria* и *Pittosporum*, *Pittosporaceae*). В) Коробочки *Catalpa*-типа: мезокарпий целиком образован неодревесневшими клетками, эндокарпий склеренхимный (е. г., *Jacaranda*, *Oroxylum indicum* (L.) Kurz и *Tecoma*, *Bignoniaceae*). С) Коробочки *Lilium*-типа: весь перикарпий образован нелигнифицированными клетками, топографически выраженной механической ткани нет (е. г., *Clivia* и *Pancratium*, *Amaryllidaceae*). Очевидно, что по мере расширения исследований анатомии перикарпия «коробочек» s. l., число основных морфогенетических типов будет увеличено, что позволит детально реконструировать морфогенез плодов большого числа семейств *Magnoliophyta*. Именно поэтому изучение ценокарпных вскрывающихся плодов представляет большой интерес.

С целью определения морфогенетических типов плодов, представленных в семействе *Theaceae*, и реконструкции основных направлений и важнейших этапов морфолого-эволюционных преобразований плодов чайных нами предприняты сравнительно-карпологические исследования представителей семейства. В настоящей статье изложены результаты изучения анатомической структуры плодов *Camellia*. Используя стандартные методики (Ruzin, 1999), мы исследовали плоды 7 видов рода: *Camellia buxifolia* H. T. Chang, *C. japonica* L., *C. obtusifolia* H. T. Chang, *C. octopetala* Hu, *C. oleifera* Abel, *C. sasanqua* Thunb., *C. yuhshienensis* Hu. Материал был собран с живых растений А. В. Бобровым и М. С. Романовым в Kunming Botanical Garden of Chinese Academy of Science (Kunming, Yunnan) и в South China Botanical Garden of Chinese Academy of Sciences (Guangzhou, Guangdong, People's Republic of China).

Перикарпий плодов исследованных видов *Camellia* состоит примерно из 140–170 слоёв клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. Экзокарпий образован однослойной эпидермой, состоящей из мелких бесцветных клеток со слабо и равномерно утолщенными стенками. Экзокарпий покрыт тонкой волнистой кутикулой. Мезокарпий дифференцирован на две топографические зоны: периферическую, паренхимную, и внутреннюю, склеренхимную. Периферическая зона мезокарпия складывается из 120–150 слоев относительно крупных изодиаметрических паренхимных клеток, тонкостенных и неокрашенных. Клетки в более глубоких слоях этой зоны отличаются формами: они в той или иной степени уплощены. В мезокарпии наблюдается большое количество радиально удлиненных склереид со значительно утолщенными полностью лигнифицированными стенками. Внутренняя зона мезокарпия образована 18–20 слоями относительно мелких склереид, варьирующих по формам, с утолщенными и полностью одревесневшими стенками. Эндокарпий состоит из 1 слоя мелких несколько удлиненных в тангентальном направлении бесцветных клеток со слабо и равномерно утолщенными стенками. Эндокарпий покрыт тонкой равномерно развитой кутикулой.

Ложные септы плода *Camellia* формируются склеренхимной зоной мезокарпия и эндокарпием. Склереиды, образующие ложную септу, сильно сдавлены, их просветы имеют щелевидную форму.

Исследования анатомического строения перикарпия позволяют заключить, что плоды *Camellia* не могут быть отнесены ни к одному из рассмотренных выше морфогенетических типов вскрывающихся ценокарпиев. Плоды *Camellia*, а также сходные с ними по дифференциации перикарпия и экзоморфным признакам плоды *Franklinia*, *Gordonia*, *Laplacea*, *Pyrenaria* и *Stewartia* (ориг. данные), должны быть выделены в самостоятельный морфогенетический тип, который мы предлагаем назвать «*Camellia*-тип». Сформировался этот тип плода, вероятно, из листовки с аналогичной дифференциацией перикарпия. Промежуточными этапами развития коробочки *Camellia*-типа были гемиценокарпные плоды, также характеризующиеся склеренхиматизацией внутренней зоны мезокарпия. В связи с этим большой интерес представляет изучение гемиценокарпных вскрывающихся плодов *Piquetia* – монотипного рода – эндемика Индокитая (Stevens, Dressler & Weitzman, 2003). Для реконструкции морфогенеза коробочек *Camellia*-типа и развития связанных с ними морфогенетических типов плодов необходимы сравнительно-карпологические исследования представителей родственных семейств. В близких к *Theaceae* группах описаны плоды, которые рассматриваются как производные от коробочек на основании исключительно экзоморфных признаков – «ореховидные плоды» *Asteropeiaceae* (Kubitzki, 2003a), «дробные плоды» *Sladeniaceae* (Stevens & Weitzman, 2003), «ягодовидные плоды» *Ternstroemiaceae* (Weitzman, Dressler & Stevens, 2003) и *Tetrameristaceae* (Kubitzki, 2003b). Достоверное воссоздание морфогенеза плодов в порядке *Theales* и формулирование гипотез о филогенетических связях входящих в него семейств возможны только после изучения анатомической структуры перикарпия наибольшего числа таксонов.

Предварительные результаты карпологических исследований свидетельствуют о большой распространённости коробочки *Camellia*-типа среди некоторых групп покрытосеменных. По нашим данным, аналогичной структурой плода обладают многие представители *Marcgraviaceae*, *Ericaceae*, *Diapensiaceae*, *Epacridaceae* – семейств, рассматривающихся в одном круге родства с *Theaceae* как систематиками-морфологами (Cronquist, 1988; Takhtajan, 1997), так и «молекулярными филогенетиками» (APG II, 2003).

Сходство анатомической структуры перикарпия *Camellia* с таковой у *Franklinia*, *Gordonia*, *Laplacea*, *Pyrenaria* и *Stewartia* свидетельствует о филогенетической близости перечисленных родов *Theaceae*, что согласуется с данными кладиистического анализа (Luna, 1997; Luna & Ochoterena, 2004; Luna & Villaseñor, 1996) и «молекулярной систематики» (Prince & Parks, 2001).

Литература

- Бобров А. В., Меликян А. П., Романов М. С. Морфогенез плодов *Magnoliophyta*. М., 2008. 377 с.
 Каден Н. Н. Основы эволюционной морфологии плодов: Дисс. ... докт. биол. наук. М. 1964.
 Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л., 1987. 160 с.
 Трифонова В. И. Сем. *Melanophyllaceae*. Сем. *Davidiaceae*. Сем. *Garryaceae*. Сем. *Toricelliaceae*. Сравнительная анатомия семян. Тахтаджян А. Л. (ред.). Т. 6. 2000. СПб. С. 262–267, 297–298, 310–312, 317–319.
 Трифонова В. И., Ембатурова Е. Ю. Сем. *Griselinaceae*. Сем. *Nyssaceae*. Сем. *Cornaceae*. Сем. *Mastixiaceae*. Сем. *Aucubaceae*. Сем. *Alangiaceae*. Сем. *Helwingiaceae*. Сравнительная анатомия семян. Тахтаджян А. Л. (ред.). Т. 6. СПб. 2000. С. 262–267, 297–298, 310–312, 317–319.
 APG II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 141. P. 399–436.
 Corner E. J. H. The seed of dicotyledons. 2 vols. Cambridge, 1976. 552 p.
 Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2nd ed. Bronx, New York, 1988. 555 p.
 Gaertner J. De fructibus et seminibus plantarum. Stuttgart, 1788. Vol. 1. 384 p.
 Kubitzki K. *Tetrameristaceae* // Kubitzki K. (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants. Hamburg, 2003. Vol. 5. P. 28–29.
 Kubitzki K. *Tetrameristaceae* // Kubitzki K. (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants. Hamburg, 2003. Vol. 6. P. 461–462.
 Luna I. Relaciones filogenéticas de los géneros de la familia *Theaceae* D. Don. PhD Diss. Ciudad de México, 1997.

- Luna I., Ochoterena H. Phylogenetic relationships of the genera of *Theaceae* based on morphology // *Cladistics*. 2004. Vol. 20. P. 223–270.
- Luna I., Villaseñor J. L. Géneros de *Theaceae*: aspectos taxonómicos y nomenclaturales // *Bol. Soc. Bot. México*. 1996. Vol. 59. P. 81–95.
- Ming T. Monograph of the genus *Camellia*. Kunming, 2000. 277 p.
- Prince L. M., Parks C. Phylogenetic relationships of the *Theaceae* inferred from chloroplast DNA sequence data // *Amer. J. Bot.* 2001. Vol. 88. P. 2309–2320.
- Rasmussen F. N., Frederiksen S., Johansen B., Jørgensen L. B., Petersen G., Seberg O. Fleshy fruits in liliiflorous monocots // *Aliso*. 2006. Vol. 22. P. 135–147.
- Rimskaya O. V., Melikian A. P. Fruit structure of *Sarracenia* L. and *Darlingtonia* Torr. species (*Sarraceniaceae*) // 17th Intern. Symp. Biodiversity & Evolutionary Biology. Bonn. 2006. S. 196.
- Rohwer J. G. Die Frucht- und Samenstrukturen der *Oleaceae* // *Bibl. Bot.* 1996. B. 148. S. 1–177.
- Rohwer J. G. The fruits of *Jasminum mesnyi* (*Oleaceae*), and distinction between *Jasminum* and *Menodora* // *Bot. J. Linn. Soc.* 1997. Vol. 84. P. 848–856.
- Roth I. Fruits of Angiosperms. 1977. Berlin, Stuttgart. 675 p.
- Ruzin S. E. Plant microtechnique and microscopy. 1999. N. Y., Oxford. 322 p.
- Steinbrinck C., Schinz H. Über die anatomische Ursache der hydrochastischen bewegungen der sog. Jerichorosen und einiger anderer Wüstenpflanzen (*Anastatica*, *Odontospermum*, *Geigeria*, *Fagonia*, *Zygophyllum*) // *Flora*. 1908. Bd. 98. S. 471–500.
- Stevens P. F., Dressler S., Weitzman A. L. *Theaceae* // Kubitzki K. (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants. Hamburg. 2003. Vol. 6. P. 463–471.
- Stevens P. F., Weitzman A. L. *Sladeniaceae* // Kubitzki K. (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants. Hamburg. 2003. Vol. 6. P. 431–433.
- Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. N. Y., 1997. 643 p.
- Weitzman A. L., Dressler S., Stevens P. F. *Ternstroemiaceae* // Kubitzki K. (ed.). The Families and Genera of Vascular Plants. Hamburg. 2003. Vol. 6. P. 450–460.

ПЕЛЬТАТНЫЕ ТРИХОМЫ ПЕРИКАРПИЯ У *PTEROCARYA RHOIFOLIA* (*JUGLANDACEAE*): МОРФОЛОГИЯ, УЛЬТРАСТРУКТУРА, ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ

Муравник Л. Е., Шаварда А. Л.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Растения из семейства *Juglandaceae* содержат разнообразные вторичные метаболиты (флавоноиды, нафтохиноны, терпеноиды). Синтез этих соединений может происходить в секреторных структурах (Васильев, 1977). Благодаря своей способности производить и накапливать биологически активные вещества трихомы выполняют защитную функцию – отпугивают вредителей, оказавшихся на поверхности вегетативных или генеративных органов. На листьях и околоплодниках *Pterocarya rhoifolia* Siebold et Zucc. формируются пельтатные трихомы, или чешуйки (Nagel, 1914). В настоящей работе проводилось изучение морфологии трихом, особенностей ультраструктуры их клеток и определение химического состава фенольных и терпеноидных соединений в покровной ткани плода у лапины сумахолистной с целью установления связи между присутствием трихом на перикарпии и синтезом в нем вторичных метаболитов разной химической природы.

Плоды *P. rhoifolia* были собраны с растений, произрастающих в питомнике Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург. Материал собирали в июне, когда длина недозрелого плода составляла 0,5 см.

Для изучения характера распределения трихом на поверхности перикарпия и ультраструктурной характеристики клеток плоды фиксировали смесью глутарового альдегида с параформальдегидом по стандартной методике. Морфологию трихом исследовали в сканирующем микроскопе, ультраструктуру клеток в просвечивающем электронном микроскопе.

Определение химического состава метаболитов осуществляли тремя инструментальными аналитическими методами: 1) капиллярной газовой хроматографией, 2) газовой хроматографией с последующей масс-спектрометрией, 3) масс-спектрометрией с ионизацией электрораспылением. Капиллярную газовую хроматографию и газовую хроматографию-масс-спектрометрию проводили с использованием предколоночной обработки пробы методом исчерпывающего силилирования. Масс-спектрометрию с ионизацией электрораспылением выполняли методом прямого ввода метанольного экстракта.

Морфология. Пельтатные трихомы представляют собой железки с плоской головкой дисковидной или многоугольной формы, опирающейся на короткую ножку. Высота трихомы составляет 15 мкм, диаметр головки – 70 мкм. Головка состоит из 16–20 рядов клеток, расположенных радиально, ножка из 1–2 рядов, по две клетки в каждом. В основании всей многоклеточной структуры находится одна клетка эпидермы.

Пельтатные трихомы довольно часто встречаются у растений, синтезирующих вторичные метаболиты. Они характерны для листьев и цветков *Artemisia umbelliformis* (Cappelletti et al., 1986), для листьев *Salvia aurea* (Serrato-Valenti et al., 1997), *Ocimum basilicum* (Ioannidis et al., 2002), для завязей *Zeyheria montana* (Machado et al., 2006), для перикарпия плодов нескольких видов *Juglans* (Муравник, 2008).

Ультроструктура. Поверхность клеток головки, иначе называемых секреторными, покрыта непрерывной кутикулой, толщина которой в среднем составляет 0.1 мкм. Кутикула неоднородна по структуре, в ней присутствуют мелкие темные включения неизвестной природы, а также образуются дендриты. В апикальной части антиклинальных стенок соседних клеток наблюдается разрыхление оболочки. По мере созревания трихом в клетках появляется и значительно расширяется периплазматическое пространство. Как известно из литературы, рыхлая стенка и периплазма представляют собой места отложения продуктов секреции (Ascensão et al., 1997; Муравник, 2007).

Ядро секреторных клеток округлой или амебоидной формы. Такая же форма ядра встречается в структурах, связанных с процессами интенсивного синтеза или транспорта метаболитов, например, в клетках нектарников *Digitalis purpurea* (Gaffal et al., 2007) или триггерных волосков *Dionaea muscipula* (Иванова, Муравник, 2008).

Вакуоли имеют различный состав: в одних осадок лежит на тонопласте в виде отдельных гомогенных глобул, сливающихся в зрелых трихомах, в других содержимое занимает весь объем вакуоли и характеризуется зернистой структурой. Ранее было установлено, что черный аморфный осадок может представлять собой таниноподобные включения (Rao, 1988), относящиеся к фенольным соединениям. На локализацию вторичных метаболитов в вакуолях указывают многие авторы (Wiermann 1981; Alfenito et al., 1998; Муравник, 2007).

В секреторных клетках обнаруживаются короткие цистерны гранулярного эндоплазматического ретикулула и густая сеть агранулярных трубочек. Те и другие локализуются преимущественно в периферической части цитоплазмы, что свидетельствует о возможности трансмембранного переноса метаболитов за плазмалемму. Известно, что формирование многочисленных ретикулярных элементов свойственно трихомам, синтезирующим терпеноиды (Васильев, 1977) или фенольные соединения (Valkama et al., 2003; Муравник, 2007). По данным биохимических и генетических исследований, на мембранах ретикулула располагаются мультиферментные комплексы, ответственные за образование флавоноидов и фенилпропаноидов (Winkel-Shirley, 1999) или за промежуточные этапы синтеза терпеноидов (Kutchan, 2005).

На ранней стадии развития трихом аппарат Гольджи формирует многочисленные крупные секреторные пузырьки, которые выносят содержимое в оболочку; на более поздней стадии от телец Гольджи отчленяются окаймленные пузырьки. Последние несут гидролитические ферменты, наличие которых может быть связано с разрыхлением клеточной стенки (Ascensão et al., 1997; Machado et al., 2006; Муравник, 2007), благодаря чему увеличивается ее объем. Крупные пузырьки содержат полисахаридный компонент, создающий высокую концентрацию осмотически активных веществ в периплазматическом пространстве. Такая среда является необходимым условием для выведения жидкости из цитоплазмы и создания повышенного давления в оболочке. В случае механического нарушения целостности трихомы накопленный в клеточной стенке секрет выбрасывается наружу.

Лейкопласты секреторных клеток имеют разнообразную форму: чаще других встречаются овальные пластиды, обнаружены удлинённые пластиды, изогнутые с сильно суженной центральной частью и расширенной периферической, с чашевидными инвагинациями, то есть такие органеллы, для которых характерно увеличение площади их поверхности. Строма пластид плотная, в ней имеется сеть одиночных тилакоидов и темные включения неизвестной природы. Наблюдаются контакты элементов эндоплазматического ретикулула с наружной мембраной пластид. Строение лейкопластов пельтатных трихом *Pterocarya* совпадает со строением лейкопластов в железках, синтезирующих терпеноиды (Васильев, 1977; Cheniclet, Carde, 1985) и фенольные соединения (Valkama et al., 2003; Муравник, 2007). Митохондрии в некоторых трихомах выглядят конденсированными.

В клетках ножки и в базальной клетке наружные стенки толстые, кутиinizированы на всю толщину. В вакуолях откладывается такой же осадок, как и в секреторных клетках. Гиалоплазма более светлая, в цитоплазме находятся длинные цистерны эндоплазматического ретикулула, небольшое количество агранулярных трубочек, лейкопласты с крупными темными включениями, митохондрии, пероксисомы, мультивезикулярные тела.

Химический состав вторичных метаболитов. В результате проведенного химического анализа перикарпия *P. rhoifolia* нами впервые показано присутствие в нем вторичных метаболитов фенольной и терпеноидной природы. К фенольным соединениям относятся шикимовая кислота, галловая кислота, нафтохиноны 7-метилюглон, 5-гидрокси-2,3-диметилюглон, гликозид юглона, гликозид α -гидроюглона, гликозид 7-метилюглона, а также флавоноиды мирицетин, авикулярин, югланин. Кроме того, мы обнаружили, но пока не идентифицировали 2 терпеноидных соединения. До настоящего времени среди *Juglandaceae* вторичные метаболиты выявлялись преимущественно у *Juglans regia* (Колесникова и др., 1980; Amaral et al., 2004).

Таким образом, совокупность ультраструктурных признаков секреторных клеток пельтатных трихом *Pterocarya rhoifolia*, включающая наличие гранулярного и обильного агранулярного ретикулума, разнообразных по форме лейкопластов, контактирующих с ретикулярными элементами, рыхлой структуры наружной клеточной стенки, а также отложение электронно-плотного осадка в вакуолях, позволяет прийти к заключению, что в клетках трихом лапины сумахолистной происходит синтез и накопление обнаруженных нами вторичных метаболитов фенольной и терпеноидной природы.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант № 06-04-49009).

Литература

- Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 208 с.
- Иванова А. Н., Муравник Л. Е. Ультраструктурные основы функционирования механорецепторов *Dionaea muscipula* Ellis (Droseraceae) // Бот. журн. 2008. Т. 93 (в печати).
- Колесникова Р. Д., Улюкина М. К., Дерюшкин Р. И., Колесникова Т. П. Газожидкостная хроматография эфирных масел листьев некоторых видов семейства *Juglandaceae* // Растительные ресурсы. 1980. Т. 16. Вып. 3. С. 441–446.
- Муравник Л. Е. Морфология и ультраструктура трихом околоплодников у видов *Juglans* (*Juglandaceae*) в связи с синтезом вторичных метаболитов // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 11. С. 96–107.
- Муравник Л. Е. Трихомы перикарпия у видов *Juglans* (*Juglandaceae*): сканирующая микроскопия, флуоресцентная микроскопия и гистохимия // Цитология. 2008. Т. 50 (в печати).
- Alfenito M. R., Souer E., Goodman C. D., Buell R., Mol J., Koes R., Walbot V. Functional complementation of anthocyanin sequestration in the vacuole by widely divergent glutathione S-transferases // The Plant Cell. 1998. Vol. 10. P. 1135–1149.
- Amaral J. S., Seabra R. M., Andrade P. B., Valentão P., Pereira J. A., Ferreres F. Phenolic profile in the quality control of walnut (*Juglans regia* L.) leaves // Food Chemistry. 2004. Vol. 88. N 3. P. 373–379.
- Ascensão L., Marques N., Pais M. S. Peltate glandular trichomes of *Leonotis leonurus* leaves: ultrastructure and histochemical characterization of secretions // Int. J. Plant Sci. 1997. Vol. 158. N 3. P. 249–258.
- Cappelletti E. M., Caniato R., Appendino G. Localization of cytotoxic hydroperoxyeudesmanolides in *Artemisia umbelliformis* // Biochem. System. Ecol. 1986. Vol. 14. P. 183–190.
- Cheniclet C., Carde J.-P. Presence of leucoplasts in secretory cells and of monoterpenes in the essential oil: a correlative study // Israel J. Bot. 1985. Vol. 34. P. 219–238.
- Gaffal K. P., Friedrichs G. J., El-Gammal S. Ultrastructural evidence for a dual function of the phloem and programmed cell death in the floral nectary of *Digitalis purpurea* // Ann. Bot. 2007. Vol. 99. N 4. P. 593–607.
- Ioannidis D., Bonner L., Johnson C. B. UV-B is required for normal development of oil glands in *Ocimum basilicum* L. (Sweet Basil) // Ann. Bot. 2002. Vol. 90. N 4. P. 453–460.
- Kutchan T. M. A role for intra- and intercellular translocation in natural product biosynthesis // Curr. Opin. Plant Biol. 2005. Vol. 8. N 3. P. 292–300.
- Machado S. R., Gregorio E. A., Guimarães E. Ovary peltate trichomes of *Zeyheria montana* (Bignoniaceae): developmental ultrastructure and secretion in relation to function // Ann. Bot. 2006. Vol. 97. N 3. P. 357–369.
- Nagel K. Studien über die Familie der Juglandaceen // Bot. Jb. 1914. Bd. 50. S. 459–530.
- Rao K. S. Fine structural details of tannin accumulations in non-dividing cambial cells // Ann. Bot. 1988. Vol. 62. N 6. P. 575–581.
- Serrato-Valenti G., Bisio A., Cornara L., Ciarallo G. Structural and histochemical investigation of the glandular trichomes of *Salvia aurea* L. leaves, and chemical analysis of the essential oil // Ann. Bot. 1997. Vol. 79. N 3. P. 329–336.
- Valkama E., Salminen J.-P., Koricheva J., Pihlaja K. Comparative analysis of leaf trichome structure and composition of epicuticular flavonoids in Finnish birch species // Ann. Bot. 2003. Vol. 91. N 6. P. 643–655.
- Wiermann R. Secondary plant products and cell and tissue differentiation. In: The biochemistry of plants. New York. 1981. Vol. 7. P. 85–116.
- Winkel-Shirley B. Evidence for enzyme complexes in the phenylpropanoid and flavonoid pathways // Physiol. Plant. 1999. Vol. 107. P. 142–149.

СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЦВЕТКА *TUPIDANTHUS CALYPTRATUS* И БЛИЗКИХ К НЕМУ ВИДОВ *SCHEFFLERA* И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ПУТЕЙ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОЛИМЕРНОГО ЦВЕТКА В СЕМЕЙСТВЕ *ARALIACEAE*

Нуралиев М. С.¹, Оскольский А. А.²

¹Москва, Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

²Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Семейство *Araliaceae* – одна из критических групп высших двудольных. Это семейство традиционно сближалось с семейством *Umbelliferae* и объединялось с ним в порядок *Apiales* (Тахтаджян, 1987) либо *Araliales* (Тахтаджян, 1966). В системе APG II (2003), основанной на анализе молекулярно-филогенетических данных, это семейство отнесено к порядку *Apiales*, который входит в состав группы *euasterids* II.

На данный момент не существует единого мнения о происхождении современного разнообразия цветков у *Apiales*, в том числе нет общепринятого представления о характере эволюционных преобразований, связывающих цветки представителей *Araliaceae* и *Umbelliferae* с цветками гипотетических предков данной группы; неясно, какое строение имели цветки представителей этой предковой группы.

Понимание эволюционных преобразований цветка в пределах порядка *Apiales* осложнено наличием видов семейства *Araliaceae*, обладающих полимерными цветками, нехарактерными для высших двудольных в целом. Это обстоятельство привело к появлению нескольких различных эволюционных интерпретаций цветков этих необычных видов, вплоть до диаметрально противоположных (см. Eyde, Tseng, 1971).

Наиболее своеобразными цветками среди представителей *Araliaceae* обладает *Tupidanthus calyptratus* Hook.f. et Thoms. В вегетативном состоянии это растение практически НЕОТЛИЧИМО от представителей рода *Schefflera*. Однако цветок *Tupidanthus* обладает рядом специфических особенностей. Мерность цветка колеблется от нескольких десятков и почти до двухсот элементов в каждом круге, что является абсолютным максимумом среди всего порядка *Apiales*. Цветоложе имеет сложную складчатую форму, при этом срастание плодолистиков между собой происходит вдоль разветвленной линии. Венчик образует мощную калиптру, опадающую при распускании цветка. Эти и другие черты указывают на сильную специализацию данного вида.

Настоящая работа посвящена сравнительному анализу анатомии, морфологии и развития цветка *T. calyptratus* и трех видов рода *Schefflera*, в различной степени близких к данному виду. *S. actinophylla* (Endl.) Harms обладает полимерным цветком, мерность которого чаще всего равна 12. Данные молекулярной филогении говорят о ближайшем родстве этого вида с *T. calyptratus* (Plunkett et al., 2005). *S. venulosa* (Wight & Arn.) Harms и *S. delavayi* (Franch.) Harms имеют типичные для семейства пентамерные цветки. *S. delavayi* по молекулярным данным относят к азиатской группе видов рода *Schefflera*, к которой также принадлежат *T. calyptratus* и *S. actinophylla*. Хотя для *S. venulosa* молекулярные данные имеются в недостаточном объеме (Plunkett et al., 2005), этот вид, скорее всего, также принадлежит к данной кладе.

S. venulosa обладает двумя типами цветков. Цветки первого типа обоеполые, имеют нормально развитые тычинки и плодолистики. Цветки второго типа женские, имеют мощную завязь с нектарным диском и тычинки, редуцированные до стаминодиев, имеющих вид небольших придатков у основания завязи. Анатомическое строение цветка *S. venulosa* мы изучали на примере обоеполого цветка.

Чашечка у дефинитивного цветка не выражена. Каждый лепесток имеет две латеральные и одну медианную жилку. Тычинки содержат по одному проводящему пучку. Пучки гинецея расположены в три круга, образованных 5 пучками, находящимися в центральной части цветка между внутренними частями гнезд завязи (они являются, вероятно, пучками оси), 10 вентральными пучками, попарно лежащими в септах и питающими семязачатки, и 5 дорзальными пучками плодолистиков. От дорзальных пучков ответвляются медианные пучки лепестков. Перед входом в венчик от медианных пучков ответвляется пара тангентально расходящихся ветвей, образующих анастомозы с пучками тычинок. Такие анастомозы из разных секторов завязи замыкаются в единое кольцо. От этого кольца берут начало латеральные пучки лепестков. Вентральные пучки сливаются с дорзальными.

Развитие цветка начинается с меристематического бугорка. Первыми появляются обособленные друг от друга примордии чашелистиков; затем конутри от них закладываются лепестки. В отличие от элементов чашечки, примордии лепестков соединены друг с другом невысоким валиком, который невозможно с уверенностью отнести ни к венчику, ни к цветоложу. Лепестки быстро разрастаются и смыкаются над цветоложем. После них одновременно формируются тычинки, а вслед за ними становятся заметны плодолистики в виде ямок. Позже вокруг ямок появляются стенка завязи и септы. Развитие женских цветков происходит иначе. Тычинки закладываются по краю недифференцированного цветоложа; затем их развитие замедляется, и начинается активный рост гинецея. В основании периферической части расположены стаминодии, не превышающие ее в высоту и недифференцированные на какие-либо части.

Цветки *S. delavayi* устроены сходным образом, но имеют несколько отличий. Все цветки являются обоеполыми. Чашелистики в начале развития полностью закрывают молодой цветок, но затем их рост прекращается. Гинецей образует четко выраженные стилодии. Лепестки имеют лишь по одной жилке, не связанной с васкулатурой тычинок. Пучки гинецея расположены в два круга, образованных 5 вентральными пучками, находящимися в центральной части цветка между гнездами завязи и питающими семязачатки, и 5 дорзальными пучками плодолистиков. Вентральные пучки делятся каждый на две ветви, которые, огибая гнезда завязи, сливаются с дорзальными пучками.

Цветки *S. actinophylla* имеют по 11–14 элементов в каждом круге. Особенностью этого вида является то, что в данном случае плодолистики срастаются друг с другом не в одной точке, как у типичных актиноморфных цветков, таких как *S. venulosa*, а вдоль линии. Сходным образом происходит смыкание лепестков в бутоне.

Каждый лепесток имеет 7–9 мелких жилок. Каждая тычинка имеет по одному пучку. Плодолистики имеют по одному дорзальному пучку, два боковых и два вентральных пучка, питающих семязачатки. В цветоножке дорзальные пучки слиты с пучками лепестков, а латеральные – с пучками тычинок. Вентральные пучки в цветоножке слиты гетерокарпеллярно. Латеральные пучки в верхней части завязи сливаются с вентральными, а затем образовавшийся комплекс сливается с дорзальными.

На ранних стадиях развития цветков этого вида имеет актиноморфное строение. Закладка органов цветка происходит в той же последовательности, что и у предыдущих видов, с той разницей, что чашелистики не выявляются ни на одной из стадий развития цветка.

Васкулатура цветка *T. calyptratus* представлена мелкими пучками, по своей численности в несколько раз превосходящими число элементов цветка. Чашечка является узким валиком и не васкуляризована. Калиптра, морфологически неразделимая на лепестки, имеет множество пучков, расположенных без видимого порядка, среди которых невозможно выделить какие-либо группы, соответствующие лепесткам. Тычинки содержат по 2–4 пучка. Плодолистики имеют анастомозирующие друг с другом вентральные пучки и дорзальные (часто ветвящиеся на два). Пучки тычинок и венчика входят в цветок в виде единой группы пучков, которая затем распадается на две.

Цветок изначально имеет складчатую форму цветоложа. Венчик появляется в виде широкого кольца, разделенного на несколько лопастей, которые сразу загибаются верхушкой к центру цветка. Затем эти лопасти срастаются между собой над цветоложем (подробнее см.: Sokoloff et al., 2007).

Следует иметь в виду, что принятая здесь интерпретация природы проводящих пучков цветка не является окончательной. Мы рассматриваем возможность существования других систем проведения гомологий между элементами васкулатуры цветков различных видов.

Описанные различия позволяют судить о высоком разнообразии васкулярной системы цветка в пределах рода *Schefflera*. Особенно вариабельна васкулатура гинецея, а иннервация андроея наиболее константна.

Анатомия цветка *T. calyptratus* так же специфична, как и его морфологические характеристики. Цветок этого вида отличается от цветков изученных видов рода *Schefflera* следующими особенностями:

1. Необычной морфологией цветка, а именно размерами, мерностью, формой цветоложа.
2. Наличием мощной калиптры, являющейся результатом кон- и постгенитального срастания лепестков.
3. Высокой степенью неупорядоченности васкулатуры цветка.
4. Непрерывностью иннервации венчика.
5. Наличием 2–4-х пучков в тычиночных нитях.
6. Сообщением между вентральными пучками, принадлежащими нескольким разным плодолистикам.

Из изученных видов рода *Schefflera* *S. actinophylla*, несомненно, наиболее близка к *T. calyptratus* по морфолого-анатомическим признакам. Помимо полимерности цветка и его крупных размеров, в пользу этого вывода говорят такие особенности, как наличие большого числа мелких пучков в лепестках и слияние вентральных частей плодолистиков вдоль линии (а не в одной точке), а также сближение лепестков вдоль линии. По данным васкулярной анатомии *S. venulosa* оказывается ближе к *Tupidanthus calyptratus*, чем *S. delavayi*. На это указывают такие особенности, как связь между васкулатурой андроея и венчика, а также разветвленная васкулярная система венчика.

Особенности морфологии, органогенеза и васкулатуры венчика *Tupidanthus* говорят о невозможности установления числа лепестков в цветке этого вида. Показанная нами вариабельность иннервации венчика в цветках близких к *Tupidanthus* видов позволяет лишь констатировать недостаточность данных васкулярной анатомии для решения этого вопроса, так как неясно, сколько пучков должен иметь каждый лепесток. Наличие более одного пучка в тычинках *Tupidanthus* также говорит в пользу специфичности и вариабельности иннервации органов в таком высокополимерном цветке.

Такая черта строения цветка *T. calyptratus*, как срастание плодолистиков вдоль линии сложной конфигурации, весьма необычна среди цветковых растений. Вероятно, такое строение гинецея связано с необходимостью поместить в один круг большое число плодолистиков, обеспечив при этом формирование внутреннего компитума (Sokoloff et al., 2007), тогда как совмещение их в одной точке пространственно затруднено. *S. actinophylla* имеет тип строения цветка, промежуточный между цветками пентамерными, типичными для *Araliaceae*, и высокополимерными цветками *T. calyptratus*: полимерность гинецея и венчика приводит к совмещению их элементов вдоль линии. С другой стороны, полное отсутствие чашечки у *S. actinophylla* говорит о некоторой удаленности этого вида и от видов *Schefflera* с пентамерным цветком, и от *T. calyptratus*, так как и у первых, и у второго чашечка в том или ином виде присутствует.

Как для *S. actinophylla*, так и для *T. calyptratus* характерна отличная от округлой форма цветоложа дефинитивного цветка. Однако если у *T. calyptratus* бабочковидная форма наблюдается уже на самых ранних стадиях развития цветка (Sokoloff et al., 2007), то у *S. actinophylla*, как мы установили, цветки остаются актиноморфными вплоть до развития плодолистиков, и, что особенно важно, плоскость симметрии цветка (трансверзальная, медианная и косая) не может быть заранее предсказана и различается у разных дефинитивных цветков. У *T. calyptratus* бабочковидная форма цветоложа формируется до появления элементов цветка и является, следовательно, генетически запрограммированным признаком.

Строение цветка *T. calyptratus*, характер его развития и особенности васкулатуры говорят о высокой специализации этого вида по сравнению с изученными представителями рода *Schefflera*. Однако выявленные черты сходства говорят о близости между изученными видами и могут быть использованы для установления

степени родства между ними, что, в свою очередь, важно для понимания места представителей с полимерными цветками в семействе *Araliaceae*.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 06-04-48113 и 06-04-48003.

Литература

- Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М., Л., 1966. С. 368–371.
 Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. С. 218–223.
 APG II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants // Bot. Journ. Linn. Soc. London 2003. Vol. 141. P. 399–436.
 Eyde R.H., Tseng C.C. What is primitive floral structure of *Araliaceae*? // J. Arnold Arbor. 1971. Vol. 52. № 2. P. 205–239.
 Plunkett G. M., Lowry P. P. II, Frodin D. G., Wen J. Phylogeny and geography of *Schefflera*: pervasive polyphyly in the largest genus of *Araliaceae* // Ann. Missouri Bot. Gard. 2005. № 92. P. 202–224.
 Sokoloff D. D., Oskolski A. A., Remizowa M. V., Nuraliev M. S. Flower structure and development in *Tupidanthus calyptratus* (*Araliaceae*): an extreme case of polymery among asterids // Pl. Syst. Evol. 2007. № 268. P. 210–234.

УНИФАЦИАЛЬНЫЕ И СУБУНИФАЦИАЛЬНЫЕ ЛИСТЬЯ КРЕСТОВНИКОВ НЕ СВЯЗАНЫ «ЗАКОНОМ ВАРЬИРУЮЩИХ ПРОПОРЦИЙ»

Озерова Л. В.,¹ Тимонин А. К.²

¹ Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

² Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Ряд листовых суккулентов рода *Senecio* L. s.l. (Jeffrey, 1979) отличаются сильной редукцией адаксиальной стороны листа. По внешнему облику их листья можно отнести к 3 типам: сидячие вальковатые, черешковые с пластинкой от эллипсоидальной до шаровидной формы и короткочерешковые с мечевидной пластинкой. Каждый из этих типов включает унифациальные листья с узкой адаксиальной стороной, выклинивающейся на расстоянии 1–1,5 мм от основания листа, и субунифациальные листья, узкая адаксиальная сторона которых протягивается почти до самой верхушки листа (Тимонин, Озерова, 1993). Различие относительных размеров элементов листа – весьма распространенное явление, описываемое так называемым «законом варьирующих пропорций» В. Тролля (Troll, 1949). Наличие у крестовников унифациальных и субунифациальных листьев каждого из трех типов (у разных видов!) ранее также рассматривали как проявление этого закона и трактовали субунифациальные листья как этап эволюционного становления унифациальных листьев путем укорочения субунифациального участка (Тимонин, Озерова, 1993). Однако данное заключение было основано исключительно на результатах сравнительно-анатомического исследования, т.е. на сугубо косвенных признаках, которые порой бывают недостаточны для выяснения особенностей формирования фациальной структуры листа (Roth, 1949). Поэтому необходимо изучить формирование унифациальных и субунифациальных листьев всех 3 типов у крестовников в онтогенезе.

Материал для исследования был собран с живых растений, выращиваемых в оранжерее Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН, Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН и на кафедре высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова, а также получен из ботанического сада Университета г. Цюрих (Швейцария).

Срезанные верхушки растущих побегов после удаления всех листьев крупнее 1 мм фиксировали в течение 3 дней в 70% этаноле, количество которого в 30 раз превышало объем материала. Избыток фиксатора необходим для экстракции слизи, большое количество которой препятствовало обезвоживанию объектов, подготовленных для электронной микроскопии. С зафиксированных верхушек побегов под слоем 70% этанола под стереоскопическим микроскопом МБС-9 с помощью игл для шприца и пинцета с отточенными концами удаляли все листья, мешающие рассмотреть апекс. Подготовленный таким образом материал для обезвоживания проводили по серии растворов: 96% этанол, 100% этанол, смесь 100% этанола и 100% ацетона (1:1), 100% ацетон, – сменяя каждый раствор по три раза и выдерживая в каждой смене не менее 2 часов.

Обезвоженный материал высушивали при критической точке, приклеивали лаком к столикам для сканирующего электронного микроскопа и напыляли смесью Pt, Pd, Au и Ag в разных сочетаниях. Приготовленные таким образом препараты исследовали под электронными микроскопами Camscan 4DV и Hitachi S405-A.

Нами изучены следующие типы листьев у разных видов крестовников:

1. Сидячие вальковатые листья
 Унифациальные (*S. spiculosus*)
 Субунифациальные (*S. hallianus*)
2. Дифференцированные на пластинку и черешок

Унифациальные (*S. citrifomis*)

Субунифациальные (*S. herreanus*)

3. Мечевидные

Унифациальные (*S. ficoides*)

Субунифациальные (*S. crassissimus*)

У *S. spiculosus*, *S. citrifomis* апикальная почка открытая, малого объема (2–4 листовых зачатка). Апекс плоский или даже вогнутый с несколькими хорошо заметными в поверхности инициальными клетками наружного слоя туники. На периферии апекса начинаются активные деления клеток, приводящие к образованию небольшого бугорка в медианной плоскости будущего листа. Область таких делений быстро распространяется в стороны, достигая 1/5–1/4 окружности апекса. Формирующиеся листовые примордии четко бифациальные. Типичная для двудольных растений 3-х лопастная структура листового примордия (Гендельс, 1988) не выражена.

Листовой примордий дифференцируется на широкий Unterblatt и значительно более узкий Oberblatt. Oberblatt быстро утолщается благодаря деятельности адаксиальной меристемы. Вследствие этого лист становится цилиндрическим и нависает над апексом. Таким образом, практически весь лист возникает из дистальной унифациальной части Oberblatt. Верхняя сторона листа ограничена небольшим участком в его основании. Сравнительно широкая в основании листа, она сужается вверх по листу и, наконец, полностью выклинивается. Поэтому основной дистальный участок листа унифациален.

Мечевидные листья *S. ficoides* в целом развиваются очень сходно с вальковатыми листьями. Они также дифференцируются на Unterblatt и Oberblatt, который становится цилиндрическим. Впоследствии Unterblatt растет слабо, и дефинитивный лист почти нацело состоит из Oberblatt. Продольный рост Oberblatt довольно быстро сосредоточивается в его основании, отражением чего становится его дифференциация на дистальную часть, возникшую в ходе формирования самого Oberblatt и прекращающую дальнейший рост, и базальную часть, нарастающую интеркалярно. Обе части легко различимы благодаря различиям в форме эпидермальных клеток. Интеркалярно нарастающая часть Oberblatt впоследствии не только удлиняется, но и значительно утолщается, причем утолщение происходит не равномерно, как у выше описанных листьев *S. citrifomis* и *S. spiculosus*, а со стороны, обращенной к апексу. В результате лист приобретает характерную уплощенность в медианной плоскости.

Субунифациальные листья *S. hallianus*, *S. herreanus*, *S. crassissimus* развиваются очень сходно с унифациальными листьями *S. spiculosus*, *S. citrifomis*. Здесь также на периферии сильно уплощенного апекса образуется эллиптический в поперечном сечении листовая примордий, продольный рост которого сочетается с расширением основания. Затем примордий также дифференцируется на Unterblatt и Oberblatt. Развитие Unterblatt в сущности ничем не отличается от развития Unterblatt предыдущего вида. Округляющийся Oberblatt только в дистальной своей части становится вполне круглым в поперечном сечении, где его можно считать унифациальным. Унифациальная дистальная часть Oberblatt сохраняется в виде короткой, но заметной верхушки листа.

В проксимальной части какое-то время сохраняется некоторая уплощенность адаксиальной стороны и заметен слабый перегиб поверхности Oberblatt, маркирующий границу между адаксиальной и абаксиальной сторонами (морфологический край листа). Базипетально эта граница переходит в края Unterblatt.

Позднее Oberblatt вполне округляется, но и после этого его адаксиальная сторона остается различимой с поверхности вследствие небольшого различия формы клеток адаксиальной и абаксиальной эпидермы. Еще более заметна адаксиальная сторона у высушенных не полностью обезвоженных листьев. Такие листья при сушке сморщиваются, причем различие между клетками адаксиальной и абаксиальной эпидерм усиливаются после их деформации. Поскольку продольный рост пластинки сосредоточивается в базальном участке Oberblatt, то адаксиальная сторона протягивается почти по всей длине дефинитивной листовой пластинки. Однако при утолщении растущего листа прирост окружности пластинки происходит с абаксиальной стороны. Следствием этого становится уменьшение относительной ширины адаксиальной стороны, представленной в сформировавшемся листе узкой полоской.

Все исследованные виды характеризуются единообразием ранних стадий морфогенеза листа вплоть до дифференциации листового примордия на Unterblatt и Oberblatt. При этом примордий проявляет ясно заметную бифациальную структуру с адаксиальной стороной, лишь немного уступающей по размеру абаксиальной стороне, что типично для листьев покрытосеменных растений (Guttenberg, 1963; Эсау, 1969). Такие же соотношения сторон характерны для Unterblatt молодого зачатка листа. Однако в ходе дальнейшего морфогенеза, по мере превращения Unterblatt в листовое основание, он сильно утолщается, причем разрастание охватывает главным образом абаксиальную сторону. В результате адаксиальная сторона сформировавшегося листового основания выглядит узкой полоской. Здесь, таким образом, происходит относительное сужение адаксиальной стороны, хотя ее абсолютные размеры даже немного увеличиваются.

Морфогенетические преобразования фациальной структуры Oberblatt более разнообразны. Само появление Oberblatt связано с интенсивным утолщением дистальной части примордия листа вследствие функционирования адаксиальной «меристемы округления» (Troll, Meyer, 1955, Timonin et al., 2006). Это вызывает округление поперечного сечения Oberblatt, усиливающееся акропетально. Такое округление приводит к полному исчезновению краев листа в дистальном участке Oberblatt при том, что его поверхность оказывается вполне однородной по всей окружности. Следовательно, данный участок становится унифациальным. Он быстро прекращает рост и как Vorläuferspitze хорошо отличается от проксимального участка Oberblatt благодаря иной форме эпидермальных клеток.

Округление проксимального участка Oberblatt у *S. spiculosus*, *S. citrifomis* и *S. ficoides* также приводит к преобразованию его в унифациальную структуру, в которой уже невозможно различить прежние края и ад- и абаксиальную стороны примордия. Соответственно адаксиальная сторона формирующегося листа выклинивается по границе между Unter- и Oberblatt. В то же время, у *S. hallianus*, *S. herreanus*, и *S. crassissimus* и после завершения округления проксимального участка Oberblatt в нем возможно различить обе стороны благодаря тому, что клетки ад- и абаксиальной эпидермы различаются формой, в особенности заметно – после деформации при высушивании недостаточно обезвоженного материала. Иногда края листа заметны в виде слабого перегиба поверхности, который, впрочем, быстро исчезает в ходе последующего роста листа. Соответственно, у этих видов адаксиальная сторона протягивается на всю длину проксимального участка Oberblatt, вплоть до Vorläuferspitze, причем ее ширина почти не увеличивается по мере утолщения этой части развивающегося листа. В результате адаксиальная сторона принимает вид относительно все более узкой полоски, тогда как абаксиальная сторона значительно разрастается в ширину.

Наряду с утолщением и округлением проксимальный участок Oberblatt у всех исследованных видов претерпевает длительный интеркалярный продольный рост, сосредоточенный вблизи границы с Unteblatt. Вследствие этого роста формируется основная часть дефинитивного листа, который оказывается унифациальным или субунифациальным в зависимости от фациальной структуры проксимального участка Oberblatt. В морфогенезе листьев исследованных крестовников нет никаких следов укорочения бифациального (точнее, субунифациального) участка при становлении унифациальной структуры в ходе развития листа из бифациального примордия. Унифациальность Oberblatt устанавливается сразу по всей его длине в результате утолщения и округления. Поэтому мы не видим убедительных аргументов в пользу гипотезы (Тимонин, Озерова, 1993) о происхождении унифациальных листьев у крестовников из секции Rowleyani из субунифациальных путем изменения пропорций между уни- и бифациальными частями листа.

Полученные нами данные не исключают возникновения унифациальных листьев крестовников из субунифациальных (без изменения пропорций между участками Oberblatt), но столь же вероятно и независимое образование тех и других от какого-то исходного бифациального типа листа.

Эллипсоидальная или шаровидная пластинка формируется в результате неравномерного по длине утолщения растущего цилиндрического листа на довольно поздней стадии морфогенеза, уже вне почки, когда лист достигает 2–3 мм длины. Напротив, мечевидная пластинка начинает формироваться еще во время внутрипочечного роста листа, вскоре после дифференциации Oberblatt и определения его фациальной структуры. Таким образом, отмеченные габитуальные типы суккулентных листьев крестовников в онтогенезе формируются после становления их фациальной структуры. Вероятно, что и в эволюции габитуальное разнообразие их листьев формировалось после появления линий с унифациальными и бифациальными листьями, причем в обеих линиях параллельно возникли одинаковые по внешнему виду листья.

Литература

- Гендельс Т. В. Формирование листьев древесных двудольных // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 4. С. 553–562.
 Тимонин А. К., Озерова Л. В. Строение, происхождение и эволюция вальковатых листьев в секции Rowleyanii C. Jeffrey рода *Senecio* L. (*Asteraceae*) // Изв. РАН. Биол. серия. 1993. № 3. С. 393–401.
 Эзю К. Анатомия растений. М., 1969. 564 с.
 Guttenberg H. Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Berlin, 1963. 735 s.
 Jeffrey C. Generic and sectional limits in *Senecio* (*Compositae*) II Evolution of some recent studies. // Kew Bull. 1979. Vol. 34, N 1. P. 49–58.
 Roth I. Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes, mit besonderer Berücksichtigung von Stipular- und Ligularbildungen // Planta. 1949. Bd. 37. Hf 3. S. 299–336.
 Timonin A. C., Ozerova L. V., Remizova M. V. Development of unifacial leaves in *Senecio* L. s.lat. (*Asteraceae*) // Wulfenia. 2006. Bd. 13. S. 217–227.
 Troll W. Die Stiele – Spreiten – Relation als Ausdruck des Variablen Proportionen // Naturwiss. (Berlin). 1949. Bd. 36. Hf. 11. S. 333–338.
 Troll W., Meyer H.-J. Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Zustandekommen unifazialer Blattstrukturen // Planta. 1955. Bd. 40. S. 286–360.

СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ПЕРИСТОМАТИЧЕСКИХ КОЛЕЦ В ЭПИДЕРМЕ ЛИСТА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Паутов А. А.¹, Яковлева О. В.², Сапач Ю. О.¹

¹ Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

² Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Для листьев цветковых растений свойственен закономерно организованный микрорельеф поверхности. Его сходные типы встречаются на разных уровнях филогенетической продвинутоści в различных филетических линиях *Angiospermae*. Такая ситуация может свидетельствовать как о случайном проявлении того или иного типа микрорельефа, так и о его тканеспецифическом характере, когда в ходе гистогенеза эпидермы складываются определённые морфогенетические и морфофункциональные корреляции, отражением которых и является микрорельеф. В пользу того, что организация микрорельефа не случайна, свидетельствует его стабильность в пределах вида (Ahmad, 1962; Сапач, 2005). По этой причине признаки микрорельефа используются в качестве диагностических в систематике, палеоботанике, фармакогнозии (Dilcher, 1974; Stace, 1984; Wu Han, 1985; Головнева, 2004). С такой же целью широко применяются и иные признаки эпидермы, в частности, тип устьичного аппарата, размер и форма клеток, устьичный индекс, которые в большей или меньшей степени скоррелированы друг с другом при своём изменении (Баранова, Остроумова, 1987; Паутов, 2002). Наличие подобных корреляций приводит к тому, что в процессе эволюции растений складываются специфические эпидермальные комплексы. Вопрос о роли в этих комплексах признаков микрорельефа остаётся открытым.

Рассмотрено структурное разнообразие перистоматического кольца в эпидерме листа цветковых растений, его встречаемость у представителей *Angiospermae*, предпосылки к возникновению, складывающиеся в гистогенезе эпидермы, а также возможная функциональная нагрузка.

С использованием метода реплик и сканирующей электронной микроскопии (JSM – 35) изучена поверхность листа 918 видов древесных двудольных растений, представляющих 499 родов из 131 семейства и 67 порядков. Более половины из них (553 вида) имеют микрорельеф поверхности, образованный по-разному расположенными около устьиц складками. Выделяется два основных типа его организации. Первый – складчатый (стриатный) микрорельеф, при котором складки расходятся в стороны от замыкающих клеток. Второй – перистоматические кольца, когда складки кольцеобразно располагаются вокруг устьица. Кольцеобразное расположение складок отмечено у 150 видов. В пределах двух рассматриваемых типов выявлено значительное структурное разнообразие микрорельефа. Перистоматическое кольцо может быть сплошным (например у *Ternstroemia gymnanthera* (Wight et Arn.) Sprague) и составленным из отдельных фрагментов (*Sarcococca humilis* (Rehd. et E. H. Wilson) Stapf., опоясывать устьица целиком (*Pyracantha moretii* Hort.) и прерываться на его полюсах (*Photinia benthamiana* Maxim.), одиночным (*Stranvaesia davidiana* Decne.) или же устьице окружено несколькими кольцами (*Kadzura japonica* (L.) Dunal).

Сопоставлено строение эпидермы у 26 видов, листья которых имеют либо гладкую поверхность (*Acacia seyal* Delile, *Arfeuillea arborescens* Pierre, *Chimonanthus yunnanensis* W.W. Smith, *Chloranthus spicatus* Mak., *Delonix regia* Rafin., *Flacourtia jangomas* Raeusch., *Lomatia silaifolia* (Smith) R. br., *Lonicera nitida* E.H. Wilson, *Nandina domestica* Thunb., *Poncirus trifoliata* (L.) Raf., *Quercus annulata* Smith, *Talinum triangulare* Willd., *Wisteria floribunda* (Willd.) DC.), либо несут цельные одинарные перистоматические кольца (*Acokanthera oblongifolia* (Hochst.) Codd, *A. oppositifolia* (Lam.) Codd, *Artocarpus heterophylla* Lam., *Carissa spectabilis* (Sond.) Pichon, *Elaeodendron attenuatum* A. Rich., *Exbucklandia populnea* (R. Br. ex Griff.) R.W. brown, *Ficus microcarpa* L., *Laurocerasus officinalis* M. Roem., *Neopanax colensoi* (Hook. f.) Allan, *Pyracantha moretii*, *Sarcococca humilis* (Rehd. et E.H. Wilson) Stapf, *Stranvaesia davidiana*, *Ternstroemia gymnanthera*). Покровную ткань последних отличает пониженный устьичный индекс и разреженное размещение в ней устьиц. Каждое из них окружено БОЛЬШИМ, чем в случае гладкой эпидермы числом клеток, которые подстилают устьица, приподнятые над поверхностью листа. Они имеют более крупные относительно основных клеток размеры и относятся к энцеллоцитному и аномоцитному, реже – латероцитному типам.

Проведённое с использованием сканирующей и трансмиссионной (Tesla BS-500) электронной микроскопии исследование эпидермы листа *Viburnum suspensum* Lindl. показало, что образование у данного вида цельного одинарного кольца происходит непосредственно на замыкающих клетках. Оно закладывается в виде широкого валика. По мере роста устьица из валика формируется кольцо, которое растягивается. В окончательном варианте оно представляет собой складку кутикулы, субкутикулярное пространство в которой заполнено пектиновыми веществами. Полученные данные свидетельствуют в

пользу того, что растяжение кольца увеличивающимися клетками устьица приводит к возникновению в нём механических напряжений. До тех пор, пока кольцо сохраняет свою целостность, его свободный верхний край обращён в сторону устьица. Но на поперечном срезе кольцо выворачивается наружу, чего следует ожидать при снятии в нём натяжения. Анализ формы замыкающих клеток при изменении их тургора показывает, что перистоматическому кольцу может принадлежать существенная роль в механике устьичных движений. Выполняя опорную функцию для замыкающих клеток, оно влияет на направление деформации и степень давления с их стороны на подстилающие устьице побочные клетки.

Следует отметить, что при однотипной организации устьичного комплекса, в состав которого входит перистоматическое кольцо, строение самого кольца у разных видов может отличаться. Так у *Laurocerasus officinalis* M. Roem. субкутикулярная полость в кольце не выражена или выражена крайне слабо, а через складку проходит мощная пектиновая прожилка. У *Trochodendron aralioides* Siebold et Zuss. в формировании кольца участвует только кутикула.

Листья, несущие перистоматические кольца средних размеров ($27,4 \pm 4,8$ см²), вечнозелёные, очень толстые (310.9 ± 15.8 мкм). Мезофилл дорсовентрального типа, очень многослойный ($10,3 \pm 0,5$ слоя). Коэффициент палисадности низкий ($30.5 \pm 2.2\%$). Листья гипостоматные, реже – амфистоматные. В последнем случае основная часть устьиц листа (более 98%) сосредоточена в нижней эпидерме. Она мелкоклеточная (2500 ± 180 клеток на 1 мм²). Наружные стенки основных клеток эпидермы утолщены, с мощной кутикулой. У ряда видов отмечено отложение под кутикулой многочисленных кристаллов. Устьичный индекс малый ($7,1 \pm 0,5\%$). На единице поверхности покровной ткани насчитывается среднее число устьиц (170 ± 15 устьиц на 1 мм²). Листья отличает большое значение относительной проводящей поверхности (отношение площади ксилемы на поперечном срезе черешка к площади пластинки) – показателя, от которого зависит эффективность водопроводящей ткани. Площадь ксилемы черешка, приходящаяся на одно устьице, здесь в 3 раза выше, чем у листьев без колец. Учитывая эти данные, а также толстую кутикулу, отложение у ряда видов в наружной стенке эпидермальных клеток кристаллов, можно отметить, что соотношение проводящей и транспирационной поверхностей сдвинуто у листьев с кольцами в сторону первой из них. По крайней мере, отчасти, это компенсирует потери воды, обусловленные приподнятостью устьиц над поверхностью листа. О существовании такой проблемы свидетельствует формирование у ряда видов на основе перистоматических колец камер, на дне которых и располагаются устьица (*Trochodendron aralioides*, *Acokanthera oblongifolia*). Стенки каждой камеры образованы кутикулой, а вход в неё представляет собой мелкое отверстие.

По своей организации рассмотренные устьица сходны с первичными устьицами в эпидерме листьев цветковых растений. Их объединяет большое число околоустьичных клеток, приподнятость над ними, крупные размеры относительно остальных клеток эпидермы. Изучение гетеростоматности показывает, что строение устьичного аппарата скоррелировано с размером и скоростью роста эпидермальных клеток в период его формирования. Увеличение формирующихся первичных устьиц в покровной ткани, сложенной мелкими, медленно растущими клетками возможно только при делении примыкающих к ним клеток. В результате каждое устьице оказывается окружено большим их числом. Установлено также, что материнские клетки первичных устьиц отделяются от соседних скошенными в сторону будущей подустьичной полости стенками. Это предопределяет последующее выпирание устьиц, отчасти разрешает проблему сдавливания функционирующих первичных устьиц растущими околоустьичными клетками. Отмеченные специфические черты в строении устьиц исчезают по мере нарастания согласованности в росте материнских клеток вторичных устьиц и окружающих их клеток (Паутов, 2006).

Механические напряжения и деформации, вызванные несоответствием в темпах роста входящих в состав устьичного комплекса клеток, влияют не только на строение устьичного аппарата, но и на появление на его клетках складок микрорельефа. Поскольку период заложения устьиц растянут, а параметры роста остальных клеток претерпевают в ходе гистогенеза эпидермы существенные изменения, то закономерно меняются и типы устьиц и геометрия микрорельефа. Так, на поверхности развивающегося листа *Populus tremula* L. отмечены перистоматические кольца, стриа́тный микрорельеф и переходные между ними варианты. По мере завершения развития устанавливается доминирующий стриа́тный микрорельеф, а вот перистоматические кольца деформируются при растяжении побочных клеток, которые их и несут у данного вида. Примеры динамики микрорельефа можно обнаружить и у других растений. Из 553 изученных нами видов, завершившие рост листья которых имеют складчатую поверхность, у 7% обнаружены в эпидерме и перистоматические кольца и складки, отходящие в стороны от устьиц (например, *Maesa calophylla* Pitard, *Homalanthus populifolius* R.Grah., *Weigela florida* (Bunge) A.DC.), более 4% видов – переходные между ними варианты (*Coriaria japonica* A. Gray, *Cneorum tricoccon* Guedl. ex Bieb., *Plumeria obtusa* L. и др.). Смена на последовательных этапах развития листа стоматотипов и микрорельефа поверхности отражает наличие в гистогенезе эпидермы морфогенетических предпосылок к возникновению рассмотренного в работе устьичного комплекса с перистоматиче-

ским кольцом. Появление того или иного микрорельефа, видимо, не всегда несёт функциональную нагрузку. Однако, некоторые его варианты могут оказаться преадаптивными к выполнению определённых функций, в том числе и в составе устьичного аппарата.

Литература

- Баранова М. А., Остроумова Т. А. Признаки устьиц в систематике // Итоги науки и техники. 1987. Сер. ботаника. Т. 6. Вып. 1. С. 173–192.
- Головнева Л. Б. Позднемеловая флора Сибири: Дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2004. 495 с.
- Паутов А. А. Структура листа в эволюции тополе. СПб., 2002. 163 с.
- Паутов А. А. О возможных причинах структурного разнообразия устьиц в эпидерме листа цветковых растений (на примере *Populus tremula* L.) // Проблемы биологии растений. Материалы конф., посвященной 100-летию со дня рождения В.В. Письякуовой. СПб., 2006. С. 254–257.
- Сапач Ю. О. К вопросу о постоянстве микрорельефа поверхности листа цветковых растений // Герценовские чтения. Материалы межвузовской конференции. СПб., 2005. С. 30–31.
- Ahmad K. J. Cuticular striation in *Cestrum* // curr. Sci. 1962. Vol. 31. P. 388–390.
- Dilcher D. L. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains // Bot. Rev. 1974. Vol. 40. N 1. P. 1–157.
- Stace C. A. The taxonomic importance of the leaf surface // Syst. Assoc. 1984. Spec. vol. N 25. P. 67–94.
- Wu Han Comparative observation on leaf anatomy and pollen of *Vernicia* Lour. and *Aleurites* J.R. et G. Forst //Acta phytotaxon. 1985. Vol. 23. N 3. P. 188–191.

ОСОБЕННОСТИ ПАЛИНОМОРФОЛОГИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *CAMPANULACEAE* S.L.

Полевова С. В., Золала Х.

Москва, Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

В последние годы система колокольчиковых претерпела существенные изменения. Это связано с существенным прогрессом в молекулярногенетических исследованиях. Палиноморфологические данные очень хорошо коррелируют с новейшими таксономическими данными. В данной работе мы поставили себе задачу сопоставить накопленные к настоящему времени палиноморфологические данные с системой построенной в рамках проекта *Systema Naturae 2000* (Brands, 2000).

Согласно *Systema Naturae 2000* род *Sphenoclea* J. Gaertner относится к своему собственному семейству, не имеет отношения с колокольчиковыми и вообще сближается с порядком *Solanales*. Род *Pentaphragma* N. Wallich ex G. Don также выделяется в собственное монотипное семейство, но остается в рамках порядка *Asterales* как базальная группа. Собственно колокольчиковые состоят в проекте *Systema Naturae 2000* из 5 семейств.

Монотипное семейство *Cyphiaceae* включает один род, который характеризуется трехборздноооровыми, эллипсоидальными или ромбовидными пыльцевыми зернами. P/E=1,1. Полярная ось – 51 (49–54) мкм. Экваториальный диаметр 47 (36–49) мкм. Борозды неглубокие, короткие. Оры неясных очертаний, округлые. Экзина 2,2 (1,5–2,6) мкм толщиной, покровная, однослойная. Скульптура поверхности гладкая, ямчатая. Ямки неглубокие. Мембрана борозд гранулярная. Мембрана ор гладкая. *Cyphia dentata* E. Wimm. (рис.) – Х. Золала и др. (2007), *Cyphia assimilis*, *C. bulbosa* – A. Dumbar (1975).

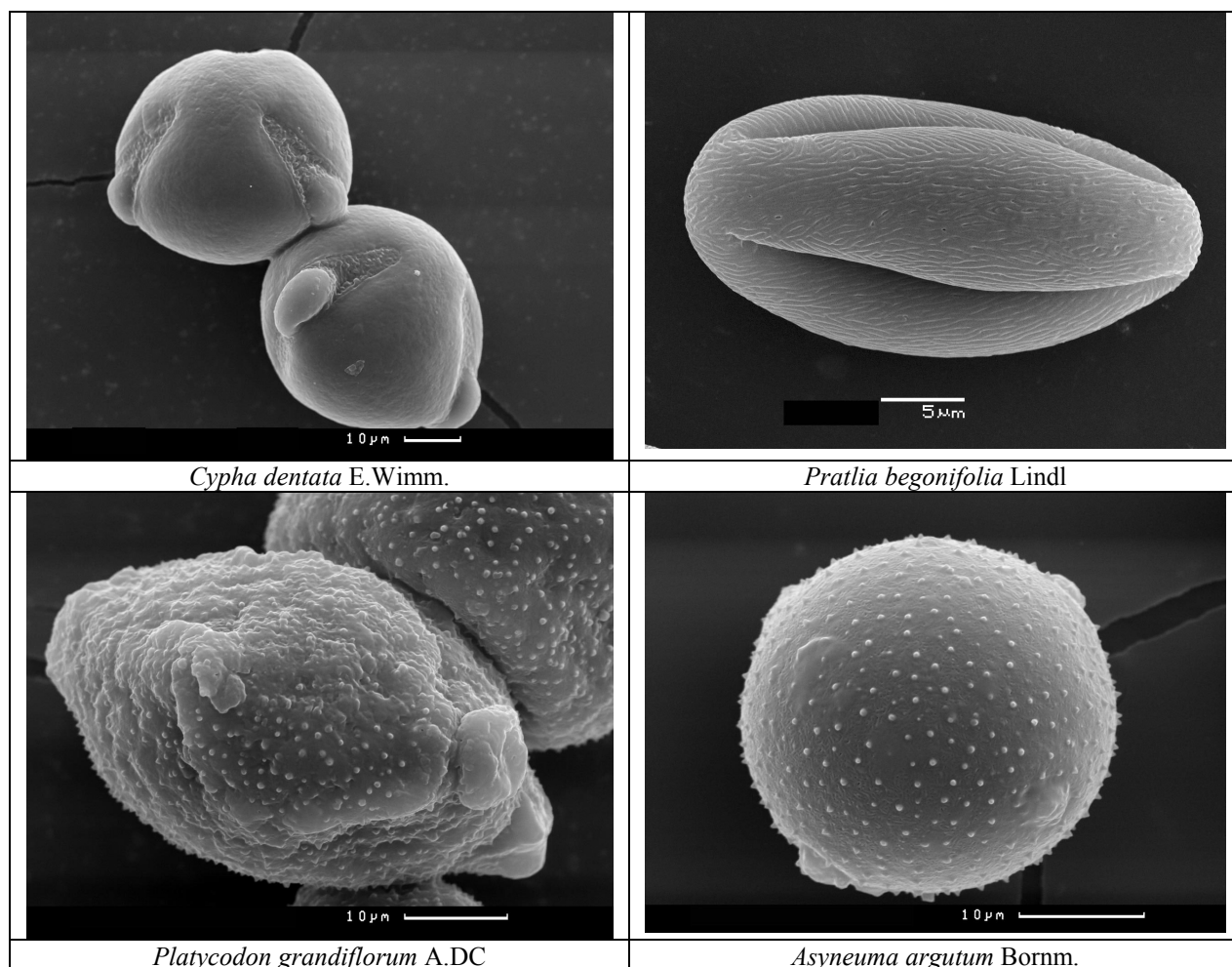
Следующее монотипное семейство *Cyphocarpaceae* характеризуется также трехборздноооровыми, довольно крупными пыльцевыми зернами, но сфероидальноэллипсоидальными. P/E=1,1. Полярная ось – 47 (45–53) мкм. Экваториальный диаметр 42 (40–46) мкм. Экзина 2,2 (2,0–2,4) мкм толщиной, полупокровная. Скульптура поверхности сетчатая, бугорчатая. *Cyphocarpus innocius*, *C. psammophilus*, *C. rigescens* – A. Dumbar (1975).

Семейство *Nemacladaceae* включает 3 рода. Пыльцевые зерна *Nemacladus rubescens* трехборздноооровые, сфероидальные, довольно мелкие. Диаметр пыльцевых зерен около 27 мкм. Пыльцевые зерна *Parishella californica* шестиборздные, сплюснутосфероидальные и несколько крупнее. Полярная ось около 32 мкм, экваториальный диаметр – 36 мкм. Экзина у представителей обоих родов устроена довольно сходно. Экзина покровная, ее толщина 1,8–2 мкм. Скульптура поверхности шипиковатоямчатая. Шипики около 1 мкм высотой равномерно распределены по поверхности пыльцевого зерна, но у *Parishella californica* их больше, они располагаются теснее A. Dumbar (1975).

Семейство *Lobeliaceae* гораздо более крупное (более 30 родов). Палинологически оно очень однородно. Пыльцевые зерна трехборздноооровые или трехборздные. Форма их варьирует от эллипсоидальных, до широкоэллипсоидальных и эллипсоидальноэллипсоидальных. P/E=1,2. Среди видов родов *Lobelia* и *Laurentia* преобладают мелкие пыльцевые зерна, с полярной осью 26 (22–29) мкм и экваториальным диаметром 20 (17–24) мкм. Однако *Lobelia sessilifolia*, *Laurentia petraea*, как и представители родов

Cyphocarpus, *Downingia*, *Grammatotheca*, *Isotoma*, *Pratia*, имеют крупные пыльцевые зерна, с полярной осью 44 (30–47) мкм и экваториальным диаметром 35 (25–38) мкм (рис.). Борозды относительно полярной оси длинные, иногда даже сливаются на полюсах, широко открытые, глубоко врезанные. Оры маленькие, плохо заметные, часто вовсе неразличимы. Экзина полупокровная 2,3 (2,0 – 2,7) мкм толщиной. Скульптура поверхности более разнообразна, но все это варианты струйчатой поверхности. Струи то более длинные, то более короткие, иногда сглаженные, вплоть до сетчатой скульптуры у некоторых *Isotoma*, *Lobelia*, *Palmerella*. Между струями многочисленные ямки и перфорации, разных размеров, которые могут быть плохо заметны. Бугорки для представителей этого семейства не характерны, но все-таки встречаются у *Isotoma anemonifolius* и *Laurentia petraea*. Мембрана борозд всегда с гранулами (Золала, Полевова, 2007, Аветисян, 1985, Dunbar, 1975). Таким образом, представителей этого семейства можно разделить только по размерному признаку: с мелкими пыльцевыми зернами и с крупными. Однако эти палиногруппы выделяются и внутри родов и не соответствуют делению на подсемейства, которое есть, например, у А. Тахтаджана (1987). Признаки скульптуры поверхности континуально изменчивы, и выделить группы на их основе также не удастся.

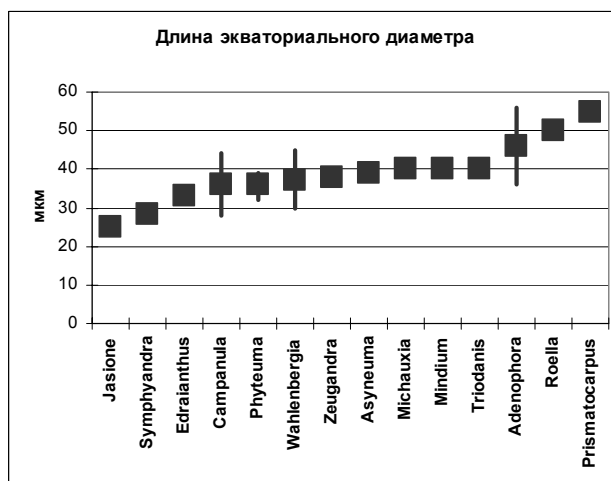
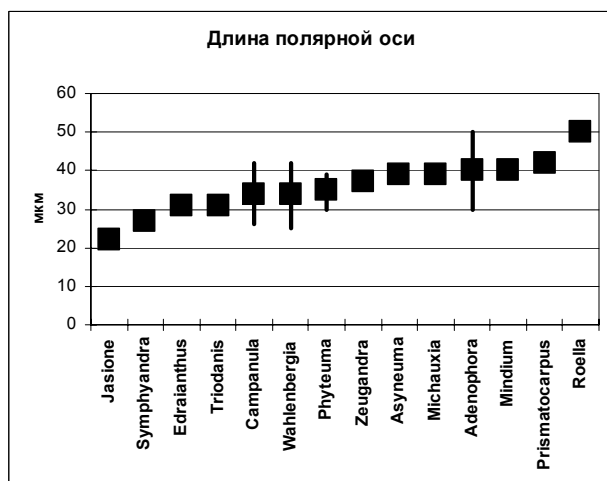
Самое крупное в этой группе семейство *Campanulaceae* s.str. подразделяется на 4 подсемейства. Монотипное подсемейство *Ostrowskioideae* включает 1 вид *Ostrowskia magnifica* и имеет шести-семибороздные, сплюснутосфероидальные, крупные пыльцевые зерна. Р/Е=0,9. Полярная ось примерно 50 мкм. Экваториальный диаметр около 57 мкм. Экзина 2,2 (2,0–2,4) мкм толщиной, покровная. Скульптура поверхности крупнобугорчатая. Бугорки своеобразной головкообразной формы, 3,5 мкм высотой (Тарасевич, Шрестха, 1992).



Другое монотипное подсемейство *Canarinoideae* включает представителей рода *Canarina*. Этому роду присущи трехборозднооровые, сфероидальные или сплюснутосфероидальные, пыльцевые зерна небольших размеров. Р/Е=1,0. Полярная ось 22–30 мкм, экваториальный диаметр 22–33 мкм. Экзина примерно 2 мкм толщиной, полупокровная. Борозды короткие. Скульптура поверхности бородавчатая или шипиковатая. Вы-

росты около 1 мкм высотой не очень равномерно распределены по поверхности пыльцевых зерен. Разные виды отличаются друг от друга скульптурными особенностями поверхности между бугорками или шипиками. У *Canarina abyssinica* поверхность между бугорками сетчатогребневидная, а у *C. eminii* между шипиками разбросаны округлые выросты. Мембрана борозд с гранулами. (Dunbar, 1975).

Следующее подсемейство *Cyananthoideae* более разнообразно и в старых системах все 3 рода его составляющих (*Cyananthus*, *Platycodon*, *Codonopsis* включая *Campanumoea*) выделялись в отдельные подсемейства. Пыльцевые зерна всех этих представителей имеют разный, часто изменчивый, апертурный тип и бывают 5–6 (у *Platycodon* и *Campanumoea maximowiczii*) 7–10 (у *Codonopsis*) 8–10 (у *Cyananthus*) бороздными и даже трехбороздными у *Campanumoea parviflora* и *C. lancifolia*. Пыльцевые зерна всех представителей по форме сплюснутосфероидальные, P/E=0,9. Очертания в полярном положении гранистые, количество граней соответствует числу борозд. Размеры пыльцевых зерен могут сильно варьировать в пределах рода. Так у разных видов *Codonopsis* полярная ось может быть от 25–27 мкм до 48 мкм, экваториальный диаметр от 31–33 до 44–46 мкм. У *Cyananthus* полярная ось от 33 мкм до 42 мкм и экваториальный диаметр от 36 до 45 мкм. Очень крупные пыльцевые зерна у *Platycodon grandiflorum*: полярная ось – 56 (52–61) мкм, экваториальный диаметр – 56 (53–63) мкм. Борозды у всех представителей короткие. Экзина толстая, 2,4 (1,8–3,0) мкм, покровная или полупокровная. Скульптура поверхности шипиковато-ямчатая. Только у *Platycodon* шипы достигают высоты 1,5 мкм. Разные виды каждого из родов отличаются густотой и особенностями расположения шипиков по поверхности пыльцевого зерна. Поверхность между шипиками ямчатая, сетчатая или коротко-струйчатая. Ямки многочисленные, разной формы и размеров. Дно ямок часто пронизано перфорациями, а сетка мелкоячеистая, поэтому граница между этими типами довольно условная. Только *Platycodon* выделяется наличием очень коротких, сглаженных струй. Мембрана борозд ямчатогранулярная, с редкими шипиками, похожа на межапертурные участки. Только у *Platycodon* мембрана борозды чисто гранулярная. Таким образом, по комплексу палиноморфологических признаков в подсемействе выделяется только *Platycodon grandiflorum*, многочисленные виды других родов отличаются только по числу борозд (Шрестха, Тарасевич, 1992; Зола, Полева, 2007; Dunbar 1975).



Самое крупное типовое подсемейство в то же время и самое богатое палиноморфологически. Все роды входящие в это подсемейство имеют поровые пыльцевые зерна. Поры располагаются по экватору, но если их количество превышает 3 они располагаются уже не строго по экватору. Рекордсмен по количеству пор *Campanula americana* имеет 12 пор располагающихся глобально. Формально всех представителей этого подсемейства можно распределить по количеству пор на группы: трехпоровые, четырехпоровые, пятипоровые и многопоровые. Однако многие виды по числу апертур изменчивы. Обычно встречается две аперттуры, но иногда может быть и три, редко больше. Строго 3 поры встречаются у большинства видов родов *Campanula*, *Jasione*, *Edraianthus*, *Pristmatocarpus*, *Roella*, *Symphyandra*, *Wahlenbergia*. 3–4 поры встречаются у некоторых видов родов *Campanula*, *Zeugandra*, *Triodanis*, *Michauxia*, *Mindium*, *Adenophora*, *Phyteuma* и *Wahlenbergia*. Строго 4 аперттуры встречается очень редко, обычно пор 4–5, например, у некоторых видов *Adenophora*, *Asyneuma* (рис.), *Campanula*, *Phyteuma*. До 7 пор бывает у *Adenophora sublata*, *Campanula strigosa*, *Wahlenbergia upembensis*. Однако выделенные таким формальным образом апертурные типы не коррелируют с другими морфологическими признаками пыльцевых зерен колокольчиковых. Так шиповатая или шипиковатая скульптура встречаются среди всех апертурных типов. Ямчатобугорчатая или сетчатая скульптура поверхности между шипами также свободно сочетается как с апертурным типом, так и с основным типом скульптуры. При попытке характеризовать роды в

данном семействе мы сталкиваемся со значительными трудностями. Крупный род *Campanula* охватывает все многообразие палиноморфологических особенностей семейства, а более маленькие роды включают некоторую часть этого многообразия (Золала, Полевова, 2007; Dunbar, 1975). Так длина полярной оси и экваториального диаметра варьируют в очень широких пределах:

Такое положение вещей согласуется и с молекулярногенетическими данными. Согласно работе W. Eddie et al. (2003) все бороздчатые пыльцевые типы этого семейства попадают в единую кладу *Platicodonoids*. Остальные роды распределены между тремя кладами (*Campanulaceae* s. str. clade, Transitional taxa, *Rapunculus* clade) без связи с палиноморфологией. Причем, род *Campanula* также распределяется по этим же трем кладам, то есть не может считаться монофилетичным. Палиноморфологические признаки, в частности число апертур, распределены по всем трем кладам. Можно заметить только довольно слабую тенденцию к увеличению количества пор в *Rapunculus* clade.

Авторы выражают благодарность коллективу межфакультетской лаборатории электронной микроскопии Биологического факультета МГУ за возможность получить прекрасные микрографии сканирующей и трансмиссионной электронной микроскопии.

Работа поддержана грантом РФФИ 06-04-48534.

Литература

- Аветисян Е. М. Электронномикроскопическое исследование пыльцы некоторых родов семейства *Lobeliaceae* Juss // Биол. журн. Армении. 1985. Т. 38. № 10. С. 875–879.
- Золала Х. А., Полевова С. В. Палиноморфология представителей семейства Колокольчиковые (*Campanulaceae*) // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. 2007. С. 229–230.
- Тарасевич В. Ф., Шрестха К. К. Палинологические данные о положении рода *OSTROWSKIA* в семействе *Campanulaceae* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 9. С. 27–35.
- Тахтаджян А. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
- Шрестха К. К., Тарасевич В. Ф. Сравнительно морфологическое исследование пыльцы рода *Cyananthus* в связи с систематикой и положением его в семействе *Campanulaceae* // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 10. С. 1–13.
- Dunbar A. On pollen of *Campanulaceae* and related families with special reference to the surface ultrastructure. 1. *Campanulaceae* subfam. *Campanuloidae* // Bot. Notiser. 1975. Vol. 128. P. 73–101.
- Dunbar A. On pollen of *Campanulaceae* and related families with special reference to the surface ultrastructure. *Campanulaceae* subfam. *Cyphioideae* and subfam. *Lobelioidae*; *Goodeniaceae*; *Sphenocleaceae* // Bot. Notiser. 1975. Vol. 128. P. 103–118.
- Eddie W. M. M., Shulkina T., Gaskin J., Haberle R. C., Jansen R. K. Phylogeny of *Campanulaceae* s. str. inferred from ITS sequences of nuclear ribosomal DNA // Ann. Missouri Bot. Gard. 2003. Vol. 90. P. 554–575.
- Brands S. J. (comp.) 1989–2005. Systema Naturae. 2000. Amsterdam, The Netherlands. [http://sn2000.taxonomy.nl/]

О МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКАХ ЦВЕТКА *ALLIUM OSCHANINII* (SEC. СЕРА, *ALLIACEAE*)

Ренмова Г. Е.

Ташкент, НПО «Ботаника» АН РУз

Allium oschaninii O. Fedtsch. – эндемичный вид Средней Азии, входит в Красную книгу Узбекистана (1998). По вкусовым качествам не уступает культурному луку, и по А.Ф. Пимахову (1989) может быть использован в селекции, так как обладает хозяйственно-ценными признаками (жаро- и засухоустойчивость), или даже для непосредственного введения в культуру. Выявление значимых признаков-индикаторов необходимо не только для правильного понимания ранга таксона, но и для идентификации вида в практических целях. Важный источник систематической информации, как морфология цветка, к сожалению, для *A. oschaninii* недостаточно использован. Так, во «Флоре СССР» (Введенский, 1935), «Флоре Узбекистана» (Введенский, 1941) и работах L. W. D. Van Raamsdonk и T. de Vries (1992), F. R. M. Fritsch, F. Matin, M. Klaas (2001) приводится лишь один наиболее таксономически ценный признак – широкоовальная с зубчиками форма основания внутренних тычиночных нитей. Детальное исследование большего количества признаков цветка, приведенных в данной работе, позволило не только выявить новые признаки, имеющие таксономическое значение, но и отметить различную амплитуду их изменчивости. Исследование проводилось в коллекционном питомнике НПО «Ботаника» АН РУз на растениях, луковицы которых были собраны из естественных местообитаний. Цветки были собраны отдельно из трех ярусов шаровидного соцветия и зафиксированы в спирте. Измерения проводились на 50 цветках каждого яруса. Морфологические описания проведены на препаратах, окрашенных ацетокармином. Использованы микроскопы МБР-3 и МБС-9. Математическая обработка данных проведена по Г.Н. Зайцеву (1984).

Биометрические показатели элементов цветка *A. oshaninii* из различных точек ареала

Признаки	<i>A. oshaninii</i> *				<i>A. oshaninii</i> **				<i>A. oshaninii</i> ***			
	Ярусы				Ярусы				Ярусы			
	Верхний	Средний	Нижний	Верхний	Средний	Нижний	Верхний	Средний	Верхний	Средний	Нижний	Нижний
дл.лист.окл. нар.кр.	5,0±0,048 V=5,3	4,9±0,054 V=6	4,9±0,045 V=5,1	4,7±0,081 V=9,4	4,6±0,060 V=7,1	4,6±0,072 V=8,4	4,3±0,06 V=8,2	4,2±0,06 V=8,1	4,2±0,06 V=8,1	4,2±0,06 V=8,1	4,2±0,04 V=5,1	4,2±0,04 V=5,1
шир.лист.окл. нар.кр.	1,5±0,015 V=5,7	1,5±0,012 V=4,4	1,4±0,018 V=6,9	1,4±0,016 V=6	1,5±0,012 V=4,6	1,5±0,018 V=6,5	1,4±0,01 V=4,9	1,5±0,01 V=3,8	1,5±0,01 V=3,8	1,5±0,01 V=3,8	1,4±0,01 V=3,5	1,4±0,01 V=3,5
дл.лист.окл. вн.кр.	5,4±0,037 V=3,7	5,4±0,037 V=3,7	5,3±0,036 V=3,7	5,4±0,10 V=10,9	5,4±0,032 V=3,3	5,5±0,042 V=4,2	4,9±0,06 V=7,5	4,8±0,06 V=7,6	4,8±0,06 V=7,6	4,8±0,06 V=7,6	5,0±0,06 V=6,7	5,0±0,06 V=6,7
шир.лист.окл. вн.кр.	2,1±0,018 V=4,7	2,1±0,019 V=4,8	2,1±0,014 V=3,7	2,1±0,021 V=5,6	2,0±0,019 V=5,1	2,0±0,025 V=6,7	2,0±0,01 V=3,4	1,9±0,02 V=5,7	1,9±0,02 V=5,7	1,9±0,02 V=5,7	2,0±0,02 V=5,9	2,0±0,02 V=5,9
дл.пыл.нар.кр.	1,9±0,019 V=5,6	1,8±0,016 V=4,8	1,8±0,019 V=5,6	1,8±0,018 V=5,6	1,8±0,017 V=5,1	1,8±0,021 V=6,4	1,7±0,03 V=9,4	1,7±0,02 V=8,3	1,7±0,02 V=8,3	1,7±0,02 V=8,3	1,7±0,02 V=7,7	1,7±0,02 V=7,7
шир.пыл.нар.кр.	0,4±0,010 V=13,4	0,3±0,008 V=12,1	0,3±0,010 V=15,1	0,3±0,012 V=20,9	0,3±0,007 V=10,5	0,3±0,008 V=14,1	0,3±0,008 V=11,8	0,3±0,009 V=14,4	0,3±0,009 V=14,4	0,3±0,009 V=14,4	0,3±0,008 V=14,1	0,3±0,008 V=14,1
дл.пыл.вн.кр.	2±0,021 V=5,8	2±0,013 V=3,7	1,9±0,019 V=5,4	1,9±0,024 V=7	1,9±0,011 V=3,1	1,9±0,019 V=5,5	1,8±0,02 V=6,4	1,8±0,02 V=7,7	1,8±0,02 V=7,7	1,8±0,02 V=7,7	1,8±0,01 V=5,7	1,8±0,01 V=5,7
шир.пыл.вн.кр.	0,3±0,012 V=18,7	0,3±0,012 V=18,4	0,3±0,010 V=15,7	0,3±0,009 V=14,3	0,3±0,010 V=15,6	0,3±0,006 V=11,7	0,3±0,007 V=13	0,3±0,008 V=14,3	0,3±0,008 V=14,3	0,3±0,008 V=14,3	0,3±0,008 V=14,4	0,3±0,008 V=14,4
дл.тыч.нити нар.кр.	2,4±0,088 V=19,5	2,4±0,058 V=13,2	2,4±0,072 V=16,3	3,6±0,14 V=22,3	3,3±0,009 V=16,5	3,2±0,067 V=11,2	3,1±0,1 V=18,2	2,9±0,07 V=13,6	2,9±0,07 V=13,6	2,9±0,07 V=13,6	3,4±0,1 V=20,1	3,4±0,1 V=20,1
дл.тыч.нити вн. кр.	4,7±0,12 V=14,3	4,5±0,078 V=9,4	4,3±0,066 V=8,2	5,2±0,065 V=6,7	5±0,043 V=4,6	5,4±0,046 V=4,7	5,1±0,06 V=6,9	5,3±0,07 V=8	5,3±0,07 V=8	5,3±0,07 V=8	5,6±0,07 V=7,6	5,6±0,07 V=7,6
длина столбика	1,8±0,11 V=23,1	2±0,11 V=21,5	1,7±0,089 V=20	1,6±0,033 V=7,6	1,6±0,071 V=16,3	1,7±0,041 V=9,1	1,8±0,05 V=11,7	1,7±0,08 V=18,5	1,7±0,08 V=18,5	1,7±0,08 V=18,5	1,9±0,06 V=13,8	1,9±0,06 V=13,8
ширина рыльца	0,2±0,005 V=7,9	0,2±0,01 V=27,5	0,3±0,003 V=6,3	0,5±0,008 V=13,2	0,3±0,006 V=10,4	0,4±0,004 V=6,5	0,3±0,004 V=5,6	0,3±0,05 V=7,5	0,3±0,05 V=7,5	0,3±0,05 V=7,5	0,3±0,007 V=10,5	0,3±0,007 V=10,5

* Киргизия г. Сулейманка; ** Киргизия (Ош. обл. 30 км к западу); *** Таджикистан

Зонтиковидное соцветие *A. oschaninii* в форме шара несет множество цветков на длинных цветоножках. Этот вид выделяется тем, что в период бутонизации и цветения идет постоянное образование новых цветков, что, вероятно, связано с более длительной меристематической активностью укороченной оси соцветия. В период роста цветоноса (стрелки) соцветие имеет чехол, который на ранних стадиях развития конусовидный с коротким зауженным носиком. По мере развития форма чехла изменяется на шаровидную. Вскрытие чехла происходит одной, чаще двумя, продольными линиями. Цветок *A. oschaninii* обоеполюй, актиноморфный, звездчатой формы, с простым шестилестничковым белым околоцветником. Листочки околоцветника белые с темно-зеленой жилкой в центре, расположены в двух кругах – наружных и внутренних по 3. Форма наружных листочков – округло-эллиптическая, внутренних – широколанцетовидная. Все листочки околоцветника слабовеямчатые на верхушке. Тычинок – 6, свободные, прямые, при основании между собой сросшиеся. Основания наружных тычиночных нитей – шиловидные, внутренних – широкоовальные с 2–3 зубцами. Связник, продолжающий тычиночную нить, имеет четко выступающую верхушку. Пыльники – 4-гнездные, эллиптические, гладкие, бледно-серые. Пестик образован из 3-х плодolistиков, завязь верхняя, 3-х-гнездная, округлая, столбик длинный, прямой, нитевидный, рыльце очень мелкое.

Измерения элементов цветка по 12 морфологическим показателям выявили слабую изменчивость по ярусам соцветия и при сравнении цветков из разных популяций (таблица). Однако, цветки *A. oschaninii* из Таджикистана несколько мельче, возможно, из-за более засушливых условий. Как правило, все элементы внутреннего круга заметно крупнее и эта закономерность отмечена в цветках всех трех популяций. Морфологические признаки цветка варьируют в различной степени. К слабовариабельным признакам с коэффициентами вариации ($V=3,5\text{--}10,5\%$) относятся все параметры листочков околоцветника, как наружного, так и внутреннего круга, длина пыльника наружного и внутреннего круга, длина тычиночной нити внутреннего круга и ширина рыльца. Но длина тычиночной нити (Киргизия, г. Сулейманка) и ширина рыльца (Киргизия, Ош. обл.) внутреннего круга относятся к средневариабельным ($V=10,6\text{--}17,5\%$), а ширина рыльца среднего яруса имеет максимальный показатель вариации. К средневариабельным признакам относятся также ширина пыльников наружного и внутреннего кругов, за исключением показателей в верхнем ярусе наружного круга (Киргизия, Ош. обл.) и в верхнем и среднем ярусах внутреннего круга (Киргизия, г. Сулейманка), в которых была отмечена сильная вариабельность ($V=17,6\%$ и выше). К сильно вариабельным признакам относятся ширина пыльников и длина тычиночной нити внутреннего круга, длина столбика. Выявленная амплитуда вариабельности показала, что наиболее стабильными показателями являются стерильные элементы цветка (длина и ширина околоцветника), независимо от расположения цветков по ярусам.

Анализ морфологических признаков цветка *A. oschaninii* позволили выделить наиболее важные из них, имеющие таксономическую ценность: конусовидная форма чехла с узким коротким носиком (на ранних стадиях развития); вскрытие чехла происходит продольными щелями; размеры листочков околоцветника наружного круга колеблются: длина 4,2–5,0 мм, ширина 1,4–1,5 мм, внутреннего, соответственно – 4,8–5,5 мм и 1,9–2,1 мм; листочки околоцветника зеленовато-белые с явно выраженной центральной зеленой жилкой; верхушки листочков околоцветника слабовеямчатые; пыльники бледно-серые; основания внутренних тычиночных нитей широкоовальные с короткими зубчиками (этот признак варьирует от широкоовальных без зубчиков до широкоовальных с 2–4 зубчиками); связник с четко выступающей верхушкой.

Литература

- Введенский А. И. Семейство *Alliaceae*. Флора СССР. Л. 1935. Т. 4. С. 198–199.
 Введенский А. И. Семейство *Alliaceae*. Флора Узбекистана. Ташкент. 1941. Т. 1. 443 с.
 Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М 1984. С. 11–14.
 Левичев И. Г. Семейство *Alliaceae* // Красная книга Республики Узбекистан. Ташкент, 2006. С. 163–169.
 Пимахов А. Ф. Местные сорта и дикорастущие формы лука Средней Азии. // Мобилизация растительных ресурсов для использования в сельском хозяйстве Средней Азии. Ташкент, 1989. С. 26–32.
 Van Raamsdonk L. W., De Vries T. Biosystematic studies in *Allium* L. section *Cepa* // Bot. J. Linn. Soc. 1992. P. 109–143.
 Fritsch R. M., Matin F., Klaas M. *Allium vavilovii* M. Popov et Vved. an a new Iranian species are the closest among the known relatives of the common onion *A. cepa* L. (*Alliaceae*) // Genetic Resources and Crop Evolution. 2001. P. 401–408.

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЫ НЕСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ ОПРЕДЕЛЯЮТСЯ ОРГАНОГЕННОЙ РИТМИКОЙ И НЕ ВЛИЯЮТ НА ОСОБЕННОСТИ АПИКАЛЬНОГО МОРФОГЕНЕЗА

Романова М. А., Науменко А. Н., Евкайкина А. И.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

Исключительная роль апикальной меристемы побега (АМП) в образовании органов и тканей спорофитов высших растений побуждает исследователей искать связь между ее структурой и особенностями апикаль-

ного морфогенеза у представителей разных таксонов. У высших растений выделяют три структурных типа АМП (Newman, 1961): (1) дуплексный, известный также как туника-корпус и характерный для покрытосеменных и гнетовых, (2) симплексный, характерный для остальных голосеменных и отличающийся от предыдущего отсутствием туники – одного или нескольких поверхностных слоев антиклинально делящихся клеток и (3) моноплексный с единственной тетраэдрической инициальной клеткой, характеризующей меристему несемennых растений. Показано, что в меристемах первых двух типов апикальный морфогенез происходит сходным образом, приводя к формированию побегов с одинаковой метамерной организацией (Esau, 1965; Gifford, Foster, 1989). Из меристем моноплексного типа, напротив, образуются побеги, различающиеся по морфологической природе листа, типу ветвления, метамерии. Закономерен вопрос: обладает ли моноплексная меристема у представителей разных таксонов несемennых растений одинаковой морфофункциональной организацией и чем определяются различия в структурной организации спорофитов.

Целью настоящей работы стало изучение апикального морфогенеза у модельных представителей разных таксонов несемennых растений, различающихся по морфологии спорофита и органобластительной ритмике: *Psilotum nudum* (L.) Beauvau. (*Psilotopsida*) и *Selaginella kraussiana* (Kunze) A. Braun (*Selaginellopsida*) с микрофилльными листьями и дихотомически ветвящимися побегами, *Ceratopteris richardii* Brongn. (*Polypodiopsida*) и *Botrychium lunaria* (L.) Sw. (*Ophioglossopsida*) с макрофилльными или теломными листьями и неветвящимися побегами. Описание клеточных аспектов органогенеза проводилось методом картирования клеточных линий в последовательных сегментах апикальной клетки, разработанным D. Bierhorst (1977).

Анализ клеточных делений показал, что апикальная меристема представителей всех изученных таксонов образована призматическими сегментами – производными косоантиклинальных делений единственной апикальной клетки. В каждом из сегментов происходят деления двух типов: неравные периклиналильные и равные антиклинальные. Неравные периклиналильные деления приводят к образованию больших призматических клеток в поверхностном слое и меньших, имеющих более или менее изодиаметрическую форму, в подповерхностном слое. Апикальная клетка и окружающие ее призматические клетки образуют зону поверхностных инициалей, а совокупность подлежащих им изодиаметрических клеток – зону подповерхностных инициалей. Зоны поверхностных и подповерхностных инициалей характеризуются большими размерами и большей вакуолизацией по сравнению с окружающими их клетками апекса побега. Апикальная меристема, состоящая из зон поверхностных и подповерхностных инициалей характерна для *P. nudum*, *S. kraussiana* и *C. richardii*. В апикальной меристеме *B. lunaria* клетки этих двух зон окружены мелкими изодиаметрическими клетками еще одной – чашевидной (согласно классификации Stevenson, 1976) – зоны. Таким образом, в меристеме *P. nudum*, *S. kraussiana* и *C. richardii* можно выделить две зоны, а в меристеме *B. lunaria* – три зоны. Апикальная меристема, состоящая из трех зон, характерна для большинства лептоспорангиатных папоротников (Романова, Борисовская, 2004).

Было выявлено, что различия в зональной структуре апикальной меристемы изученных видов определяются числом периклиналильных делений поверхностных инициалей. В апикальной меристеме *P. nudum*, *C. richardii* и *S. kraussiana* поверхностные инициали делятся периклиналильно дважды, а в меристеме *B. lunaria* трижды. Каждое неравное периклиналильное деление приводит к укорочению поверхностных инициалей. После третьего деления, поверхностные клетки в меристеме *B. lunaria* приобретают изодиаметрическую форму и формируют чашевидную зону. Таким образом, неравные периклиналильные деления поверхностных клеток играют ключевую роль в формировании зональности апикальной меристемы изученных несемennых растений.

Для того, чтобы оценить, являются ли выявленные различия в зональности апикальной меристемы побега таксонспецифическими, и в какой степени они определяют апикальный морфогенез, была проанализирована роль клеток разных зон в формировании органов. Проведенное исследование показало, что органогенез *P. nudum*, *C. richardii*, *S. kraussiana* и *B. lunaria* происходит сходным образом – путем формирования новых апикальных инициалей в результате косоантиклинальных делений клеток поверхностного слоя. В меристеме *B. lunaria* и *C. richardii* образуется только один тип апикальных инициалей – апикальные клетки листьев, а в меристеме *P. nudum* и *S. kraussiana* инициали двух типов: апикальные клетки листьев и ветвей. При каждом ветвлении происходит смена апикальных инициалей: старая апикальная клетка прекращает функционировать, а из окружающих ее поверхностных инициалей одновременно формируются две новые апикальные клетки ветвей. Было выявлено, что в ходе последовательных периклиналильных делений изменяется органогенный потенциал поверхностных инициалей: после первого деления они приобретают способность к формированию ветвей, а после второго – листьев. После третьего периклиналильного деления поверхностные клетки в апикальной меристеме *B. lunaria* теряют способность к органогенезу.

Полагаем, что различия в зональности апикальной меристемы *P. nudum*, *S. kraussiana*, *C. richardii* и *B. lunaria* определяются различиями в их органогенной ритмике. Органогенез в апикальной меристеме первых трех видов, произрастающих не в сезонном климате, происходит практически без периода покоя. В апикальной меристеме *B. lunaria* ежегодно закладывается единственный лист, а его морфогенез, продолжающийся пять-шесть лет, состоит из чередующихся фаз роста и покоя. Вероятно, в меристеме *P. nudum*, *S. kraussiana* и

C. richardii, где происходит непрерывная закладка зачатков листьев и ветвей, поверхностные инициали успевают поделиться периклинально лишь дважды до инициации нового органа. В апикальной меристеме *B. lunaria*, образующей единственный лист в год, поверхностные инициали, которые не реализовали свой органогенный потенциал, делятся периклинально в третий раз и формируют неорганогенную чашевидную зону. Подтверждением предположения о связи между органогенной ритмикой и зональностью апикальной меристемы служит тот факт, что у лептоспорангиатного папоротника *Phegopteris connectilis* (Michaux) Watt, образующего один лист ежегодно, в апикальной меристеме есть чашевидная зона (Борисовская и др., 2006).

Проведенное исследование показало, что моноплексная апикальная меристема несеманных растений характеризуется сходной морфофункциональной структурой у представителей разных таксонов. Органогенным потенциалом в ней обладают только поверхностные призматические клетки, а закладка органов происходит путем формирования новых апикальных инициалей. Эти черты сходны с таковыми, описанными для лептоспорангиатных папоротников (Романова, Борисовская, 2004; Борисовская и др., 2006) и, вероятно, характеризуют апикальную меристему моноплексного типа. Наличие или отсутствие неорганогенной чашевидной зоны в составе апикальной меристемы определяется органогенной ритмикой и не влияет на особенности апикального морфогенеза. В меристеме без чашевидной зоны закладываются как микро-, так и макрофилльные листья. Последние могут также образовываться в меристемах, в которых присутствует чашевидная зона. Проведенное исследование также показало, что вопреки классической точке зрения о принципиально разном способе закладки макро- и микрофилльных листьев (Bower, 1923; Gifford, Foster, 1989), их инициация происходит сходным образом – путем формирования новой апикальной инициали в одной из компетентных клеток поверхностного слоя. Вопрос о механизме детерминации программы развития макро- и микрофилльных листьев остается открытым.

Литература

- Борисовская Г. М., Романова М. А., Велле С. В. Органогенез в апикальной меристеме *Phegopteris connectilis* (*Thelypteridaceae*): к вопросу о морфофункциональной структуре апикальной меристемы папоротников // Вестник Санкт-Петербургского Университета. 2006. Сер. 3. Вып. 3. С. 12–21.
- Романова М. А., Борисовская Г. М. Принципы структурной организации вегетативного тела папоротников: онтогенетический подход // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 5. С. 705–717.
- Bierhorst D. W. On the stem apex, leaf initiation and early leaf ontogeny in filicalean ferns // Amer. J. Bot. 1977. Vol. 64. N 2. P. 125–152.
- Bower F. O. The ferns. (Analytical examination of the criteria of comparison). Cambridge, 1923. Vol. 1. 359 p.
- Esau K. Plant anatomy, 2nd ed. John Wiley & Sons, New York, 1965.
- Gifford E. M., Foster A. S. Morphology and evolution of vascular plants. // W. H. Freedman, New York, 1989.
- Newman I. V. Pattern in the meristems of vascular plants. 2. A review of shoot apical meristems of gymnosperms, with comments on apical biology and taxonomy, and a statement of some fundamental concepts // Proc. Linn. Soc. New South Wales. 1961. Vol. 86. P. 9–59.
- Stevenson D. W. The cytohistological and cytohistochemical zonation of the shoot apex of *Botrychium multifidum* // Amer. J. Bot. 1976. Vol. 63. P. 852–856.

АНАТОМИЯ ПЕРИКАРПИЯ *ANAXAGOREA* A. ST.-HIL. (*ANNONACEAE*)

Романов М. С., Бобров А. В., Романова Е. С.

Москва, ГБС РАН, географический факультет МГУ, Ботанический сад МГУ

Семейство *Annonaceae*, обнимающее более 2500 видов, относимых к 128 родам (Kessler, 1993), является самым большим и полиморфным среди архаических групп цветковых – вне зависимости от объема и таксономического ранга этой группы: подкласс *Magnoliidae* (Cronquist, 1988; Takhtajan, 1997; Thorne & Reveal, 2007) или «неформальное объединение порядков» *Magnoliids* (APG II, 2003). Для подавляющего большинства родов *Annonaceae*, объединяемых в типовое подсемейство, характерен спиральный апокарпный гинецей (полимерный, олигомерный или мономерный), а для 2 родов подсемейства *Monodoroideae* – паракарпный (апокарпный мономерный согласно альтернативной интерпретации – Leins & Erbar, 1982). Морфологическое разнообразие сочных нескрывающихся плодов *Annonaceae* – *Annonoideae* очень велико: 1) полимерные, образованные 30–60 плодиками, сидящими на длинных ножках, 1–2-семенными (*Cyathostemma yunnanense* Hu, *Disepalum*, *Mezzettiopsis creaghii* Ridley) или многосеменными (*Uvaria*); 2) олигомерные, состоящие из односеменных плодиков – сидячих (*Guatteria*) или на длинных ножках (*Cananga*, *Polyalthia*); 3) олигомерные, образованные малосеменными сидячими плодиками (*Artabotrys*, *Uvariopsis*); 4) олигомерные «псевдосинкарпии», состоящие из плотно прижатых друг к другу (но свободных) сидячих плодиков – малосеменных (*Stelechocarpus*) или односеменных (*Geanthemum*); 5) полимерные, образованные срастающимися на большую часть длины односеменными плодиками (*Annona*, *Anonidium*, *Ararocarpus*, *Duguetia*, *Rollinia*). У некоторых *Annonaceae*–*Annonoideae* (е. г., *Asteranthe*, *Chieniodendron hainanense* (Merr.) Tsiang & P. T. Li, *Froesiodendron*, *Guamia*

marianae (Saff.) Merr., *Desmos* Lour. p. p.) плодики полимерного плода распадаются на не вскрывающиеся двухсеменные членики (аналогично бобам некоторых *Fabaceae* s. l.), а у *Polyceratocarpus* каждый плодик разделяется продольной ложной перегородкой и многочисленными ложными поперечными перегородками на односеменные «полу-членики». Олигомерные (обычно тримерные, реже моно-димерные) циклические апокарпные плоды представлены у наиболее специализированных таксонов *Annonaceae–Annonoideae*: они могут быть многосеменными (е. г., *Asimina*, *Deeringothamnus*, *Hexalobus*), малосеменными (е. г., *Hornschuchia*, *Oncodostigma*, *Onychopetalum*) или односеменными (е. г., *Ambavia*, *Oxandra*). Наконец, наиболее продвинутые представители *Annonaceae–Annonoideae* обладают мономерными сочными не вскрывающимися мало-многосеменными плодами (*Dasoclema marginalis* (Scheff.) Aristeg., *Dielsiothamnus divaricatus* (Diels) R. E. Fr., *Dendrokingstonia nervosa* (Hook. fil. & Thomson) Rauschert, *Mezzettia*, *Monocarpia euneura* Miq. и *Tridimeris hahniana* Baill.). Вскрывающиеся плоды известны у отдельных представителей *Annonaceae*: сочные полимерные многосеменные плоды *Cymbopetalum*, *Mkilua fragrans* Verdc. и *Xylopia* p. p. (е. г., *X. aethiopica* A. Rich.) вскрываются ламинальной щелью (субвентрально); это явно вторично, на что указывает полное отсутствие механизма вскрывания (ориг. данные) и нерегулярный характер растрескивания перикарпия. Изученные нами плоды представителей *Annonaceae–Annonoideae* (*Annona*, *Artabotrys*, *Asimina*, *Cananga*, *Desmos*, *Guatteria*, *Polyalthia*, *Rollinia*, *Uvaria*, *Xylopia*) характеризуются многослойным паренхимным перикарпием, лишённым топографически выраженной склеренхимной зоны (ориг. данные). Такие плоды, часто называемые «сочными листовками», «ягодообразными листовками», «ягодообразными апокарпиями», рассматриваются нами в качестве самостоятельного морфогенетического типа – апокарпной ягоды (*uva arosarpia*) (Романов и Бобров, 2008).

Закономерное и регулярное вскрывание иссыхающих плодов характерно только для одного рода *Annonaceae* – *Anaxagorea*, включающего около 20 видов, распространённых в тропиках обоих полушарий (Maas & Westra, 1984, 1985). Согласно классическим взглядам на модусы и направления морфолого-эволюционных преобразований плодов, вскрывающиеся плоды являются типом исходным, первичным, тогда как не вскрывающиеся – производным, вторичным (Каден, 1964; Левина, 1987). Сравнение анатомии перикарпия уникальных вскрывающихся плодов *Anaxagorea* со структурой плодов архаических таксонов *Magnoliidae* позволит выявить среди последних группы, наиболее близко родственные *Annonaceae*. Это особенно актуально, так как данные «молекулярной филогенетики» не дают удовлетворительного ответа на вопрос о родственных связях семейства *Annonaceae* (APG II, 2003).

С целью определения морфогенетического типа плода *Anaxagorea* и реконструкции гипотетических направлений морфогенеза плодов архаичных таксонов *Annonaceae* мы при помощи стандартных методик (Ruzin, 1999) исследовали плоды 7 видов рода: *A. costaricensis* R. E. Fr., *A. dolichocarpa* Sprague & Sandwith, *A. guatemalensis* Standl., *A. javanica* Blume, *A. panamensis* Standl., *A. sumatrana* Miq., *A. zeylanica* Hook. fil. & Thomson. Материал для исследований был получен из карпологической коллекции Ботанического музея БИН РАН благодаря любезности проф. Е. С. Чавчавадзе и Н. Б. Серафимович.

Перикарпий исследованных видов *Anaxagorea* слагается (в зависимости от участка среза) 24–26 или 36–40 слоями клеток и дифференцирован на экзокарпий, мезокарпий и эндокарпий. Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, образованной мелкими бесцветными слабо удлинёнными в тангентальном направлении клетками с несколько утолщёнными наружными тангентальными и радиальными стенками. Экзокарпий покрыт равномерно развитой кутикулой. Мезокарпий образован тремя топографическими зонами – наружной гиподермой, основной тканью и внутренней гиподермой. Наружная гиподерма сложена периферическим (субдермальным) слоем относительно крупных изодиаметрических неокрашенных клеток со слабо и равномерно утолщёнными стенками и 3–5 слоями более мелких сильно сдавленных тонкостенных клеток, заполненных эфирными маслами. Основная ткань мезокарпия сложена 16–20 слоями крупных тонкостенных бесцветных паренхимных клеток, незначительно вытянутых в радиальном направлении. В средней зоне мезокарпия локализованы многочисленные проводящие пучки, образованные незначительным числом элементов ксилемы и флоэмы каждый. Пучки окружены развитыми индивидуальными склеренхимными обкладками, имеющими на поперечном срезе удлинённо-эллипсоидальные (радиально ориентированные) очертания. Склериды обкладки имеют равномерно утолщённые полностью лигнифицированные стенки. От периферической части каждой индивидуальной обкладки обычно отходят радиальные тяжи склеренхимных клеток, достигающие гиподермы. Строение внутренней зоны мезокарпия и эндокарпия различается в разных частях стенки плода. В прилегающих к дорзальному и вентральному швам участках перикарпия внутренняя зона мезокарпия (гиподерма) состоит из 2–3 слоёв тонкостенных несколько уплощённых бесцветных паренхимных клеток, а эндокарпий – из одного слоя очень сильно удлинённых в тангентальном направлении бесцветных клеток с незначительно и равномерно утолщёнными стенками. В латеральных участках перикарпия внутренняя зона мезокарпия слагается 10–12 слоями изодиаметрических склерид с равномерно утолщёнными полностью лигнифицированными стенками, размеры которых уменьшаются от периферии к центру плода. Эндокарпий в этих участках образован 4–5 слоями очень сильно удлинённых в тангентальном направлении склерид с сильно и равномерно утолщёнными полностью одревесневшими стенками и едва различимыми полостями. Эндокарпий на любом участке перикарпия покрыт мощной кутикулой.

Вскрывание плодиков *Anaxagorea* осуществляется в результате неравномерного высыхания эндокарпия (обезвоживаются клетки паренхиматизированных участков), которое приводит к созданию напряжения в области вентрального шва. Мощные склеренхимные обкладки вентральных проводящих пучков обеспечивают резкое растрескивание плодика

по сuture, в результате которого – под действием лигнифицированных участков эндокарпия – семена с силой выбрасываются наружу. По типу диссеминации *Anaxagorea* относится к аутомеханохорам (Левина, 1981, 1987).

По анатомическому строению плодов *Anaxagorea* резко отличается от других исследованных представителей *Annonaceae*, для которых характерен почти гомоцеллюлярный паренхимный перикарпий, лишённый 1) топографически выраженной склеренхимной зоны и 2) функционального механизма вскрывания (ориг. данные). С другой стороны, анатомическая структура перикарпия *Anaxagorea* сходна с таковой у некоторых наиболее архаичных представителей семейства *Magnoliaceae*. Например, перикарпий *Paramanglietia aromatica* (Dandy) Hu & W. C. Cheng дифференцирован на экзокарпий (однослойная эпидерма и гиподерма), мощный мезокарпий из 150–190 слоев паренхимных клеток, образующих 2 зоны (наружная, с одиночными или небольшими группами склереид с одревесневшими стенками и смолосодержащими клетками, и внутренняя, с некрупными или массивными группами, состоящими из 60 и более склереид с сильно утолщенными одревесневшими стенками; эти группы склереид могут прилегать к клеткам эндокарпия; в мезокарпии располагаются многочисленные дериваты проводящих пучков), и эндокарпий, состоящий из 13–17 слоев вытянутых в тангентальном направлении клеток с заметно утолщенными одревесневшими стенками (Романов, 2004; Романов и др., 2006; Romanov, Melikian & Bobrov, 2004). Аналогичным образом дифференцирован перикарпий также у *Manglietiastrum sinicum* Y. W. Law (ориг. данные). Даже по морфологии вскрывающихся иссыхающих плодов *Anaxagorea* гораздо более сходна с архаичными *Magnoliaceae*, нежели с другими *Annonaceae*. Изолированное положение *Anaxagorea* в семействе поддерживается данными кладистического анализа (Sauquet et al., 2003; Scharaschkin & Doyle, 2005, 2006).

Таким образом, по структуре перикарпия *Anaxagorea* очень близка к архаичным представителям *Magnoliaceae*, плоды которых, в свою очередь, демонстрируют поразительное морфологическое и анатомическое сходство с меловым представителем древнейших цветковых – *Archaeanthus* (Романов, Бобров и Меликян, 2005; Dilcher & Crane, 1984; Romanov, Melikian & Bobrov, 2004). Плоды *Anaxagorea* можно произвести из плодов *Paramanglietia*, *Manglietiastrum* и даже *Archaeanthus* с помощью традиционных модусов морфолого-анатомических преобразований. В сущности, перикарпий *Anaxagorea* отличается от таковых у рассматриваемых родов *Magnoliaceae* лишь меньшим числом слоёв и локальной паренхиматизацией эндокарпия (– явно вторичной адаптацией). Сравнительно-карпологические материалы поддерживают точку зрения о дивергенции «базальных» *Annonaceae* от архаичных представителей *Magnoliaceae* на самых ранних этапах эволюции древнейших цветковых (Cronquist, 1988; Takhtajan, 1997). Данные «молекулярной филогенетики» также свидетельствуют в пользу «сестринских» взаимоотношений *Magnoliaceae* и *Annonaceae* (APG II, 2003; Doyle & Endress, 2000).

Литература

- Каден Н. Н. Основы эволюционной морфологии плодов: Дисс. ... докт. биол. наук. М. 1964.
- Левина Р. Е. Репродуктивная биология семенных растений. М. 1981. 96 с.
- Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л. 1987. 160 с.
- Романов М. С. Сравнительная карпология и филогения представителей надпорядка *Magnoliana*. Дисс. ... канд. биол. наук. М. 2004.
- Романов М. С., Бобров А. В. Структурная эволюция плодов архаичных *Magnoliophyta* // Бюлл. ГБС РАН. 2008. Т. 194. С. 150–170.
- Романов М. С., Бобров А. В., Меликян А. П. Опыт реконструкции ранних этапов морфогенеза плодов архаичных цветковых // Современные проблемы палеофлористики, палеофитогеографии и фитоистратиграфии. М., 2005. С. 38–39.
- Романов М. С., Меликян А. П., Пальмарола Бехерано А., Бобров А. В. О типе плода *Degeneria vitiensis* I. W. Bailey et A. C. Sm. (*Degeneriaceae*) и родственных таксонов архаичных цветковых // Бюлл. ГБС РАН. 2006. Т. 191. С. 101–120.
- APG II. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 141. P. 399–436.
- Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. 2nd ed. Bronx, N. Y. 1988. 555 p.
- Dilcher D. L., Crane P. R. *Archaeanthus*: an early angiosperm from the Cenomanian of the Western Interior of North America // Ann. Missouri Bot. Gard. 1984. Vol. 71. P. 351–384.
- Doyle J. A., Endress P. K. Morphological phylogenetic analysis of basal angiosperms: comparison and combination with molecular data // Int. J. Plant Sci. 2000. Vol. 161 (suppl.). P. S121–S153.
- Kessler P. J. A. *Annonaceae*. In: Kubitzki K., Rohwer J. C., Bittrich V. (eds.). The families and genera of vascular plants. Berlin. 1993. Vol. 2. P. 93–129.
- Leins P., Erbar C. Das monokarpellate Gynoeceum von *Monodora crispata* (*Annonaceae*) // Beitr. Biol. Pflanz. 1982. Bd. 57. S. 1–13.
- Maas P. M. J., Westra L. Y. T. Studies in *Annonaceae*. II. A monograph of the genus *Anaxagorea* A. St. Hil. Part I // Bot. Jahrb. Syst. 1984. B. 105. S. 73–134.
- Maas P. M. J., Westra L. Y. T. Studies in *Annonaceae*. II. A monograph of the genus *Anaxagorea* A. St. Hil. Part 2 // Bot. Jahrb. Syst. 1985. B. 105. S. 145–204.
- Romanov M. S., Melikian A. P., Bobrov A. V. Fruit structure of «living fossils» – *Degeneria* (*Degeneriaceae*) and *Paramanglietia* (*Magnoliaceae*) in connection of early evolution of angiosperms // V^{ая} Палеобот. конф. памяти А. Н. Криштофовича. СПб. 2004. С. 92–93.

- Ruzin S. E. Plant microtechnique and microscopy. 1999. N. Y., Oxford. 322 p.
- Sauquet H., Doyle J. A., Scharaschkin T., Borsch T., Hilu K. W., Chatrou L. W., Le Thomas A. Phylogenetic analysis of Magnoliales and Myristicaceae based on multiple data sets: implications for character evolution // Bot. J. Linn. Soc. 2003. Vol. 142. P. 125–186.
- Scharaschkin T., Doyle J. A. Phylogeny and historical biogeography of *Anaxagorea* (Annonaceae) using morphology and non-coding chloroplast sequence data // Syst. Bot. 2005. Vol. 30. P. 712–735.
- Scharaschkin T., Doyle J. A. Character evolution in *Anaxagorea* (Annonaceae) // Amer. J. Bot. 2006. Vol. 93. P. 36–54.
- Takhtajan A. L. Diversity and classification of flowering plants. N. Y., 1997. 643 p.
- Thorne R. F., Reveal J. L. An updated classification of the class Magnoliopsida («Angiospermae»). N. Y. 2007. 102 p.

СТРОЕНИЕ СЕМЯН И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА KETELEERIA CARRIERE (PINACEAE)

Сорокин А. Н.

Москва, Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН

Систематика *Pinaceae* до сих пор разработана довольно слабо и продолжает оставаться предметом многочисленных дискуссий (Сорокин, Бобров, 2003). Одну из главных причин столь сложной ситуации в филогенетической систематике *Pinaceae* можно усмотреть в сравнительно слабом и непоследовательном привлечении признаков строения женских репродуктивных органов, являющихся, по мнению подавляющего большинства исследователей, одними из наиболее консервативных структур растительного организма.

Наиболее слабо изученной структурой женской репродуктивной сферы *Pinaceae* до начала настоящих исследований оставались семена, по строению которых в литературе имеются лишь весьма неполные сведения. Исследования семян сосновых проводились на небольшом числе видов, по различным методикам, не позволяющим получать сравнимые результаты (например, Ворошилова, 1983; Schnarf, 1937).

Мы предприняли попытку привлечь данные по морфологии и анатомии семян, и в особенности – семенных покровов, для решения спорных вопросов систематики семейства *Pinaceae*. Результаты наших исследований, посвященных отдельным родам сосновых были ранее опубликованы (Сорокин 2004, 2005; Сорокин, Бобров, 2005).

Систематическое положение рода *Keteleeria* – одно из самых стабильных в пределах семейства. С момента его описания в середине 19-го, филогенетическая близость *Keteleeria* и *Abies* Mill. не подвергалась сомнению. Их родство весьма убедительно подтверждается внушительным комплексом самых разносторонних данных: анатомических, эмбриологических, биохимических, молекулярно-биологических. Однако в отношении внутривидовой систематики *Keteleeria*, несмотря на небольшой объем и ограниченный ареал, напротив, один из самых сложных. Так, например, в пределах рода разные авторы рассматривают от 3 до 9 видов (Farjon, 1989; Gaussen, 1966).

Нами были изучены семена представителей четырех видов рода: *Keteleeria davidiana* (Bertrand) Beissn., *K. esquirollii* Lévillé, *K. evelyniana* Mast., *K. fortunei* (A. Murr.) Carrière. Исследования проводились по общепринятым методикам (Прозина, 1960). Для исследований использовался световой микроскоп БИОЛАМ; для уточнения ряда деталей проводились исследования на сканирующем электронном микроскопе HITACHI S-405A (Межфакультетская лаборатория электронной микроскопии МГУ). В описаниях использована терминология из работ К. Schnarf (1937), А.В. Боброва (2002).

В настоящей публикации мы приводим обобщенное описание внешнего строения семени *Keteleeria*, а также описания анатомического строения семенных покровов для четырех изученных представителей рода.

Морфология семян представителей рода *Keteleeria*.

Семена сравнительно крупные, обычно светлые серовато-коричневые или коричневые, в очертаниях полуяйцевидной или полукаплевидной формы, с единственным крылом. Тело семени в плане удлинённо-обратно-каплевидное, неравнобокое, почти не уплощенное, с суженным, практически незаостренным микропильным концом, более светлое, чем крыло. Крыло семени нормально развитое, довольно плотное (обычно непрозрачное), в очертаниях полуяйцевидное, неравнобокое (наиболее широкое в центральной или проксимальной части), составляющее от половины до 2/3 всей длины семени, прикрепляется к халазальному окончанию тела и охватывает полностью его адаксиальную поверхность и около половины абаксиальной поверхности. Крыло довольно легко отделяется от тела семени.

Строение семенной кожуры *Keteleeria esquirollii* Lévillé.

Общее число слоёв клеток спермодермы 17–30.

Экзотеста дифференцирована на эпидерму, сложенную мелкими сильно смятыми клетками с неокрашенными полостями и слабо утолщенными слегка одревесневшими стенками, и 2–4-слойную гиподерму, представленную округло-многоугольными (на поперечном срезе) склереидами с неокрашенными полостями и сильно утолщенными полностью одревесневшими слоистыми стенками, пронизанными небольшим числом

длинных неветвящихся поровых канальцев. Клетки наружного слоя гиподермы отличаются от остальных более правильной (овально-трапециевидной – на срезе) формой, а также заметно более мощными стенками. Кутикула на поверхности экзотесты тонкая, практически незаметная.

Мезотеста состоит из трёх зон. Наружная сложена 2–4 слоями некрупных частично смятых тонкостенных бесцветных клеток. Вторая зона (4–7 слоёв) представлена сильно удлинёнными в тангентальном направлении склереидами с неокрашенными полостями и сильно утолщенными полностью одревесневшими клеточными стенками, пронизанными большим числом длинных неветвящихся поровых канальцев. По направлению к центру семени стенки клеток данной зоны постепенно становятся более тонкими, практически полностью лишёнными поровых канальцев. Внутренняя зона мезотесты (7–12 слоёв) состоит из средних размеров многоугольных (на поперечном срезе) частично смятых тонкостенных бесцветных клеток. В наружной зоне мезотесты развиты немногочисленные обширные смоляные вместилища с индивидуальными эпителиальными обкладками.

Эндотеста (1–2 слоя) образована некрупными прямоугольно-трапециевидными (на поперечном срезе) удлинёнными тангентально тонкостенными бесцветными клетками.

В латеральных частях семени во внутренней подзоне мезотесты сохраняются дериваты двух проводящих пучков (до 16 проводящих элементов в каждом).

Семенная кожа *Keteleeria fortunei* (A. Murr.) Carrière имеет схожее строение, но отличается рядом особенностей. Общее число слоёв клеток спермодермы – 15–27 (в рёбрах до 33). В экзотесте до 7 слоёв клеток, эпидерма отсутствует. Стенки клеток наружной подзоны мезотесты, как и полости мезотестальных склереид, содержат флобафены. Число слоёв склереид в рёбрах семени – до 10, в области смоляных вместилищ – до 2–3. Во внутренней подзоне – 4–6 (до 2–3 в области вместилищ) слоёв. Эндотеста 2–4-слойная, клетки мелкие, смятые, полностью окрашенные флобафенами. В дериватах проводящих пучков – до 30 элементов.

Строение семенной кожи *Keteleeria evelyniana* Mast.

Общее число слоёв клеток спермодермы 12–23 (в области рёбер семени до 27).

Экзотеста представлена овально-многоугольными (слегка удлинёнными тангентально – на поперечном срезе) склереидами (3–5, в рёбрах – до 7 слоёв) с неокрашенными полостями и сильно утолщенными полностью одревесневшими слоистыми стенками, пронизанными очень редкими длинными неветвящимися поровыми канальцами. Клетки наружного слоя экзотесты отличаются более мелкими размерами и довольно неравномерно утолщенными стенками. Кутикула на поверхности экзотесты тонкая, практически незаметная.

Мезотеста состоит из трёх зон. Наружная сложена 3–5 слоями мелких сильно смятых бесцветных клеток со слегка утолщенными стенками. Вторая зона представлена 3–5 слоями (в области смоляных вместилищ она может сходить на нет) значительно тангентально удлинённых очень сильно смятых клеток с неокрашенными полостями и несильно утолщенными слабо одревесневшими клеточными стенками, пронизанными редкими поровыми канальцами. Самая внутренняя зона мезотесты (1–3 слоя, в области смоляных вместилищ может быть не выражена) состоит из средних размеров многоугольных (на поперечном срезе) смятых тонкостенных бесцветных клеток. В наружной зоне мезотесты развиты немногочисленные обширные смоляные вместилища с индивидуальными эпителиальными обкладками.

Эндотеста (2–5 слоёв) образована некрупными смятыми тонкостенными клетками полностью окрашенными флобафенами.

В латеральных частях семени во внутренней подзоне мезотесты сохраняются дериваты двух проводящих пучков (до 10–12 проводящих элементов в каждом).

Строение семенной кожи *Keteleeria davidiana* (Bertrand) Beissn. схоже с таковой *K. evelyniana*, но отличается следующими чертами. Общее число слоёв – 14–25 (в области смоляных вместилищ до 8). В экзотесте (2–6 слоёв) клетки наружного слоя отличаются равномерно утолщенными стенками. Клетки наружной подзоны мезотесты (2–4 слоя) содержат в полостях флобафены. Склереиды (5–7 (до 2) слоёв) с чуть более одревесневшими стенками практически без поровых канальцев. Во внутренней подзоне – 4–6 (до 1–2 слоёв). Полости клеток эндотесты (1–2 слоя) не окрашены. В дериватах пучков по 15–20 элементов.

По результатам наших исследований, наибольшее сходство по строению семян род *Keteleeria* демонстрирует с родом *Abies*. Можно перечислить следующие общие признаки. Семена сравнительно крупные или средних размеров, с нормально развитым крылом. Крыло плотное, легко отделяющееся, покрывает полностью адаксиальную и отчасти абаксиальную сторону тела семени. Спермодерма довольно мощная, многослойная, в ней развиты обширные смоляные вместилища, а также сохраняются дериваты проводящих пучков. Экзотеста обычно многослойная, представленная эпидермой и гиподермой. Наиболее характерное строение имеет мезотеста, в различной степени дифференцированная на три гистологические зоны: наружную паренхимную, центральную склеренхимную, сложенную заметно специализированными, сильно удлинёнными в тангентальном направлении элементами, и внутреннюю. Последняя зона в спермодерме представителей *Keteleeria* представлена паренхимой, тогда как у представителей *Abies* она в норме отсутствует, а есть лишь в невыполненных семенах (Сорокин, Бобров, 2006). Образована она у разных представителей последнего рода либо изодиаметрическими склереидами, либо тонкостенными элементами, нередко оба типа клеток различным образом сочетаются в данной

зоне. Можно предположить, что изначальный тип спермодермы для рассматриваемой линии специализации характеризовался дифференциацией склеротесты на две зоны, одну из которых (наружную) составляли удлиненные элементы, а другую (внутреннюю) – изодиаметрические. Затем у представителей *Keteleeria* могла происходить последовательная паренхиматизация внутренней зоны склеротесты, а в пределах рода *Abies* и её редукция. И лишь в неполноценных семенах пихт мы можем наблюдать исходный тип строения спермодермы данной линии морфолого-эволюционных преобразований спермодермы *Pinaceae*.

Кроме того, в пределах *Abies* и *Keteleeria* можно наблюдать дальнейшую, довольно глубокую, паренхиматизацию спермодермы и связанный с ней переход к экзотестальному типу семян (*A. nordmanniana* Stev., *K. davidiana*). В тех же случаях, когда склериды экзотесты становятся практически тонкостенными, как например, у *A. sutchuenensis* (Franch.) Rehder & H. E. Wilson, мы можем наблюдать и мезотестальный тип. Таким образом, спектр уровней специализации семян *Keteleeria* уже, нежели у *Abies*. Можно сказать, что две эти линии морфолого-эволюционных преобразований семян имеют разный уровень в значительной степени параллельно и имеют общие «корни». Из остальных родов семейства по строению семян к роду *Keteleeria* более близки *Cedrus* Trew и *Pseudolarix* Gordon, однако они характеризуются целым рядом черт не позволяющих выводить их тип семян из типа *Abies* – *Keteleeria*.

Таким образом, наши исследования полностью подтвердили точку зрения о филогенетической близости родов *Abies* и *Keteleeria*. Однако следует отметить, что ни в одной из существующих систем семейства *Pinaceae* эти два рода не объединяются в отдельный дитипный таксон. Тем не менее, учитывая необходимость иметь более естественную систему *Pinaceae*, в которой выделяемые таксоны одного ранга были бы максимально равноценными, мы считаем подобный шаг более целесообразным, нежели объединение этих двух родов в одну группу вместе с какими-либо другими родами сосновых. Так как эти два рода традиционно рассматриваются в составе подсемейства *Abietoideae* Rich. ex Sweet, мы считаем возможным сократить его объем до двух родов.

Литература

- Бобров А. В. Филогения хвойных (анализ современных представлений). М., 2002. 194 с.
- Ворошилова Г. И. Хвойные Советского Дальнего Востока (сравнительное морфолого-анатомическое исследование строения вегетативных и репродуктивных органов): Автореф. дисс... докт. биол. наук. Новосибирск, 1990. 32 с.
- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 205 с.
- Сорокин А. Н. Анатомия семенной кожуры представителей *Abies* в связи с филогенетической систематикой и историей расселения рода // Бюллетень ГБС. 2004. Вып. 187. С. 93–103.
- Сорокин А. Н. Классификация и систематическое положение рода *Cedrus* Trew по данным строения семян // Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования биоресурсов. Матер. междунар. конф., посвящённой 60-летию Главного ботанического сада им. Н. В. Цицина РАН (М., 5-7 июля 2005 г.). М., 2005. С. 475–478.
- Сорокин А. Н., Бобров А. В. Современные проблемы систематики семейства *Pinaceae* Adans. // Материалы XXII научного совещания ботанических садов Северного Кавказа, посвящённого 25-летию Субтропического ботанического сада Кубани. Сочи, 2003. С. 99–102.
- Сорокин А. Н., Бобров А. В. 2005. Анатомия семенной кожуры представителей *Pinaceae* Adans. и её значение для систематики семейства // Бюллетень ГБС. Вып. 189. С. 225–235.
- Сорокин А. Н., Бобров А. В. Вариативность в строении мезотесты в роде *Abies* Mill. (*Pinaceae*) // Тезисы I (IX) Международной Конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге. СПб, 2006. С. 200–201.
- Farjon A. A second revision of the genus *Keteleeria* Carrière (Taxonomic notes on *Pinaceae* II) // Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh. 1989. Vol. 46. P. 81–99.
- Gaussen H. Les Gymnospermes actuelles et fossiles. Les Coniferales. Les Pinoidines. Les Abietacées. Genres *Pseudolarix*, *Keteleeria*, *Larix*, *Pseudotsuga*, *Pityites*, *Picea*, *Cathaya*, *Tsuga* // Trav. Lab. For. Toul. 1966. T. II. Études Dendrologiques. 1 sect. Vol. 1. Part. II. Fasc. 8 (11). P. 481–672.
- Schnarf K. Anatomie der Gymnospermen–Samen. Berlin, 1937. 156 S.

НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПРИСЕМЯННИКОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ *EUONYMUS* L. И *CELASTRUS* L. (*CELASTRACEAE* R. BR.)

Трусов Н.А., Созонова Л.И.

Москва, Российский университет дружбы народов, кафедра ботаники, физиологии, патологии растений и агrobiотехнологии

Присемянники характерны для представителей различных таксонов Angiospermae [3, 4, 27]. Вопросы происхождения и эволюции присемянников до сих пор остаются невыясненными [4, 14].

Семена *Euonymus* L. и *Celastrus* L. (*Celastraceae* R. Br.) имеют сочные ярко окрашенные присемянники [1, 7, 8, 9, 10, 18, 19, 20, 23] с различной анатомической структурой [12, 13, 15, 23]. Морфологическая природа

присемянников дискуссионна. Исследователи квалифицируют присемянники как ариллоиды [2, 4, 8, 22, 26], истинные ариллусы [21, 24] или констатируют их различное происхождение [12, 16, 23].

Присемянники *Euonymus* и *Celastrus* способствуют распространению семян этих растений птицами и млекопитающими [6, 8, 17]. Отмечается отрицательное влияние присемянников на прорастание семян [1, 12, 25].

И.А.Савинов (2002) намечает основные направления эволюции семенных покровов у *Celastraceae*. По его мнению, из саркотесты могли возникнуть мясистый ариллоид типа карункулы и базальный ариллус. Оба указанных типа могли дать в процессе эволюции ариллоиды.

В 2000–2008 гг. нами детально изучены морфология и анатомия присемянников представителей 20 видов *Euonymus* и 3 видов *Celastrus*. Особенности морфолого-анатомического строения присемянников зрелых семян *Euonymus* и *Celastrus* представлены в таблице.

Морфолого-анатомические признаки присемянников зрелых семян *Euonymus* и *Celastrus*

Вид	Степень обрастания семени	Паренхима присемянника	Жировые включения в клетках	Кристаллы в клетках
<i>E. bungeanus</i> Maxim.	полностью	остатки клеток	крупные и мелкие	нет
<i>E. europaeus</i> L.	не полностью	остатки клеток	крупные и мелкие	нет
<i>E. hamiltonianus</i> Wall. ex Roxb.	полностью	остатки клеток	крупные и мелкие	нет
<i>E. maackii</i> Rupr.	полностью	остатки клеток	крупные и мелкие	нет
<i>E. nicoensis</i> Nakai.	полностью	остатки клеток	крупные и мелкие	нет
<i>E. phellomanus</i> Loes.	не полностью	остатки клеток	крупные и мелкие	нет
<i>E. semiexsertus</i> Koehne	не полностью	остатки клеток	крупные и мелкие	нет
<i>E. sieboldianus</i> Blume	не полностью	остатки клеток	крупные и мелкие	нет
<i>E. yesoensis</i> Koids.	полностью	остатки клеток	крупные и мелкие	нет
<i>E. alatus</i> (Thunb.) Siebold	полностью	двухслойная	крупные и мелкие	нет
<i>E. sacrosanctus</i> Koids.	полностью	двухслойная	крупные и мелкие	нет
<i>E. nanus</i> Bieb.	не полностью	многослойная	крупные и мелкие	нет
<i>E. pauciflorus</i> Maxim.	не полностью	многослойная	мелкие	нет
<i>E. verrucosus</i> Scop.	не полностью	многослойная	мелкие	нет
<i>E. latifolius</i> (L.) Mill.	полностью	многослойная	крупные и мелкие	нет
<i>E. macropterus</i> Rupr.	не полностью	многослойная	крупные и мелкие	нет
<i>E. maximowiczianus</i> Prokh.	не полностью	многослойная	крупные и мелкие	нет
<i>E. sachalinensis</i> (Fr. Schmidt) Maxim.	не полностью	многослойная	крупные и мелкие	нет
<i>E. obovatus</i> Nutt.	полностью	многослойная	мелкие	нет
<i>E. japonicus</i> Thunb.	полностью	многослойная	мелкие	нет
<i>C. rugosus</i> Rehd. & Wils.	не полностью	многослойная	мелкие	есть
<i>C. strigillosus</i> Nakai	не полностью	многослойная	мелкие	есть
<i>C. orbiculatus</i> Thunb.	не полностью	многослойная	мелкие	есть

У изученных видов *Celastrus* и у *E. verrucosus* присемянники прикрепляются к приросшей части фуникулу-са на меньшем протяжении, чем у представителей других исследованных видов. Установлено, что присемянники у *E. alatus*, *E. europaeus* и *E. verrucosus* являются ариллусами, а у *E. latifolius* и *C. rugosus* – ариллодиями [16].

Руководствуясь полученными материалами, мы выделяем следующие черты анцестального присемянника *Euonymus* и *Celastrus*.

– Полное прикрывание семени. У *E. japonicus* и *E. obovata*, современных видов признаваемых наиболее близкими к предковым формам [7], присемянник полностью прикрывает семя.

– Многослойность. Присемянники представителей всех изученных видов закладываются как многослойные.

– Мелкие жировые включения в клетках. Они наблюдаются у присемянников представителей всех изученных видов.

– Прикрепление к фуникулусу и экзостому (ариллоидий). Ариллус признается более эволюционно продвинутым [4, 5].

Основываясь на особенностях морфолого-анатомического строения (таблица) и морфологической природе присемянников современных видов *Euonymus* и *Celastrus* можно обозначить направления эволюции присемянников в этих родах.

– Уменьшение площади срастания присемянника с семенем, способствующее более легкому отделению семени от присемянника.

– Сокращение площади прикрывания семени присемянником, уменьшение его толщины, означающее прогрессивную экономию материала на формирование присемянника. За счёт сохранения яркой окраски он не перестаёт быть привлекательным для распространителей семян. При сокращении площади прикрывания семени улучшается газообмен семени.

– Накопление масла, которое позволяет присемяннику долгое время не ссыхаться и оставаться заметным для биоагентов. Кроме того, высокая маслянисть повышает пищевую ценность тканей-аттрактантов, тем самым способствуя закреплению их естественным отбором.

– Отложение оксалата кальция (образование в клетках кристаллов), свидетельствующее о превращении присемянника в депо излишков кальция и щавелевой кислоты.

Литература

- Букиштынов А. Д. Гуттоносы. М. –Л., 1957. 199 с.
- Гаврилова Е. И. К фармакологическому изучению бересклета бородавчатого: Автореф. дис. ... канд. фарм. наук. Молотов, 1956. 12 с.
- Имс А. Морфология цветковых растений. М., 1964. 498 с.
- Комар Г. А. Ариллусы, их природа, строение и функции // Бот. журн. 1965. Т. 50. № 5. С. 715–724.
- Комар Г. А. Ариллусы и ариллусоподобные образования у некоторых Liliales // Бот. журн. 1978, Т. 63. № 7. С. 937–955.
- Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л., 1987. 160 с.
- Леонова Т. Г. Бересклеты СССР и сопредельных стран. Л., 1974. 132 с.
- Меликян А. П., Савинов И. А. Семейство *Celastraceae* // Сравнительная анатомия семян. Т. 6. СПб., 2000. С. 123–135.
- Орехова Т. П. Семёна дальневосточных деревянистых растений (морфология, анатомия, биохимия и хранение). Владивосток, 2005. 161 с.
- Проханов Я. И. Семейство бересклетовые – *Celastraceae* Lindl. // Флора СССР. Т. XIV. М., 1949. С. 547–577.
- Савинов И. А. Сравнительно-морфологическое исследование репродуктивных органов представителей семейства *Celastraceae* R. Вр. в связи с их систематикой: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2002. 20 с.
- Сапанкевич П. В. Развитие и значение кровельки у семян бересклета // Тр. Брянского технологического института. 1960. Т. 9. С. 281–284.
- Созонова Л. И., Трусов Н. А. Анатомия присемянников бересклетов // Тр. VII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 2004. С. 230–231.
- Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М. –Л., 1964. 236 с.
- Трусов Н. А., Созонова Л. И. Морфолого-анатомическое строение присемянников *Celastrus* L. // Биологическое разнообразие. Интродукция растений. Материалы IV Международной научной конференции (5–8 июня 2007 г., г. Санкт-Петербург). СПб., 2007. С. 520–521.
- Трусов Н. А., Созонова Л. И. Формирование морфолого-анатомической структуры присемянников *Euonymus* L. // Бюл. Главн. Бот. сада РАН. 2008, вып. 194. (в печати)
- Усенко Н. В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. Хабаровск, 1969. 415 с.
- Шиманович Е. И. Бересклет. М., 1987. 65 с.
- Шульгина В. В. Древогубец, или краснопузрыжник – *Celastrus* L. // Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. Т. IV. М. –Л., 1958. С. 391–397.
- Шухободский Б. А. Род бересклет – *Euonymus* L. // Деревья и кустарники СССР. Дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. Т. IV. М. –Л., 1958. С. 358–391.
- Adatia R. D., Gavde S. G. Embryology of the *Celastraceae* // Plant embryology – a symposium. New Delhi, 1962. P. 1–11.
- Brandis D. The forest flora of northwest and central India. London, 1847. 608 p.
- Corner E. J. H. The seed of dicotyledons. London, 1976. Vol. 1. 311 p.
- Kapil R.N., Bor J., Bouman F. Seed appendages in angiosperms. I. Introduction. // Bot. Jahrb. Syst. 1980. Vol. 101, N 4. P. 555–573.
- Pešina K. Vliv arillu a doby výsevu na kličení semen brslenu evropského (*Euonymus europaea* L.) // Preslia. 1957, N 29. S. 186–192.
- Planchon J. E. Développements et caractères des vrais et des faux arilles // Ann. Sc. Nat., 1845. 3. P. 275–312.
- Roth I. Fruits of Angiosperms. Berlin-Stuttgart, 1977. 675 p.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *DIPLOPTERYS* A. JUSS. (*MALPIGHIACEAE*)

Филоненко А. В.¹, Пескова И. М.²

¹ Москва, Главный ботанический сад им. Н. В. Цицина РАН

² Москва, Московский педагогический государственный университет

Род *Diplopterys* описал в своей обработке первый монограф семейства *Malpighiaceae* A. de Jussieu (1843). Позднее, следующий монограф семейства F. Niedenzu (1928) включил в *Diplopterys* три ранее самостоятельно принимаемых рода: *Jubelina* A. Juss., *Malpighioides* Nied. и *Mezia* Nied. Однако, W. R. Anderson (1981, 1990, 2006) убедительно показал самостоятельность этих таксонов и вывел их из состава рода *Diplopterys*. Вместе с тем, W. R. Anderson (Anderson, Davis, 2006), основываясь на данных «молекулярной систематики» перемесил в род *Diplopterys* виды ранее принимаемые в составе подрода *Pleiopterys* (Nied.) B. Gates рода *Banisteriopsis* C. B. Rob. На филогенетическую бли-

зость видов *Diplopterys* и видов *Banisteriopsis* – *Pleiopterys*, основываясь на морфологических данных, указывала также монограф рода *Banisteriopsis* – В. Gates (1982). Вместе с тем, плоды разных таксонов, принимаемых в настоящее время в составе рода *Diplopterys* весьма сильно различаются морфологически. С целью установления типа плода и выявления систематически значимых признаков нами впервые изучена морфология плодов и анатомия перикарпия следующих таксонов: *Diplopterys cabrerana* (Cuatrec.) В. Gates, *D. heterostyla* (A. Juss.) W. R. Anderson & C. Davis, *D. hypericifolia* (A. Juss.) W. R. Anderson & C. Davis и *D. pubipetala* (A. Juss.) W. R. Anderson & C. Davis.

Плоды *Diplopterys* развиваются из верхнего тримерного апокарпного гинецея, однако, довольно часто обнаруживается только 1–2 развитых плодика, вследствие чего плод утрачивает радиальную симметрию. Зрелые плодики округлые, 3–7 мм диаметром (у *D. cabrerana* 10–16 мм). Плодики *D. heterostyla*, *D. hypericifolia* и *D. pubipetala* на дорзальной поверхности несут хорошо выраженное крыло (рис. 1 а–в) 18–32 мм длиной и 9–14 мм шириной; на латеральных поверхностях у этих таксонов обнаруживаются небольшие фестончатые выросты. В отличие от вышеуказанных таксонов, плодики *D. cabrerana* хотя и покрыты многочисленными извилистыми, часто анастомозирующими, гребневидными выростами, но полностью лишены дорзального крыла (рис. 1 г). W. R. Anderson (1981) указывает на явление гетерокарпии у данного таксона, описывая плоды с развитыми в различной степени выростами (3–12 мм шириной).

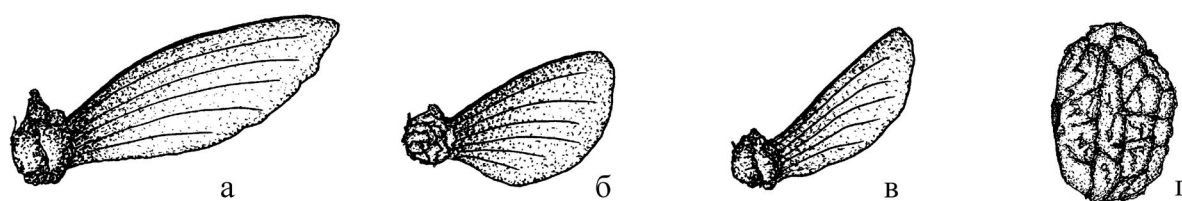


Рис. 1. Морфология плодиков *Diplopterys* (вид сбоку): а – *D. pubipetala*, б – *D. hypericifolia*, в – *D. heterostyla*, г – *D. cabrerana*

Перикарпий у всех изученных представителей рода *Diplopterys* четко дифференцирован на три гистогенетические зоны: экзо-, мезо- и эндокарпий. В целом анатомическое строение перикарпия всех исследованных таксонов единообразно, однако в структуре перикарпия выявлены некоторые качественные и количественные различия (Рис. 2 а–г). Общее число слоев клеток перикарпия составляет 15–30 (у *D. cabrerana* до 85).

Экзокарпий представлен однослойной эпидермой, сложенной бесцветными тонкостенными уплощенными клетками. Среди клеток экзокарпия встречаются многочисленные одноклеточные двуветвистые равноплечие Т- и Y-образные волоски. Волоски *D. heterostyla* имеют наиболее мощные клеточные стенки, окрашенные желтым пигментом. На поверхности экзокарпия обнаруживается довольно мощная складчатая кутикула.

Мезокарпий у всех исследованных таксонов дифференцирован на две топографические зоны. Периферическая зона образована 10–15 слоями (у *D. cabrerana* до 40) крупных паренхимных клеток. Среди клеток паренхимы преимущественно с дорзальной стороны обнаруживаются группы макросклерейд и хаотично ориентированные тяжи волокнистых склерейд. Кроме того, в периферических слоях паренхимы преобладают флюбафенсодержащие клетки (у *D. cabrerana* большая часть клеток паренхимы мезокарпия окрашена темным пигментом). Внутренняя зона мезокарпия образована преимущественно сильно вытянутыми волокнистыми склерейдами (часто извилистыми) и немногочисленными мелкими брахисклерейдами. Волокна склеренхимы ориентированы преимущественно в тангентальной плоскости, хотя это не всегда бывает очевидно.

Эндокарпий сложен крупными часто сдавленными в тангентальной плоскости паренхимными клетками. В плодах *D. heterostyla* эндокарпий насчитывает 1–2 слоя клеток и часто бывает сильно нарушен. Эндокарпий *D. hypericifolia* и *D. pubipetala* насчитывает 3–6 слоев клеток, протопласт клеток часто окрашен темным пигментом (рис. 2 а, б). Наиболее мощный эндокарпий у *D. cabrerana*, часто более 10 слоев клеток (рис. 2 г); среди крупных паренхимных клеток обнаруживаются единичные макросклерейды и флюбафенсодержащие клетки.

Выросты на поверхности плодов у всех изученных таксонов образованы паренхимой мезокарпия и пронизаны тяжами склеренхимы и дериватами проводящих пучков.

Принимая во внимание полученные нами данные, плоды *Diplopterys* следует рассматривать как тримерные костянки, так как они имеют паренхимный мезокарпий и вполне четко оформленную косточку. Плоды *D. heterostyla*, *D. hypericifolia* и *D. pubipetala* имеют развитое дорзальное крыло и распространяются анемохорно. Напротив, плоды *D. cabrerana* лишены крыла, однако имеют более мощный перикарпий и, вероятно, распространяются гидрохорно. Выявленное единообразие анатомического строения данных таксонов свидетельствует в пользу объединения рода *Diplopterys* и видов подрода *Pleiopterys* рода *Banisteriopsis*.

Проведенное нами ранее изучение плодов *Jubelina* (Filonenko, 2007) свидетельствует в пользу выделения *Jubelina* в качестве самостоятельного рода, так как в структуре плодов и анатомии перикарпия *Diplopterys* и *Jubelina* имеются существенные различия.

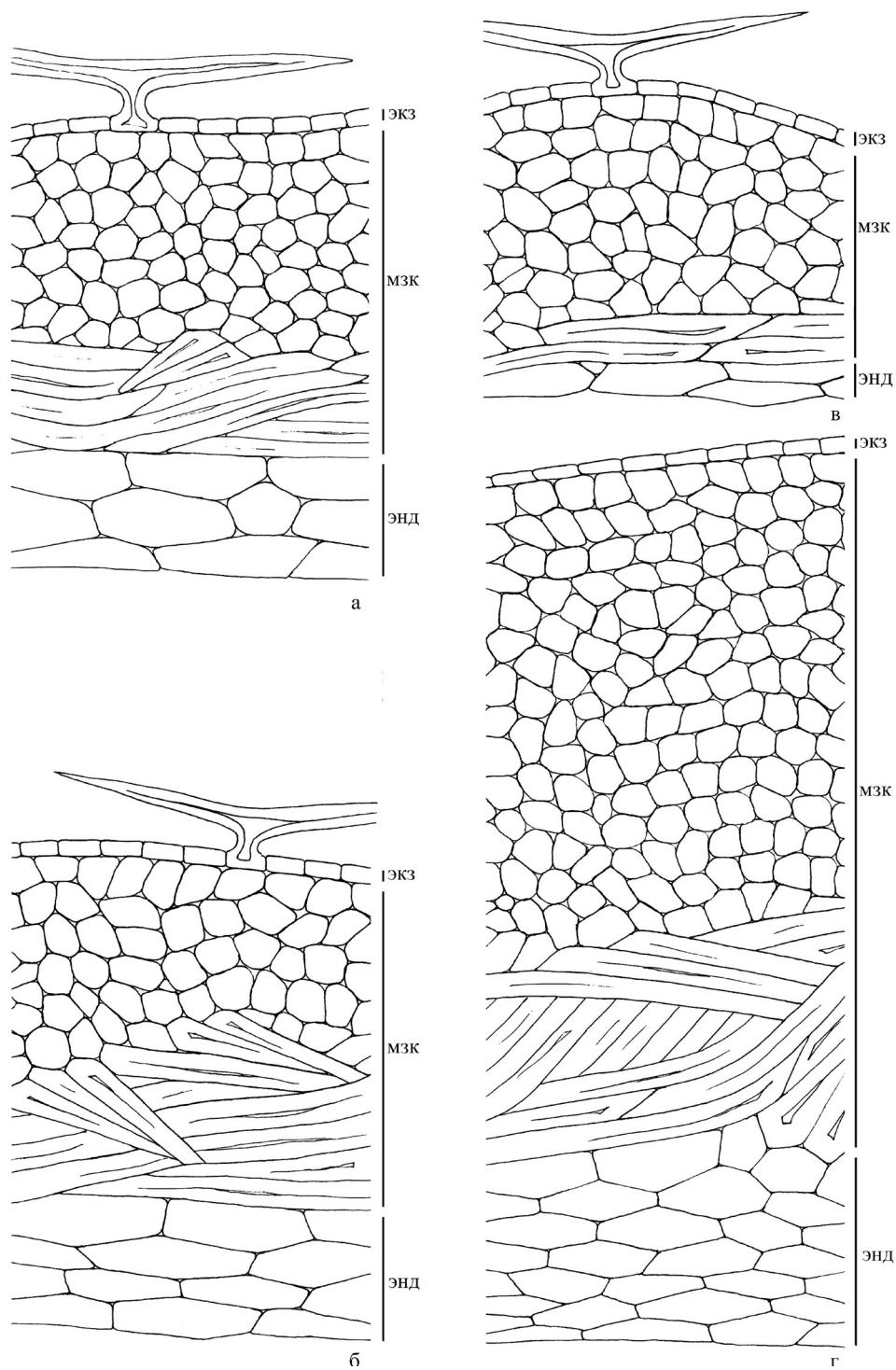


Рис. 2. Анатомия перикарпия *Diplopterys* ($\times 200$):

а – *D. pubipetala*, б – *D. hypericifolia*, в – *D. heterostyla*, г – *D. cabrerana* (экз – экзокарпий, мзк – мезокарпий, энк - эндокарпий)

Литература

- Anderson W. R. *Malpighiaceae* // The botany of the Guayana Highland. 1981. Part XI. Vol. 32. P. 21–305.
 Anderson W. R. The taxonomy of *Jubelina* (*Malpighiaceae*) // Contr. Univ. Michigan Herb. 1990. Vol. 17. P. 21–37.
 Anderson W. R. Eight segregates from Neotropical genus *Mascagnia* (*Malpighiaceae*) // Novon. 2006. Vol. 16. P. 168–204.
 Anderson W. R., Davis C. C. Expansion of *Diplopterys* at the expense of *Banisteriopsis* (*Malpighiaceae*) // Harvard Papers in Botany. 2006. Vol. 11. P. 1–16.
 Filonenko A. V. The fruit structure in South-American genus *Jubelina* Adr. Juss. // Mater. of III Intern. Young Sci. Conf. «Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution». Odessa, 2007. P. 21.
 Gates B. *Banisteriopsis*, *Diplopterys* (*Malpighiaceae*) // Flora Neotropica. 1982. Monograph 30. P. 1–237.
 Jussieu A. de. Monographie de la famille des Malpighiacées // Arch. Mus. Hist. Nat. Paris. 1843. Vol. 3. P. 5–151, 255–616.
 Niedenzu F. *Malpighiaceae* // Das Pflanzenreich Engler A. (ed.). 1928. Vol. IV, 141. P. 1–870.

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПЛОДОВ *CORYLUS COLURNA* L. В ДАГЕСТАНЕ

Хасаева З. Б., Асадулаев З. М., Залибеков М. Д.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

Изучение популяционной структуры и генетического разнообразия *Corylus colurna* L. как одной из лесообразующих видов Дагестана является основой для долговременного рационального использования лесных биологических ресурсов этого растения, эффективной охраны и воспроизводства ее генофонда при искусственном лесовосстановлении и селекции.

В диком виде *C. colurna* произрастает на Кавказе, Малой Азии, в Северном Иране и на Балканском полуострове. На Кавказе она встречается в Северной Осетии, Карачаево-Черкесии, Армении и в Дагестане. В свою очередь в Дагестане она произрастает в ее юго-западной части, а именно в Бежтинской впадине, где растет группами в смешанных и широколиственных лесах. В Красной книге РСФСР *C. colurna* L. согласно классификации принятой МСОП отнесена к V категории, то есть к уязвимым видам, которым, по-видимому, в ближайшем будущем грозит перемещение в категорию находящихся под угрозой исчезновения (Красная книга РСФСР, 1988).

Несмотря на значимость этого вида, популяционно-экологические аспекты жизни вида *C. colurna* в Дагестане до сих пор остаются почти не затронутыми специальными исследованиями, необходимыми для решения проблемы сохранения вида.

Целью настоящей работы является изучение характера внутривидовой изменчивости, по морфологическим признакам плода, так как вид, как орехоплодная порода, представляет большой научный интерес для селекционных работ.

Сбор материала проводился из природной популяции в Цунтинском районе с. Хупри (географические координаты см. в табл.1). Морфологические признаки плодов *C. colurna* L. изучали путем элементарных измерений. Из массового популяционного сбора рендомизированно отбирали по 30 плодов, у которых, после доведения до воздушно-сухого состояния, учитывались следующие количественные признаки: масса плода, масса плюски, длина плода, диаметр плода и длина плюски. Весовые признаки измерялись с точностью до 1 мг на электронных весах «Ohaus», размерные с точностью до 1 мм штангенциркулем.

Таблица 1

Географические пункты сбора плодов *Corylus colurna* L.

№	Географический пункт	Высота над ур. моря (м)	Географические координаты	Экспозиция склона
1	Цунтинский район	1890	42°11' 1,25'' 45° 49' 21,9''	юго-восточная
2		1871	42° 11' 16,5'' 45° 49' 23,2''	юго-восточная
3		1870	42 °11' 16,7'' 45 °49' 23,2''	юго-восточная
4		1850	42° 11' 14,5'' 45° 49' 11,5''	юго-восточная
5		1600	42° 11' 58,7'' 45° 50' 41,3''	северо-западная

Статистический анализ проводился с помощью лицензионной системы обработки данных Statistica 5.5.

По итогам анализа элементарных статистических показателей (табл.2), заметно, что выборочный коэффициент вариации колеблется по массе плода от 27,0 до 45,0; по массе плюски от 0,19 до 52,7; по диаметру плода от 7,9–13,7; по высоте плюски от 0,2 до 16,4; по длине плода от 4,6 до 10,0.

Коэффициент вариации объединенных выборок только по длине плода, превышает внутригрупповые, что является косвенным показателем высокой внутривидовой дифференциации выборок по этому признаку. Объясняется это явление тем, что в метамерах отдельных особей изменчивость признаков обусловлена, как правило, только разнообразием внешних факторов и внутренних факторов ненаследственного характера, тогда как в популяции возникает дополнительная доля изменчивости, обусловленная различиями генотипов, входящих в ее состав (Магомедмирзаев, Гасанова, 1975). Из этого следует, что по всем остальным изученным признакам генотипы сходны.

Размеры плода в двух измерениях показывают, что в популяции преобладают плоды продолговатой формы, так как длина плода на 0,5 см превышает диаметр по среднему значению. Как по диаметру, так и по длине плода заметны различия между выборками.

Самые крупные плоды, по большинству учтенных признаков наблюдаются у 3 выборки, произрастающей на высоте 1870м над уровнем моря.

Ранее нами изучены морфологические признаки плода *C. avellana* L. (Хасаева и др., 2007), где было замечено, что длина плюски увеличивается с набором высоты над уровнем моря, у *C. colurna* такой четкой зависимости не замечено. Мы предполагаем, что это может быть связано и с тем, что выборки, с которых осуществлялся сбор материала, не существенно отличались по высоте над уровнем моря места произрастания, и изменчивость биотических параметров привела к нивелированию изменчивости признаков по высотному градиенту.

Плоды с высоты 1890м над уровнем моря резко отличаются от других выборок меньшей массой плюски до – 0,597 мг, когда по другим признакам различия не столь значительны. Вероятно, это коррелятивно связано с меньшим, чем у других выборок размерами самих плодов, так и более жесткими колебаниями климатических факторов с высотой над уровнем моря, что можно установить после специальных исследований

Признаки плюски сильнее варьируют в проявлениях изменчивости, относительно признаков плода.

Таблица 2

Статистические параметры количественных признаков плодов *C. colurna* L.

Выборка	Масса плода		Масса плюски		Диаметр плода		Длина плода		Длина плюски	
	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	CV,%	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	CV,%	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	CV,%	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	CV,%	$\bar{x} \pm s_{\bar{x}}$	CV,%
1	0,781±0,04	29,9	0,597±0,19	0,19	1,206±0,02	9,7	1,67±0,01	6,2	3,74±0,21	0,2
2	1,126±0,05	27,0	1,805±0,09	20,3	1,327±0,01	7,9	1,817±0,01	5,0	4,0±0,11	11,4
3	1,142±0,09	45,0	1,430±0,19	52,7	1,337±0,03	13,8	2,027±0,03	9,8	4,10±0,15	14,2
4	0,730±0,04	36,9	1,198±0,10	32,4	1,043±0,02	13,2	1,57±0,02	10,0	3,53±0,11	12,9
5	0,908±0,05	30,4	1,578±0,17	41,6	1,250±0,03	13,7	1,473±0,01	4,6	3,80±0,16	16,4
Всего	0,934±0,13	39,6	1,321±0,07	49,2	1,232±0,03	13,7	1,711±0,05	13,4	3,83±0,07	16,2

Примечание: во всех таблицах в графе «выборка» цифры обозначают высоту над уровнем моря места сбора выборки, в соответствии с таблицей 1.

Результаты дискриминантного анализа по всем признакам позволяют классифицировать плоды по выборкам. Классификационная матрица по результатам дискриминантного анализа не выявила 100% верность признаков ни для одной выборки (Табл.3).

Таблица 3

Классификационная матрица выборок по итогам дискриминантного анализа (число плодов в каждой выборке=30)

Выборка	Корректность прогноза (%)	1	2	3	4	5
1	33,3	10	0	7	11	2
2	75,0	1	23	6	0	0
3	80,0	4	1	24	1	0
4	76,6	3	0	2	23	2
5	80,0	1	0	0	5	24

Наибольший разброс признаков обнаружен при классификации выборки с высоты 1890м над уровнем моря, здесь корректность прогноза составляет всего 33,3%.

Большинству растительных объектов свойственно наличие положительных корреляций между различными признаками, составляющих часть целого (Синнот, 1963). Изучение коррелятивных связей между изучаемыми признаками позволило выявить высокую положительную корреляцию по объединенным выборкам по признакам плода и ее отсутствие по признакам плюски.

Так, во внутрипопуляционной изменчивости тесно связаны между собой 3 пары признаков плода: масса плода и диаметр плода; масса плода и длина плода; диаметр и длина плода. При этом, значения объединенных коэффициентов корреляции выше, чем внутригрупповые. Объясняется это влиянием наследственных различий генотипов, составляющих популяцию, в ней могут устанавливаться самые различные коррелятивные связи, в зависимости от их направления внутри биотопов и внутри самой популяции.

По остальным парам признаков, где один из признаков признак плюски, у объединенных выборок корреляции весьма малы, отсутствует или не доказаны, так как корреляционные связи неустойчивых признаков, наблюдаемые в метамерных образованиях, на популяционном уровне значительно ослабевают или полностью разрушаются (Петров, 1978).

Положительная корреляция обнаружена у всех выборок между массой и диаметром плода. Масса плода с длиной плода и линейные размеры плодов также тесно связаны между собой как внутри выборок, так и во внутрипопуляционной изменчивости, кроме выборки с высоты 1600м над уровнем моря.

Достоверная отрицательная связь существует между массой плода и массой плюски у выборки с высоты 1870 над уровнем моря.

Таблица 4

Коэффициенты корреляции для признаков плода *Corylus colurna* L.

Пары признаков	Выборки			4	5	Итого
	1	2	3			
Масса плода Диаметр плода	0,73**	0,73**	0,79**	0,84**	0,59**	0,81**
Масса плода Длина плода	0,59**	0,51**	0,69**	0,74**	0,28	0,74**
Масса плода Длина плюски	0,44*	0,10	0,47**	0,22	-0,01	0,09
Масса плода Масса плюски	0,15	-0,41*	0,79**	0,60**	0,56**	0,02
Диаметр плода Длина плода	0,51**	0,50**	0,80**	0,66**	0,02	0,78**
Диаметр плода Длина плюски	0,56**	-0,09	0,36*	0,11	0,10	0,02
Диаметр плода Масса плюски	0,28	-0,30	0,67**	0,70**	0,04	-0,08
Длина плода Длина плюски	0,75**	-0,02	0,46**	0,26	0,01	0,09
Длина плода Масса плюски	0,37*	-0,06	0,69**	0,27	0,17	-0,09
Длина плюски Масса плюски	0,58**	0,07	0,55**	0,18	0,13	0,31

Выводы

1. У *C. colurna* не обнаружено резко выраженного внутрипопуляционного полиморфизма по морфологическим признакам плода. Единственный признак, по которому можно дифференцировать выборки – это длина плода.

2. Дискриминантный анализ показал, что изученный комплекс признаков не обладает высокой информативностью и хорошей классифицирующей способностью для разделения выборок.

3. По результатам корреляционного анализа выявилось, что на внутрипопуляционном уровне положительная корреляция существует между признаками плода, а между признаками плюски отсутствует.

Литература

- Красная книга РСФСР (растения) М., 1988. 590 с.
- Магомедмирзаев М. М., Гасанова Н. Г. Количественная оценка факторов изменчивости размерных признаков в популяциях растений (на примере алычи) // Генетика и эволюция природных популяций растений. Махачкала, 1975. С. 26–36.
- Хасаева З. Б., Асадулаев З. М., Залибеков М. Д. Популяционная дифференциация предгорных популяций *Corylus avellana* L. в Дагестане по количественным признакам плода // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы 6-й международной научно-практической конференции. Барнаул, 2007. С. 46–48.
- Синнот Э. В. Морфогенез растений. М, 1963. 236 с.
- Петров С. А. Закономерности внутрипопуляционной изменчивости видов древесных растений // Проблемы эволюционной и популяционной генетики. Махачкала, 1978. С. 54–59.

ВЛИЯНИЕ АНГИОСПЕРМЦЕНТРИЗМА НА ПРЕПОДАВАНИЕ БОТАНИКИ

Шорина Н. И.

Москва, Московский педагогический государственный университет

Ботаника – учебный предмет, предусмотренный Государственными образовательными стандартами в учебных планах образовательной школы, специальных средних и высших учебных заведений при подготовке бакалавров, магистров и специалистов многих профессиональных направлений: биологов, географов, экологов, почвоведов, агрономов, фармацевтов и других. Важнейший раздел ботаники – морфология растений: дает базовые знания о строении и функциях растений, об их размножении и расселении, адаптациях к среде обитания и роли в биосфере и обычно стоит в начале всех учебных программ по ботанике.

К сожалению, курсы общей ботаники, включающие морфологию растений, в последние два десятилетия были существенно сокращены. В этой связи авторы учебников и пособий по ботанике стремятся к максимальному сокращению и упрощению текстов и иллюстрируют их примерами наиболее полезных для человечества растений. К чему ведут подобные тенденции, наглядно показывает история преподавания ботаники в средней общеобразовательной школе. В начале 50-ых годов XX века (после печально известной сессии ВАСХНИЛ) тоже сокращали школьные ботанические учебники и насыщали их примерами хозяйственно важных растений. В 50-70-ые ботанику в школе преподавали по единому учебнику В. А. Корчагиной, опытного педагога и хорошего методиста. Учебник в целом был неплохим с точки зрения методики обучения и наглядности, хорошо иллюстрирован и издан. Однако, принцип краткости и максимально хозяйственной полезности изучаемых объектов приводил к грубым ботаническим ошибкам. Так, тему «Семя» изучали только на двух примерах: пшеницы и фасоли, как важнейших пищевых растений. Используя весь арсенал предложенных учебником дидактических приемов, после изучения этой темы ученики твердо усваивали, что семена двудольных не имеют эндосперма, а у всех однодольных он (эндосперм), напротив, имеется. Эти знания сохранялись в памяти на многие годы, в том числе и у тех, которые со временем сами становились учителями.

Для исправления этой ботанической ошибки потребовалось немало усилий со стороны А. Н. Сладкова, редактировавшего учебник Корчагиной при его переиздании, и профессора Т. И. Серебряковой, ведущего автора нового школьного учебника, вышедшего в 1972 году. Ведь на самом деле 70% всех видов двудольных содержат в семенах эндосперм, а среди однодольных представители порядка Частуховые не имеют эндосперма. Этот пример показывает, сколь опасны обобщения и понятия, сделанные и сформулированные на ограниченном числе примеров.

Обратимся к вузовской ботанике. Её общая часть обычно представлена морфологией растений. Глубина проработки проблем в вузах в большой степени зависит от числа часов, вводимых им учебными планами. В вузах число часов на общую ботанику варьирует от 68 до 34 (и даже 17!) в зависимости от специализации, и здесь, особенно в сокращенных курсах, возникают те же требования к преподаванию, что и в школе: как можно быстрее, как можно короче, как можно меньше конкретных примеров, желательно полезных и важных для человека. В результате, вузовское преподавание общей ботаники строится на анализе семенных, преимущественно цветковых, вследствие чего возникает синдром ангиоспермцентризма. Это выражение Т. И. Серебрякова неоднократно употребляла в 70–80-х годах XX века на различных ботанических обсуждениях и дискуссиях. Суть синдрома в том, что базой для выделения и систематизации основных ботанических понятий становятся цветковые, а остальные крупные таксоны (голосеменные, папоротникообразные, мохообразные) изучаются поверхностно, а некоторые даже вовсе игнорируются (например, псилотовидные, оболочкосеменные). Вследствие этого ключевые понятия морфологии растений («побег», «почка», «стебель», «лист») отражают структуру прежде всего цветковых растений.

Что из этого получается, проследим на примере понятия «побег». Оно начало входить в вузовскую ботанику в качестве основного в конце 60–70-х годов XX века. Встретили его вначале в штыки, причем не только школьные учителя, но и многие профессиональные ботаники. Тогда в умах еще преобладала «железная триада» – концепция А. Брауна о трех основных вегетативных органах: корне-стебле-листе. Эта концепция и до сих пор используется в некоторых учебных пособиях (особенно школьных) и научных статьях. Однако, усилиями ведущих отечественных ботаников-морфологов (М. Ф. Даниловой, Р. Е. Левиной, Т. И. Серебряковой), организовавших регулярное проведение общесоюзных Школ по теоретической морфологии растений, концепция побега, как единого органа, была принята и вошла в практику вузовского преподавания. Она стала основополагающей в учебниках А. Е. Васильева и др. (1979, 1988). Т. И. Серебрякова, разработавшая общий план и методологию этого учебника, определила понятие «побег», как стебель (ось) с боковыми органами (листьями) и почками, и обосновала единство побега тремя аргументами: 1) морфогенетическим – побег формируется из единого массива апикальной меристемы; 2) анатомическим – проводящие системы листа, стебля и почки взаимосвязаны и нельзя провести четкую анатомическую границу между ними; 3) палеоботаниче-

ским – ископаемые остатки свидетельствуют, что листостебельный побег возник в процессе эволюции из теломов первых наземных высших растений – риниофитов. Т. И. Серебрякова оценивает возникновение побега как важный ароморфоз растений, позволивший им широко расселиться на суше.

Функции побегов сводятся к воздушному питанию, формированию репродуктивных спороносных органов (цветков и шишек), нарастанию (удлинению) и ветвлению (увеличению числа) побегов. В результате ветвления формируются побеговые системы.

Почки определяют как зачаточные меристематические побеги с ещё не развитой короткой осью и зачаточными листьями на разных этапах морфогенеза – от начальных бугорков из эумеристем до относительно крупных зачатков из специализированных меристем, включающих прокамбий. Зачатки листьев часто дифференцированы на основание, пластинку и относительно крупные прилистники. Важный биологический признак почек – акровергенция – сгибание над верхушкой побега боковых органов, то есть катафиллов и прилистников. Акровергенция обеспечивает дополнительную защиту и в сочетании с покровом из почечных чешуй создает внутри почки темную влажную камеру, где располагается апикальная меристема побега. Таким образом, главная функция почек – защита меристем от высыхания, то есть покрытомеристемность.

Предложенные Серебряковой дефиниции побега и почки вполне соответствуют структуре цветковых и большинства голосеменных, хотя среди последних есть таксоны, где это определение побега неприемлемо. Это порядок Саговников, не имеющих пазушных почек, и класс Вельвичиевых, где структура побега уникальна, и метамерия не выражена.

Вышеизложенное толкование терминов «побег» и «почка» требует уточнений и оговорок, если применяется к высшим споровым (*Pteridophyta s.l.*). Так, *Lycopodiophyta*, представляющие, в отличие от прочих групп высших, микрофильную линию эволюции, обладают верхушечным дихотомическим ветвлением, боковых вегетативных почек, как правило, нет, в верхушечных почках отсутствуют специализированные почечные чешуи и акровергенция. Потенциально побеги плаунов растут непрерывно, но с наступлением зимы рост прекращается, и зимний покой имеет вынужденный характер. У *Equisetophyta* листья – мелкие чешуевидные, мутовчатые, их основания срастаются со стеблем на протяжении одного междоузлия, и пазушные почки оказываются расположенными между свободными зубцами листьев нижележащего узла. Иногда подчеркивают, что у хвощей фотосинтезирующие органы представлены не листьями, а стеблями. Это не совсем так, поскольку стебли срастаются с листьями.

Polypodiophyta обладают особыми формами бокового ветвления: акрогенным, при котором боковые почки закладываются вблизи меристематической верхушки корневища, и филлогенным (эпипетиолярным), когда почки формируются на абаксиальной поверхности оснований и черешков вай (но не в их пазухах). Структура почек зависит от жизненных форм – у короткокорневищных розеточных папоротников почки (особенно верхушечные) образуются из скопления улиток, то есть растущих и зачаточных вай, каждая из которых представляет собой центр формообразования, как бы элементарную почку. У длиннокорневищных безрозеточных видов рост оси корневища опережает разворачивание вай. Они начинают рост только на прошлогодних участках корневищ. Вследствие этих особенностей у безрозеточных папоротников два типа почек – одиночные улитки и меристематические апексы корневищ с 1–3 примордиями. Таким образом, папоротники не имеют аксилярного комплекса, характерного для ангиосперм, морфология и топология их почек не похожи на таковые у семенных. Почки папоротников не соответствуют общепринятому их определению и настолько своеобразны, что некоторые ботаники убеждены в их отсутствии у *Polypodiophyta*. Вряд ли такое убеждение верно, ведь организмы с открытым ростом непременно имеют участки тела, где происходит рост и новообразование. Может быть, к понятию «почка» следует подходить не столько морфологически, сколько физиологически, биологически и ритмологически, как это делал Schuerpp (1938), называвший почками крупные единицы формообразования и роста, не связывая их с морфологией классических побегов цветковых.

Таким образом, ангиоспермцентризм создает ряд трудностей для терминологии и понятий вузовской ботаники. В наши дни начинается активное наступление на этот синдром, и в вузовские учебники ботаники все больше и больше вводится сведений о морфологии высших споровых, гинговых, эфедровых и других групп, обычно игнорируемых (особенно в кратких учебниках). Хороший пример – учебник Л. И. Лотовой (2000), где удачно сочетаются традиционные подходы и новейшие данные. Более смело поступил А. К. Тимонин (2007). Стремясь уйти от ангиоспермцентризма, А. К. убрал из определения понятия «побег» признак – «наличие почек». Это дало возможность говорить о побеговой организации не только у всех высших растений (кроме антоцеротовых и многих печеночников), но и у крупных талломных форм – сифоновых, красных и бурых водорослей. Таким образом, автор отступил от аргументов, приведенных Т. И. Серебряковой в пользу концепции единства побега, и отказался от важных критериев отличий таллома и кормуса. Вряд ли с подобной позицией можно согласиться по существу, кроме того она потребует серьезной переработки курсов как общей ботаники, так и её специализированных разделов, например, альгологии.

Изложенное показывает, что переосмысление научных представлений при сохранении прежних терминов – шаг опасный как для науки, так и особенно для её преподавания. Это неоднократно подчёркивал про-

фессор А. А. Уранов, считавший, что между научным открытием или появлением новой научной парадигмы и введением их в учебную литературу должен существовать некий временной промежуток, необходимый для критического осмысления новаций. Хорошим примером справедливости этих мыслей А. А. Уранова может служить публикация Г. М. Борисовской и М. А. Романовой в трудах Первой российской птеридологической конференции (Томск, Барнаул, август 2007). Авторы, используя новейшие очень интересные ультраструктурные, молекулярные и генетические данные о строении апикальных меристем и морфогенезе спорофитов у папоротников разных биоморф, приходят к весьма странным выводам о том, что образование почек (речь идет о филлогенных, а не выводковых почках) на листьях не есть ветвление, и что виды *Dryopteris*, *Matteuccia struthiopteris* и *Ceratopteris* не ветвятся. В данном случае, на мой взгляд, авторы нарушают требования научной методологии, прямо связывая закономерности, происходящие на клеточном (клеточный рост, формирование мерофитов) и организменном (структура вегетативных органов) уровнях.

Заключение. В настоящее время учебники и учебные пособия по общей ботанике и особенно морфологии и анатомии растений остро нуждаются в обновлении научного содержания и понятийного аппарата. Отход от ангиоспермцентризма и расширение таксономического и биоморфологического разнообразия изучаемых растений, позволит глубже понять закономерности их морфогенеза и эволюционных отношений.

Литература

- Борисовская Г. М., Романова М. А. Закономерности организации спорофита папоротников – основа для формирования биоморфы // Труды Первой Российской птеридологической конференции. Томск, 2007. С. 30–39.
- Васильев А. Е., Воронин Н. С. и др. Ботаника. Анатомия и морфология растений. Учеб пособие для студентов биол. спец. пед. ин-тов. М., 1979, 1988. 367 с., 480 с.
- Корчагина В. А. Ботаника: учебник для 5-6 кл. сред. школы. 9-е., 10-е изд. М., 1975, 1976, 271 с.
- Лотова Л. И. Морфология и анатомия высших растений. Учебник для вузов. М., 2000. 526 с.
- Серебрякова Т. И., Еленевский А. Г., Гуленкова М. И. и др. Биология. Растения, бактерии, грибы, лишайники. Учебник для 6–7 классов средней школы. М., 1972., 1996, 1999, 2002. 224 с.
- Серебрякова Т. И., Воронин Н. С., Еленевский А. Г. и др. Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений. Учебник для вузов. М., 2006, 2007. 543 с.
- Тимонин А. К. Высшие растения (ботаника в четырех томах). М., 2007. Т. 3. 348 с.
- Schuepp O. Uber periodische Formbildung bei Pflanzen // Biological Reviews of the Cambridge Phil. Soc. 1938. Vol. 13. P. 59–92.

ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СЛИЗЕПРОИЗВОДЯЩИХ КЛЕТОК И ИХ ВЗАИМОСВЯЗЬ С ДРУГИМИ СТРУКТУРАМИ ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

Яковлева О. В.

С.-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Производство слизи широко распространено в растительном мире. Слизь имеется уже у водорослей и часто является единственным покровом клетки (Frey-Wyssling, 1976; Денисова, 1989).

Слизеобразующие клетки мы разделяем на слизеотделяющие и слизесодержащие. К слизеотделяющим относятся клетки, у которых слизь выводится за плазмалемму. У слизеотделяющих клеток I типа слизь проходит за клеточную стенку и накапливается на ее поверхности или в межклетнике. Часто выделения таких клеток называют пектиновыми бородавками (Kisser, 1928; Potgieter, Wyk, 1992). У клеток II типа слизь остается в периплазматическом пространстве (между протопластом и клеточной стенкой). Основное различие между слизеотделяющими клетками I и II типов заключается в проницаемости или непроницаемости их клеточных стенок для слизи. У клеток I типа клеточные стенки ничем не инкрустированы или в них находятся отдельные вкрапления соединений кремния. У II типа слизеотделяющих клеток клеточные стенки 1) изнутри укреплены субериновыми пластинками или снаружи кутикулой; 2) пропитаны соединениями кремния в аморфной форме (Яковлева, 2002, 2003). К слизесодержащим относятся клетки, у которых слизь откладывается в вакуоли.

Слизеотделяющие клетки встречаются во внутренних и покровных тканях разных органов. Клетки II типа во внутренних тканях представлены идиобlastами, которые часто лишены цитоплазмы. Отложение слизи у идиобlastов происходит по всему периметру протопласта. В покровных тканях клетки II типа являются двухкамерными. Они разделены клеточной стенкой на 2 камеры, в одной из них сосредоточена цитоплазма, в другой – слизь (Яковлева, 1988, 1990; Светлова, Яковлева, 2006). Отложение слизи в этих клетках происходит только со стороны мезофилла. Часто такие клетки называют «клетками с ослизненными клеточными стенками» (Metcalfe, Chalk, 1979; Matthews, Endress, 2005).

Клетки только I типа встречаются у спорофитов во внутренних тканях и в шейке архегония у гаметофитов *Lycopodiaceae*, *Isoetaceae*, *Equisetaceae*, *Ophioglossaceae*, *Marattiaceae*, *Osmundaceae*. Клетки I и II типа находятся во

внутренних тканях вегетативных органов голосеменных (например, *Podocarpaceae*, *Araucariaceae*, *Pinaceae*, *Taxodiaceae*, *Cupressaceae*, *Cycadaceae*). У покрытосеменных распределение клеток I и II типа носит определенный характер. Отмечено, что существуют виды, у которых слизеобразующие клетки встречаются исключительно в мезофилле или эпидерме листьев, и есть виды, у которых слизевые клетки находятся в эпидерме семенной кожуры или перикарпия (Solereder, 1899; Metcalfe, Chalk, 1957; Napp-Zinn, 1973; Grubert, 1981; Baas, Gregory, 1985; Gregory, Baas, 1989; Яковлева, 2000). У представителей подкласса *Magnoliidae* (по системе А. Л. Тахтаджяна 1987 г.) имеются слизеобразующие клетки, как в репродуктивной, так и в вегетативной частях. Клетки I типа отмечены в полости завязи у *Amborellaceae*, *Chloranthaceae*, *Nymphaeaceae*, *Cabombaceae*, *Austrobaileaceae*, *Schisandraceae*, *Trimeniaceae*, *Annonaceae*, т.е. у представителей семейств, которые в основном входят в группу ANITA (APG, 2003; Soltis et al., 2005). В вегетативной части клетки I типа отмечены в эпидерме у *Cabombaceae*, *Nymphaeaceae*, *Ceratophyllaceae*, и во внутренних тканях у *Schisandraceae*, *Chloranthaceae*, *Annonaceae*, *Magnoliaceae*, *Lauraceae*. Клетки II типа отмечаются только во внутренних тканях, как вегетативных органов, так и генеративных у *Austrobaileaceae*, *Schisandraceae*, *Illiciaceae*, *Trimeniaceae*, *Calycanthaceae*, *Gomortegaceae*, *Hernandiaceae*, *Lauraceae*, *Monimiaceae*, *Annonaceae*, *Eupomatiaceae*, *Magnoliaceae*, *Myristicaceae*. У представителей подкласса *Ranunculidae* встречаются клетки только I типа во внутренних тканях вегетативных органов. В остальных подклассах имеются преимущественно клетки II типа в покровных тканях вегетативных и репродуктивных органов. В стеблях слизевые клетки встречаются только в первичной коре. В эпидерме листьев слизь откладывается на ранних или на завершающих этапах развития пластинки (Яковлева, 1990). К первым, в частности, относятся листья *Calluna vulgaris*, у которой слизевые клетки имеются в верхней эпидерме уже в почке. То же можно сказать и о слизи в завязи. Есть виды, у которых слизь заполняет завязь к моменту оплодотворения (например, *Trochodendron*), и виды у которых слизь появляется в завязи уже после оплодотворения (например, *Podophyllum*).

Ранее установлено, что эфирномасличные структуры можно разделить на те же группы и типы, что и слизеобразующие клетки. Это же относится и к клеткам других специализаций (Яковлева и др., 2002). Выявлено, что слизевые идиобласты с субериновой пластинкой отмечены у голосеменных и базальных двудольных. В то же время, масляные идиобласты отсутствуют у голосеменных и имеются у представителей подкласса *Magnoliidae* и *Ranunculidae*. У *Araucaria heterophylla* в идиобластах обнаружены слизь и липиды. Известно, что слизевые и масляные идиобласты имеют много сходных черт в строении и часто образуются из одной клетки-предшественницы (Baas, Gregory, 1985; Bakker, 1992). На основании полученных данных можно предположить, что разделение секреторных клеток на масляные и слизевые идиобласты начинается с представителей подкласса *Magnoliidae*.

К слизеыводящим клеткам I типа близко стоят клетки, выделяющие нектар. В данном случае можно сказать, что растительные клетки утратили способность полимеризации сахаров и выделяют их в виде моно- и дисахаров.

У видов со слизеобразующими клетками часто встречаются белоксодержащие пластиды. Установлено, что у одних видов слизеобразующие клетки и белоксодержащие пластиды находятся в верхней эпидерме листьев (представители семейств *Ranunculaceae*, *Papaveraceae*, *Fagaceae*, *Betulaceae*, *Violaceae*, *Salicaceae* – *Salix*, *Tiliaceae* и др.). У других видов слизеобразующие клетки находятся в верхней эпидерме, а белоксодержащие пластиды в клетках околососудистой паренхимы этих же листьев (*Lauraceae*, *Rosaceae* – *Sorbus*, *Fabaceae*, *Aceraceae*, *Linaceae*), черешков (*Ericaceae*, *Aceraceae*, *Hippocastanaceae*) или стеблей (*Fagaceae*, *Tiliaceae*, *Rosaceae*, *Rutaceae*, *Rhamnaceae*). Во всех перечисленных случаях белоксодержащие пластиды и слизеобразующие клетки находятся в тканях, связанных с ксилемной частью пучка. Если слизеобразующие клетки находятся в семенах в экзотесте, то белоксодержащие пластиды находятся в паренхимных клетках флоэмной группы проводящего пучка листа (*Theaceae*, *Tiliaceae*, *Rosaceae*, *Rutaceae*, *Rhamnaceae*, *Theaceae*, *Brassicaceae*, *Sterculiaceae*, *Rosaceae*, *Linaceae*, *Aquifoliaceae*, *Solanaceae*, *Scrophulariaceae*, *Plantaginaceae*) или цветоноса (*Ericaceae*, *Brassicaceae*). У представителей семейств, стоящих на более низких ступенях по отношению к выше перечисленным, белоксодержащие пластиды также находятся в паренхимных клетках флоэмной группы (представители семейств *Magnoliaceae*, *Annonaceae*, *Lauraceae*, *Simmondsiaceae*) или в самом ситовидном элементе (*Degeneriaceae*, *Annonaceae*, *Myristicaceae*, *Aristolochiaceae*, *Monimiaceae*, *Calycanthaceae*), но слизеобразующими клетками в этом случае являются ситовидные элементы с перламутровыми утолщениями (Яковлева и др., 2008).

Следует отметить, однако, что у ряда видов были обнаружены белоксодержащие пластиды, но слизеобразующих клеток у них не отмечалось. Казалось бы это, опровергает обнаруженные нами взаимосвязи между локализацией белоксодержащих пластид и слизеобразующих клеток. Выяснилось, что вместо слизеобразующих клеток у этих видов в листьях имеются внецветковые нектарники (например, *Salicaceae* – *Populus*; *Rosaceae* – *Padus*) (Zimmermann, 1932). Данное явление можно интерпретировать следующим образом: все виды, имеющие в своих органах белоксодержащие пластиды, производят на определенных этапах своего развития излишки сахаров, которые откладываются в виде слизи или выводятся из растения в виде нектара. Установлено, например, что в закрытых кувшинах *Nepenthes* нектарники перистомы секретируют слизь, после открытия кувшинов – нектар (Васильев, 2007).

Слизеобразующие клетки имеются и в цветках у представителей подкласса *Magnoliidae* (Matthews, Endress, 2005), у которых отсутствуют нектарники. В то же время, у более высоко стоящих в системе магнолиофитов видов нектарники в цветке могут предшествовать образованию слизеобразующих клеток в тесте (*Ericaceae*, *Caricaceae*, *Rosaceae*, *Rutaceae*, *Brassicaceae*) или перикарпии (*Lamiaceae*, *Oleaceae*, *Rosaceae*, *Vitaceae*). В этом случае нектарники располагаются у основания завязи, и их проводящие пучки состоят из одной флоэмы (Frei, 1955; Карташова, 1965). В этом случае косвенно подтверждается обнаруженная нами взаимосвязь между нахождением белоксодержащих пластид в паренхимных клетках флоэмы и слизеобразующих клеток в тесте.

Таким образом, установлено, что слизеобразующие клетки взаимосвязаны с нектарниками (внецветковыми и цветковыми). У представителей подкласса *Magnoliidae* в цветках присутствуют слизеобразующие клетки, преимущественно слизевыводящие, и отсутствуют нектарники. Напротив, при нахождении слизеобразующих клеток в тесте или перикарпии, нектарники находятся в цветке на завязи и предшествуют слизеобразующим клеткам у онтогенезе. Виды со слизевыми клетками в эпидерме листьев и виды с внецветковыми нектарниками часто относятся к одному семейству и виды со слизевыми клетками помещаются перед видами с нектарниками (сопоставление данных из работ Solereder, 1899; Zimmermann, 1932; Napp-Zinn, 1973; Metcalfe, Chalk, 1979; Тахтаджян, 1987). В то же время, известно, что существуют виды, у которых слизеобразующие клетки преобладают в вегетативных органах, сюда же относятся виды с внецветковыми нектарниками (Zimmermann, 1932; Gregory, Baas, 1989), и виды у которых слизевые клетки обнаруживаются только в репродуктивных органах (семена, плоды). Первые в основном древесные виды, вторые – травянистые. В этом случае можно говорить о перемещении слизеобразующих клеток из вегетативной сферы в репродуктивную (Яковлева, 2000). Однако сопоставление собственных исследований и литературных данных последних лет (Matthews, Endress, 2005; Soltis et al., 2005) позволило предположить, что в вегетативной и репродуктивной сферах эволюция слизеобразующих клеток шла независимо. В обоих случаях исходными являются клетки, выводящие секрет за пределы клеточной оболочки.

Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 07-04-01091)

Литература

- Васильев А. Е. Нектарники перистомы в закрытых кувшинах *Nepenthes khasiana* (*Nepenthaceae*) секретируют полисахаридную слизь // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 10. С. 1554–1559.
- Денисова Г. А. Терпеноидсодержащие структуры растений. Л., 1989.
- Карташова Н. Н. Строение и функция нектарников цветка двудольных растений. Томск, 1965. 194 с.
- Светлова А. А., Яковлева О. В. Сравнительная анатомия семенной кожуры видов некоторых секций рода *Linum* (*Linaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 12. С. 1868–1875.
- Тахтаджян А. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
- Яковлева О. В. Слизевые клетки эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1988. Т. 73. № 7. С. 977–987.
- Яковлева О. В. Формирование слизевых клеток эпидермы листа двудольных растений (данные электронной микроскопии) // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1400–1408.
- Яковлева О. В. Распределение слизеобразующих клеток в растительном мире // Материалы X московского совещания по филогении растений. М., 2000. С. 201–203.
- Яковлева О. В. Особенности строения клеточных стенок слизеобразующих клеток растений разных уровней организации // Тез. докл. II международной конференции по анатомии и морфологии растений. С.-Пб, 2002. С. 108–109.
- Яковлева О. В. О распределении кремния в клеточных стенках и слизи у представителей разных систематических групп // Ботанические исследования в азиатской России. Барнаул, 2003. Т. 2. С. 296–297.
- Яковлева О. В., Иванова А. Н., Бармичева Е. М. Белковые включения в пластидах: классификация, распределение, значение для диагностики и филогении // Бот. журн. 2008. Т. 93, № 7 (в печати).
- Яковлева О. В., Колалите М. Р., Иванова А. Н., Быкова О. П., Яковлев А. Ю. Типология секреторных клеток сосудистых растений на основе локализации продуцируемых ими веществ // Тез. докл. II международной конференции по анатомии и морфологии растений. С.-Пб, 2002. С. 110–111.
- Baas P., Gregory M. A survey of oil cells in the dicotyledons with comments on their replacement by and joint occurrence with mucilage cells // Israel J. Bot. 1985. Vol. 34, N 2-4. P. 167–186.
- Bakker M. E. Oil and mucilage cells in dicotyledons. Ontogeny, ultrastructure, distribution and systematic value. Leiden. 1992. 164 p.
- Frei E. Die Innervierung der floralen Nektarien dikotyler Pflanzenfamilien // Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1955. Bd. 65. P. 60–114.
- Frey-Wyssling A. The plant cell wall. Berlin, Stuttgart, 1976. 294 p.
- Gregory M., Baas P. A survey of mucilage cells in vegetative organs of the dicotyledons // Isr. J. Bot. 1989. Vol. 38. P. 125–174.
- Grubert M. Mucilage or gum in seeds and fruits of angiosperms (a review). München, 1981. 397 p.
- Kisser J. Untersuchungen über das Vorkommen und die Verbreitung von Pektinwarzen // Jahrbuch. wissen. Bot. 1928. S. 206–232.
- Matthews M. L., Endress P. K. Comparative floral structure and systematics in *Crossosomatales* (*Crossosomataceae*, *Stachyuraceae*, *Staphyleaceae*, *Aphloiaceae*, *Geissolomataceae*, *Ixerbaceae*, *Strasburgeriaceae*) // Bot. J. Linn. Soc. 2005. Vol. 147. P. 1–46.
- Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Oxford. 1957. Vol. I, II. 1500 p.
- Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Oxford, 1979. Vol. I. 276 p.
- Napp-Zinn K. Anatomie des Blattes // Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, Stuttgart, 1973. Spez. Teil. Bd 8, Tl. 2 A, 1,

2. 764 S.

Potgieter M. J., Wyk A. E. van. Intercellular pectic protuberances in plants: their structure and taxonomic significance // Bot. Bull. Acad. Sci. 1992. Vol. 33, N 3-4. P. 295-316.

Solereder H. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899. 984 S.

Soltis D. E., Soltis P. S., Endress P. K., Chase M. W. Phylogeny and evolution of angiosperms. Sunderland, 2005. 370 p.

The Angiosperm Phylogeny Group. An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II // Bot. J. Lin. Soc. 2003. Vol. 141. P. 399-436.

Zimmermann J.G. Über die extrafloralen Nektarien der Angiospermen // Beih. Bot. Centralbl. 1932. Bd 49, Abt. 1. S. 99-196.

ПОДСЕКЦИЯ

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ

К ВОПРОСУ О ВЫДЕЛЕНИИ АРХИТЕКТУРНЫХ ЕДИНИЦ КРОНЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ

Антонова И.С., Белова О.А.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

В последние десятилетия за рубежом появилось множество работ, посвященных описанию строения древовидных растений. Значительная их часть исследует проблематику моделирования строения кроны, корневой системы, сообщества. Подробное описание древесных (и не только) растений показало, что их строение можно описывать при помощи выделения разнообразных морфологических единиц и морфофизиологических градиентов (Мазуренко, Хохряков, 1991; Гатцук, 1994; Савиных, 2004; Godin, Sinoquet, 2005; Durand et al, 2005).

Изучение строения крон древесных растений позволяет решить множество задач как практического, так и фундаментального характера. Тем не менее, о структуре листьев, их форме и других особенностях известно намного больше, чем о строении кроновой системы. Стебель большей частью воспринимается как «подставка» для листьев и плодов и носитель проводящей системы, обеспечивающей их жизнедеятельность. Взаимодействуя со средой, системы побегов эволюционируют также, как другие части растения, однако, открыв любой «определитель» или «флору», можно увидеть лишь геометрическое описание кроны: шаровидная, конусовидная, неправильная и т.д.. При таком подходе целый пласт знаний о растениях оказывается в тени представлений о единичном побеге и структуре листа, а представления об устройстве и особенностях развития кроны до сих пор остаются туманными. Вопросами организации кроны в России обычно занимаются в рамках парадигмы о жизненных формах, разрабатываемой в настоящее время, как учение о биоморфах. Обращает на себя внимание то, что для древесных растений крайне слабо разработана система терминов и понятий, характеризующей строение групп побегов и кроны в целом.

Знание структуры кроны и способов трансформации побеговых систем в разных экологических условиях позволяет прогнозировать биологическое состояние отдельных особей важных в лесном и сельском хозяйстве древесных видов, отдельных деревьев в условиях городского загрязнения, парковых и садовых насаждениях, а также лесных ценозов.

Результаты изучения роста и развития индивидуальных деревьев необходимы и значимы для прямых сельскохозяйственных работ по повышению урожайности и продуктивности плодовых культур, для анализа эффективности различных способов обрезки.

На основе различий в форме кроны деревьев разных возрастных стадий становится возможным определить возрастное состояние как отдельных особей, так и возрастную структуру сообществ (например, с помощью аэрофотосъемки).

Интерес к расчету фотосинтетической поверхности обуславливается необходимостью оценки количества кислорода и углекислого газа, выделяемого растениями в сообществах, для глобальных экологических прогнозов. Расчет этих величин в городских условиях позволит определить, сколько растений необходимо и достаточно высаживать.

Более точный расчет листовой поверхности необходим для моделирования и прогнозирования продуктивности естественных сообществ, оценке их состояния, определения их структуры и взаимодействия растений.

Сравнение структуры кроны и побеговых систем в пределах одного вида в разных условиях позволит проводить экологический мониторинг условий произрастания более легким и быстрым способом, чем используемые сейчас методы.

Исследование структуры кроны древесных растений важно при решении фундаментальной проблемы организации растительного организма как пространственно-временной системы, состоящей из соподчиненных элементов разных рангов. Проблема иерархии в растительных системах связана с проблемами роста, развития и старения организмов. Различия

между биологией модулярных и унитарных организмов весьма глубоки и крайне плохо исследованы. Рассмотрение растений как модулярных организмов открывает новые возможности для исследования взаимодействия живых организмов, их роли в сообществе.

Знание структуры побеговых систем, а также способов ее изменения в ходе онтогенеза и в разных экологических условиях дает возможность сравнивать строение крон видов, находящихся на разных ступенях эволюции растительного мира, и использовать систему признаков строения побеговых систем в систематике и филогенетических построениях. Работ, посвященных связи между филогенией и архитектурой, крайне мало (Halle, 2004).

Получив знания об организации тела растения на уровне макроструктур, таких как ветвь, становится возможным понять приспособление растений к внешним условиям среды, а через них механизмы эволюции. Например, высокая теневыносливость третичного реликта бука восточного широко известна. Она основывается не только на соответствующем строении листьев, но находит отражение в особенностях развития комплексов побегов осей разных порядков. Исследуя ареалы растений с большой протяженностью с севера на юг, легко получить сведения о приспособлении тела растения к климатическим особенностям. Таким образом, можно говорить об экологии растений на новом другом уровне.

Архитектура растений представляет собой динамическое равновесие между внутренними ростовыми процессами и внешними воздействиями окружающей среды. Целью архитектурного анализа является выявление этих внутренних процессов и отделение их от внешних воздействий посредством наблюдений и экспериментов (Nicolini, 1998; Sabstier, Barthelemy, 2001).

Изучение разнообразия структурных единиц разных видов древесных растений позволяет выделить консервативные (характерные для рода и вида) признаки и признаки, позволяющие приспосабливаться к условиям на разных стадиях онтогенеза. Таким образом, на основе исследования пластичности развития побеговых систем кроны будет возможно продвинуться в решении проблемы адаптации растений к условиям внешней среды.

В зарубежной литературе (Greenwood, 1995; Poeig, 2003; Barthelemy, Caraglio, 2007) для описания строения кроны считается возможным опираться лишь на 4 стадии развития: эмбриональную, ювенильную, взрослую вегетативную, взрослую репродуктивную. В отечественной литературе выделяется 8-9 фаз онтогенеза, что позволяет более подробно и биологически точно описать развитие многоуровневой системы строения организма.

Для описания единиц строения тела растения и зарубежная, и отечественная школы признают важность изучения строения и емкости почек, особенностей развития побегов во времени (т.е. силлептический или пролептический рост), открытого или закрытого роста, симподиального или моноподиального нарастания, филлотаксиса, времени и места заложения генеративных органов и т.д.

Результаты выделения системы единиц за рубежом представляют в виде таблицы или диаграммы. В качестве равнозначных единиц выделяют как метамер, побег, ось, архитектурная единица, дерево в целом, так и ростовую единицу, которая располагается между метамером и побегом, и полициклический побег, причем все эти единицы располагаются в едином ряду (Barthelemy, 1991; Barthelemy et al, 1997; Caraglio, Barthelemy, 1997). В России выделение единиц в основном опирается на морфологические критерии и учитывает завершенность ростовых процессов. В качестве примера можно привести системы единиц тела растения Л. Е. Гатцук, 1974, 1994, Н. П. Савиных, 2004. При этом в предлагаемых ими системах также учитывается разнообразие ростовых процессов, и более подробно рассматриваются онтогенетические стадии развития растений.

Понятие архитектурной модели было введено Halle и Oldeman (1970) и определяет основную стратегию роста растения. Признаки, используемые для ее описания, слишком общие, чтобы полно и точно представить архитектуру растения. Для конкретного растения специфическое выражение этой модели называется архитектурной единицей (Barthelemy et al., 2007). Это реальная и в то же время условная единица, в которой за относительно большой срок до 15–20 лет у древесного растения формируются все порядки ветвления и образуются все типы побегов, свойственные виду. Затем в ходе развития это архитектурное объединение повторяется в кроне. Barthelemy с соавторами (2007) считают такую единицу фундаментальной, архитектурной и функциональной единицей данного вида.

Нам представляется, что у растений северных территорий все побеги, свойственные виду, развиваются за большой период времени (*Pinus koraiensis* – за 80 лет, а у *P. sibirica* – за 40 лет), при этом включаются процессы старения и отмирания, которые значительно изменяют систему. Поэтому выделение архитектурной единицы для многих деревьев таким способом затруднительно. У древесных растений, на наш взгляд, более продуктивна, например, идея разделения единиц иерархии на: побег, элементарную побеговую систему, ветвь от ствола и крону в целом (Антонова, Азова, 1999; Антонова, Лагунова, 1999). Ветвь от ствола – это естественно образованный комплекс побегов, имеющий выраженный начало и конец жизни и, очевидно, что ветви в кроне существенно различаются по разным стадиям онтогенеза.

Различие между архитектурными единицами состоит в количестве типов осей и чертах их строения (Barthelemy et al., 2007). У растений присутствуют как структурные оси, так и короткие оси, выполняющие фотосинтетические и репродуктивную функцию. Для вида количество типов осей конечно и обычно не превышает 5–7. В последних иностранных работах дифференциацию осей обычно связывают с процессом акротонии, которая в русской литературе подробно рассматривается с начала 50-х годов наряду с бази- и мезотонией (Серебряков, 1952). Исследования показывают, что это явление более сложное, чем принято считать (Антонова, Глебова, 2002). В частности, у ясеня обыкновенного, конского каштана, хурмы кавказской верху-

шечные почки могут дать совсем мелкие побеги, а наиболее крупные побеги развиваются ниже. При этом у ясеня наиболее развитые почки приходятся на среднюю часть побега, но из них развиваются побеги малой длины. Изучение почек в разных положениях на побеге с учетом его положения в побеговой системе на разных стадиях онтогенеза весьма перспективное направление для выделения единиц тела растения и описания особенностей развития кроны.

Динамический многоуровневый подход к определению формы растения в его онтогенезе плодотворен, однако, пока количество вопросов очень велико, а для получения ответов требуется взаимодействие разных дисциплин и обсуждение терминологии.

Литература

- Антонова И. С., Азова О. В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 3. С. 10–28.
- Антонова И. С., Лагунова Н. Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 49–59.
- Антонова И. С., Глебова Р. А. Строение кроны *Aesculus hippocastanum* L. // Сравнительная анатомия вегетативных органов. Тр. 2 межд. конф. по анатомии и морфологии растений. СПб., 2002. С. 15.
- Гатицук Л. Е. Геммаксиллярные растения и система соподчиненных единиц их побегового тела // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. Вып. 1. С. 100–113.
- Гатицук Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологической морфологии растений. М., 1994. С. 18–20.
- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Классы метамеров // Журн. общ. биол. 1991. Т. 52. № 3. С. 409–421.
- Савиных Н. П. О системе модулей у растений // Труды VII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 2004. С. 221–222.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.
- Barthelemy D. Levels of organization and repetition phenomena in seeds plants // Acta Biotheoretica. 1991. Vol. 39. P. 309–323.
- Barthelemy D., Sabatier S., Pascal O. Le developpement architectural du Noyer commun *Juglans regia* L. (*Juglandaceae*) // Forest Enterprise. 1995. Vol. 103. P. 61–68.
- Barthelemy D., Caraglio Y., Costes E. Architecture, gradients morphogenetiques et age physiologique chez les vegetaux // Modelisation et simulation de l'Architecture des vegetaux. Sciences Update. Paris, 1997. P. 89–136.
- Barthelemy D., Caraglio Y. Plant architecture: A dynamic, multilevel and comprehensive approach to plant form, structure and ontogeny // Ann. bot. 2007. Vol. 99. P. 375–407.
- Caraglio Y., Barthelemy D. Revue critique des termes relatifs a la croissance et a la ramification des tiges des vegetaux vasculaires // Modelisation et simulation de l'Architecture des vegetaux. 2007. P. 11–88.
- Durand J.-B., Guedon Y., Caraglio Y., Costes E. Analysis of plant architecture via tree-structured statistical models: the hidden Markov tree models // New Phytologist. 2005. Vol. 166. P. 813–827.
- Godin C., Sinoquet H. Functional-structural plant modeling // New Phytologist. 2005. Vol. 166. P. 705–708.
- Greenwood M. S. Juvenility and maturation in conifers: current concepts // Tree physiology. 1995. Vol. 15. P. 433–438.
- Halle F., Oldeman R. A. Essay sur l'architecture et la dynamique de croissance de l'arbre tropical. Paris, 1970. 210 p.
- Halle F. Eloge de plante. Pour une nouvelle biologie. Paris, 2004.
- Nicolini E. Architecture et gradients morphogenetiques chez de jeunes hetres (*Fagus sylvatica* L., *Fagaceae*) en milieu forestier // Can. J. Bot. 1998. Vol. 79. P. 1232–1244.
- Poetig R. S. Phase change and the regulation of development timing in plants // Science. 2003. Vol. 301. P. 923–930.
- Sabatier S., Barthelemy D. Annual shoot morphology and architecture in Persian Walnut, *Juglans regia* L. (*Juglandaceae*) // Acta Hort. 2001. Vol. 544. P. 255–264.

ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ ХРЕБТА МЯО-ЧАН (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)

Безделева Т.А., Ван Г.В.

Владивосток, Ботанический Сад-Институт ДВО РАН

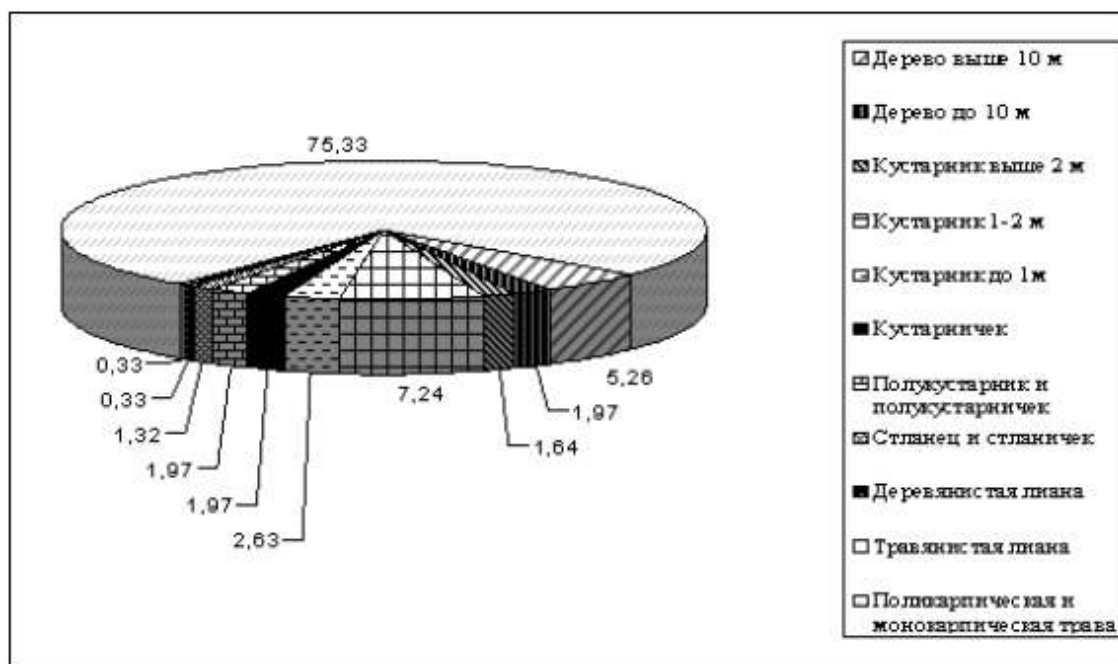
Хребет Мяо-Чан простирается параллельно долине р. Амур примерно в 60 км к северо-западу от г. Комсомольска-на-Амуре (Хабаровский край, восток Бурейского флористического района). Средняя высота хребта примерно 740 метров, высшая точка г. Чалба – 1563 м (Ван и др., 2006).

Флора хребта остается недостаточно изученной. В течение 2005–2007 гг. нами была исследована флора центральной и восточной частей хребта Мяо-Чан методом парциальных флор (Юрцев, 1983). Зарегистрировано 336 видов сосудистых растений, в том числе 304 – семенных растений. При обработке материала использовались определители Д. П. Воробьева и др. (1966), В. Н. Ворошилова (1982), сводка «Сосудистые растения ...» (1985 – 1996). Биоморфы семенных растений выделены в соответствии с работой А.Б. Безделева и Т.А. Безделевой (2006).

Для флоры семенных растений хребта Мяо-Чан выявлено 106 жизненных форм, из которых 17 – деревья и 89 – травянистые. Биоморфологическое разнообразие флоры хребта ниже, чем во флоре заповедника «Кедровая падь» – 190 биоморф (Безделев, Коркишко, 2007) и Норского заповедника – 175 (Близнюк, 2007). Однако для получения большей информации о биоморфологическом разнообразии различных флор мы предлагаем применять коэффициент встречаемости биоморф – $(k) = (N_b/N_s)$, где N_b – количество выявленных биоморф, а N_s – количество зарегистрированных видов семенных растений. Данная величина показывает количество жизненных форм на 1 зарегистрированный вид. Для флоры хребта Мяо-Чан $k=106/304=0,34$, для заповедника «Кедровая падь» $k=190/865=0,22$, для Норского заповедника $k=175/493=0,35$.

Жизненные формы, отмеченные у 10 и более видов, объединены в группу часто встречающихся (таких жизненных форм 8) (табл.). Они составляют 52,9% видового состава флоры хребта (108 видов). Редко встречающихся жизненных форм (характерных лишь для 1–2 видов) – 76. Их формируют особи 91 вида (29,9%).

Во флоре хребта преобладают травянистые растения – 230 видов. Кустарников 1–2 м высотой – 22 вида (*Lonicera edulis*, *Weigela middendorffiana*, *Rosa acicularis* и др.), деревьев высотой более 10 м – 16 видов (*Abies nephrolepis*, *Alnus hirsuta*, *Quercus mongolica* и др.), кустарников до 1 м – 8 (*Sorbaria grandiflora*, *Spiraea beauverdiana*, *Salix saxatilis* и др.). Жизненную форму дерева до 10 м высотой (*Acer ukurunduense*, *Sorbus sibirica*, *Salix caprea* и др.), кустарничка (*Arctous alpina*, *Cassiope ericoides*, *Rhodococcum vitis-idaea* и др.) и полукустарничка (*Artemisia lagocephala*, *Chamaepericlymenum canadense*, *Orthilia secunda* и др.) имеют по 6 видов растений. Для 5 видов характерна биоморфа кустарника выше 2 м (*Corylus mandshurica*, *Duschekia fruticosa*, *Sambucus racemosa* и др.). Также отмечено 4 вида стланцев и стланичков (*Cassiope redowskii*, *Pinus pumila*, *Ledum palustriforme* и др.) и 1 вид деревянистой лианы (*Atragene ochotensis*) (Рис.).



Спектр жизненных форм семенных растений хребта Мяо-Чан, %

Сравнение спектров ЖФ хребта Мяо-Чан и заповедника «Кедровая падь» показывает, что с юга на север соотношение биоморф изменяется в сторону уменьшения доли деревьев и увеличения процента кустарников, кустарничков, полукустарников и полукустарничков. Во флоре заповедника «Кедровая падь» (Безделев, Коркишко, 2007) доля деревьев – 8,4%, кустарников – 9,2%, кустарничков 1,1%, полукустарников и полукустарничков – 1,56%. Во флоре хребта Мяо-Чан – 7,24%, 11,51%, 1,97% и 1,97% соответственно.

Анализ жизненных форм в рамках семейств показал, что из 55 семейств семенных растений, отмеченных для территории хребта, 12 представлены исключительно деревянистыми жизненными формами (*Aceraceae*, *Betulaceae*, *Pinaceae* и др.). Только травянистые растения включают 34 семейства (*Fabaceae*, *Gentianaceae*, *Poaceae* и др.). Как травянистые, так и деревянистые растения отмечены для 4 семейств (*Asteraceae*, *Ericaceae*, *Ranunculaceae* и *Rosaceae*).

Наиболее распространенные жизненные формы семенных растений хребта Мяо-Чан

№	Жизненная форма	Число видов
1	Многолетний летнезеленый травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с удлинненным прямостоячим побегом	14
2	Летнезеленый кустарник 1-2 м	18
3	Летнезеленое дерево выше 10 м	14
4	Многолетний летнезеленый травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с полурозеточным прямостоячим побегом	12
5	Одно-двулетний летнезеленый травянистый стержнекорневой моноподиально нарастающий монокарпик с удлинненным прямостоячим побегом	11
6-8	Многолетний летнезеленый травянистый стержнекорневой симподиально нарастающий поликарпик с полурозеточным прямостоячим побегом	10
6-8	Многолетний летнезеленый травянистый короткокорневищностекорневой симподиально нарастающий поликарпик с удлинненным прямостоячим побегом	10
6-8	Многолетний летнезеленый травянистый тонко-длиннокорневищный симподиально нарастающий поликарпик с розеточным прямостоячим побегом	10

Деревянистые растения составляют 24,34% от общего видового состава семенных растений хребта Мяо-Чан (74 вида). Наиболее богаты деревянистыми видами семейства Rosaceae – 16 видов, Ericaceae – 14 видов, Salicaceae – 12 видов.

Травянистые растения представлены во флоре хребта 230 видами растений (75,66% от общего числа семенных растений). Наиболее богаты травянистыми видами семейства Asteraceae – 35 видов, Cyperaceae – 23 вида, Poaceae – 20, Ranunculaceae – 16 и Caryophyllaceae – 13 видов.

Таким образом, во флоре семенных растений хребта Мяо-Чан преобладают травянистые жизненные формы (89 биоморф, относящиеся к 230 видам). Среди 17 выявленных деревянистых жизненных форм (74 вида) доминируют невысокие кустарники, подчеркивая бореальный характер флоры. Присутствие стланиковых форм объясняется горным характером исследуемой территории.

Литература

Бездедев А.Б., Безделева Т.А. Жизненные формы семенных растений Российского Дальнего Востока. Владивосток, 2006. 295 с.

Бездедев А.Б., Коркишко Р.И. Биоморфологический анализ семенных растений заповедника «Кедровая падь» // Биоморфологические исследования в современной ботанике. Материалы международной конференции «Биоморфологические исследования в современной ботанике» (Владивосток, 18-21 сентября 2007 г.). Владивосток, 2007. С. 66–69.

Близнюк Т.Н. Биоморфологический анализ флоры семенных растений Норского заповедника // Биоморфологические исследования в современной ботанике. Матер. междунар. конф. «Биоморфологические исследования в современной ботанике» (Владивосток, 18-21 сентября 2007 г.). Владивосток, 2007. С. 71 – 74.

Ван В.М., Ван Г.В., Заугольная И.Н. Флористические находки на хребте Мяо-Чан (Хабаровский край) // Бот. журн. 2006. Т. 91. № 12. С. 1923–1927.

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой В. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.-Л., 1966. 489 с.

Ворошилов В. Н. Определитель растений советского Дальнего Востока. М., 1982. 672 с.

Сосудистые растения советского Дальнего Востока / Отв. ред. С. С. Харкевич. Т. 1 – 8. Л.-СПб., 1985–1996.

Юрцев Б. А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методологические проблемы сравнительной флористики: Материалы II рабочего совещания по сравнительной флористике. Неринга. Л., 1983. С. 13–28.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ПОЛЫНЕЙ, ИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ И НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Безр А. С., Барыкина Р. П.

Москва, Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова

Род *Artemisia* характеризуется большим разнообразием биоморф: от однолетников до полукустарников и кустарников. Вопрос о взаимоотношениях и путях их эволюции привлекал внимание многих исследователей, но до сих пор остается дискуссионным. Существуют 2 противоположных мнения об исходной биоморфе рода. Согласно первому в роде первичны лесные мезофильные травянистые поликарпики, от которых эволюция шла к полудревесным формам в ходе аридизации климата (Крашенинников, 1946; Дорохина, 1969, 1978). Согласно второму исходной жизненной формой в роде следует считать стержнекорневые ксерофильные травянистые поликарпики или низкие полукустарнички (Ко-

робков, 1981), обитавшие на сухих горных склонах в континентальных условиях Ангарида. Различия в жизненных формах полыней используются для построения системы рода.

Нами были изучены особенности жизненных форм, закономерности их становления в онтогенезе, строение монокарпических побегов у 23 восточноевропейских видов. Онтогенез изучен у 7 видов. Исследования проведены на оригинальном материале, собранном нами в природе. Установлен широкий спектр жизненных форм у восточноевропейских представителей рода. Биоморфологический анализ позволил выделить 18 биоморф, относящихся, в соответствии с системой И. Г. Серебрякова (1962), к трем основным типам: стержнекорневые полукустарники и полукустарнички, поликарпические и монокарпические травы (длительно вегетирующие 2–3-летние и 1-летние, озимые и яровые).

Преобладают полукустарники и полукустарнички — у 11 представителей (*A. abrotanum* L., *A. absinthium* L., *A. hololeuca* M.B., *A. campestris* L., *A. marschalliana* Spreng., *A. tschernieviana* Bess., *A. arenaria* DC., *A. salsoloides* Willd., *A. santonica* L., *A. lerchiana* Web. ex Stechm., *A. pauciflora* Web.). К травянистым поликарпикам относятся 9 представителей (*A. vulgaris* L., *A. pontica* L., *A. latifolia* Ledeb., *A. armeniaca* Lam., *A. austriaca* Jacq., *A. sericea* Web., *A. dracunculus* L., *A. glauca* Pall., *A. taurica* Willd.). Наконец, к монокарпическим травам принадлежат 3 представителя (*A. annua* L., *A. sieversiana* Willd., *A. scoparia* Waldst. et Kit.).

Каждый из трех типов включает большое разнообразие биоморф, связанное с различиями в цикличности монокарпических побегов, направлении их роста, степени дифференциации побегов, положении почек возобновления относительно уровня почвы в пределах морфофункциональных зон побега, присутствии или отсутствии системы главного корня, каудекса, развитии удлинённых или укороченных корневищ, характере вегетативной подвижности, наличии или отсутствии корнеотпрыскости.

Основную структурную единицу тела большинства изученных полыней представляет монокарпический побег. У многих видов наблюдается выраженная в разной степени дифференциация побегов на специализированные вегетативные и генеративные. Предпосылкой для такого разделения является существование у некоторых представителей побегов, которые не завершают свой морфогенез. У *A. dracunculus* и *A. pontica* они появляются нерегулярно под влиянием неблагоприятных экологических условий. У других же видов (*A. austriaca*) формирование побегов с неполным циклом развития происходит ежегодно.

Вегетативные удлинённые побеги *A. sericea* обычно моноциклические, отмирающие поздней осенью. Почки возобновления располагаются на их базальных метамерах. У *A. latifolia* и *A. armeniaca* (секция *Abrotanum*) вегетативные побеги полициклические анизотропные, а генеративные побеги, развиваясь на растении нерегулярно, не участвуют в построении многолетней побеговой системы. У *A. lerchiana* и *A. pauciflora* (подрод *Seriphidium*), наоборот, формирование последней происходит исключительно за счет базальных метамеров генеративных побегов.

Заметные различия касаются положения почек возобновления в пределах морфофункциональных зон монокарпического побега. У большинства травянистых поликарпиков почки сосредоточены на базальных метамерах монокарпических побегов даже в случае наличия у них удлинённой плагитропной зоны (*A. vulgaris* и *A. verlotiorum*), у многих полудревесных полыней возобновление осуществляется за счет развития почек зоны торможения (*A. abrotanum*, *A. arenaria*), однако у *A. hololeuca* — из почек первого годичного прироста полициклических монокарпических побегов.

Для представителей подродов *Dracunculus* и *Seriphidium*, растущих в условиях несформированных растительных сообществ, установлена высокая лабильность жизненной формы. Это проявляется в разной высоте положения почек возобновления и длине ежегодно сохраняющейся живой части надземного побега.

При отмеченном разнообразии жизненных форм исследованных полыней установлено единообразие первых фаз онтогенеза: гипокотиллярное прорастание, наличие короткой семядольной трубки, формирование полурозеточного главного побега с супротивными первыми ювенильными листьями, ранний переход к базисимподиальному возобновлению, доминирование системы главного корня. Однако стабилизация основных признаков жизненной формы происходит у стержнекорневых полукустарничков в конце виргинильного периода (*A. absinthium*, *A. campestris*, *A. arenaria*, *A. santonica*), а у кистекорневых травянистых поликарпиков (*A. vulgaris*, *A. austriaca*, *A. dracunculus*) лишь при переходе в средневозрастное генеративное состояние.

У всех изученных полыней, в том числе и у травянистых монокарпиков, в нижней части генеративных, и на всем протяжении вегетативных побегов в первичной коре формируется перидерма. Различия между полудревесными и травянистыми жизненными формами заключаются только в глубине заложения феллогена и числе слоев пробки, а также наличии или отсутствии корки в основании побегов.

Полученные нами результаты сравнительного биоморфологического анализа позволяют предположить, что исходной жизненной формой в роде *Artemisia* были стержнекорневые длинопобеговые склероморфные полукустарнички типа *A. campestris* полуаридных местообитаний. В соматической эволюции жизненных форм полыней прослеживается как нисходящая, редуцирующая трансформация от исходных полукустарничков к травянистым поликарпикам, связанная с приобретением вегетативной подвижности, дифференциацией побегов, произрастанием в степных и лесостепных биоценозах, так и восходящая линия,

сопровождающаяся формированием полукустарников в условиях освоения слабозакрепленных легких почв, песчаных и каменистых субстратов. Подобная картина эволюционных взаимоотношений жизненных форм была установлена нами в роде *Raemonia* (Барыкина, 1979).

Работа поддержана РФФИ проект № 07-04-00977.

Литература

- Барыкина Р. П. Жизненные формы пеонов и возможные пути их структурной эволюции // Вестник Моск. ун-та. Сер. 16, биол. 1979. № 2. С. 14–26.
- Дорохина Л. Н. Жизненные формы и эволюционные отношения в подроде *Dracunculus* Bess. рода *Artemisia* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1969. Т. LXXIV(2). С. 77–89.
- Дорохина Л. Н. О жизненных формах полыней подрода *Dracunculus* (Bess.) Rydb. и переходе от трав к полукустарникам // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1978. Т. 83. Вып. 4. С. 97–108.
- Коробков А. А. Полыни Северо-Востока СССР. Л., 1981. 120 с.
- Крашенинников И. М. Опыт филогенетического анализа некоторых евразийских групп рода *Artemisia* L. в связи с особенностями палеогеографии Евразии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л. 1946. Вып. 2. С. 87–196.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 377 с.

ВТОРАЯ ЛИНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ В СЕМ. ВЕРЕСКОВЫЕ (*ERICACEAE*)

Бобров Ю. А.

Киров, Вятский государственный гуманитарный университет

Переход к гетеротрофному питанию в пределах сем. Вересковые (*Ericaceae*) вызвал существенные перестройки структуры побеговой системы особей. Все растения подсемейств Грушанковые (*Pyroloideae*) и Вертлянищиевые (*Monotropoideae*) можно объединить в две линии морфологических преобразований, имеющих в своей основе, по-видимому, единую предковую форму.

Особенности морфологических трансформаций в первой линии эволюции описаны нами ранее (Бобров, 2006); эта линия, очевидно, целиком находится в пределах подсем. Грушанковые, а конечное звено – нефотосинтезирующее корневищное многолетнее травянистое растение – окончательно несформировано, хотя у ряда видов подсемейства – особенно у грушанки зеленоватой (*Pyrola chlorantha* Sw.) и некоторых форм и разновидностей североамериканской *Pyrola picta* Sm. – прослеживаются его основные черты.

Вторая линия эволюции включает одноцветку одноцветковую (*Moneses uniflora* (L.) A. Gray) из подсем. Грушанковые и, по-видимому, все виды подсем. Вертлянищиевые. В данной работе в качестве модельного вида из вертлянищевых рассматривается подбельник обыкновенный (*Hypopitys monotropa* Crantz).

M. uniflora – это циркумбореальный преимущественно лесной вид, заходящий однако и в тундровые и высокогорные области; он наиболее характерен для темных хвойных фитоценозов, преимущественно еловых, но может встречаться и в иных, в том числе и травянистых.

H. monotropa – это также циркумбореальный и исключительно лесной вид, связанный в своём распространении с различными древесными породами, как хвойными (в первую очередь разными видами рода *Picea*), так и лиственными (особенно – видами рода *Quercus* и другими широколиственными растениями).

Материал для исследования собирался в течение 2001–2007 годов в различных районах Кировской и Нижегородской областей, а также на территории Республики Коми и Приморского Края. Дополнительно были изучены материалы гербариев БИН РАН (LE), БПИ ДВО РАН (VLA), Института биологии КомиНЦ УрО РАН (SYCO), Московского государственного университета (MW), Сыктывкарского государственного университета (SYKT), Марийского государственного университета (YOLA), а также гербарных коллекций секции природы Кировского областного краеведческого музея и кафедры ботаники Вятского государственного гуманитарного университета. Также были критически рассмотрены материалы региональных и национальных флор и определителей, а также специальные работы, посвящённые растениям данных подсемейств.

В работе использованы традиционные методы и методики биоморфологических исследований. Онтоморфогенез описан по разработанной нами ранее (Бобров, 2004) схеме, с выделением дополнительной фазы – фазы семени.

Онторморфогенез модельных видов

Фаза семени

Семена *M. uniflora* и *H. monotropa* мелкие, пылевидные. Зародыш в зрелом семени по Э. С. Терёхину (1977) у одноцветки находится на стадии глобулярного проэмбрио с хорошо выраженной полярной дифференциацией на крупноклеточную апикальную область и мелкоклеточную базальную. Дифференциация эм-

бриодермы не выражена, но можно различить базальную меристему и основную ткань. В целом он менее развит, чем зародыши в семенах остальных грушанковых. У подъяльника зародыш в зрелом семени находится на стадии раннего проэмбрио и представлен всего 2–5 недифференцированными клетками.

Фаза протосомного растения

При прорастании семян обоих модельных видов происходит униполярное развитие проростка за счёт базальной меристемы. По мнению большинства исследователей (см., например, обзор в монографии Э. С. Терёхина, 1977) апикальная область зародыша остаётся в семени и отмирает там, выполнив гаусториальную функцию. До контакта с симбионтным грибом проростки обоих видов проходят только одну стадию – конусовидную (по терминологии Э. С. Терёхина, 1977); после этого рост приостанавливается и продолжается после внедрения грибного симбионта. В дальнейшем проросток – протосома – развивается в почве, нарастает и ветвится как в горизонтальной, так и в вертикальной плоскости; каллюсообразных разрастаний его не происходит.

Фаза протосомно-побеговое растение

После определённого периода подземного развития, длящегося как минимум несколько лет, у обоих модельных видов на сформированной протосоме, по-видимому, эндогенно закладываются придаточные почки. В результате их реализации формируется протосомно-побеговое растение, подземная часть которого представлена хорошо развитой протосомной частью и небольшими участками побегов, а надземная – побеговой системой.

Остальные фазы онтоморфогенеза, выделенные нами для грушанковых у видов этой линии эволюции отсутствуют, и растение до полного отмирания существует в фазе протосомно-побегового растения.

*Строение целостной особи *M. uniflora**

Основу жизненной формы *M. uniflora* создают многолетняя протосомная часть и монокарпические полициклические почвенно-воздушные побеги. Вспомогательными структурными элементами являются побеги с неполным циклом развития: моноциклические почвенные и почвенно-воздушные побеги различной цикличности. В исключительных случаях (при отмирании апекса материнского побега) образуются дочерние монокарпические воздушные побеги.

Придаточная почка протосомной части трогается в рост или поздней осенью, или ранней весной; от времени начала её развития зависит строение всего монокарпического почвенно-воздушного побега.

Если почка начинает своё развитие осенью, то она формирует небольшой (до 1–1,5 см) клиноапогеотропный почвенный побег, останавливающийся в росте в подстилке до выхода его терминальной почки на поверхность. Следующей весной этот побег выходит на поверхность и формируется ортотропный вегетативный воздушный побег. На следующую весну формируется новый подобный побег (при чём листья предыдущего побега продолжают фотосинтезировать); так продолжается как минимум 2–3, а часто и много сезонов подряд (последнее особенно характерно на быстро растущих вверх субстратах). Обычно на третий или четвёртый год развития вместо вегетативного побега весной формируется вегетативно-генеративный побег, несущий в абсолютном большинстве случаев один цветок (очень редко – два). После цветения и плодоношения побег начинает отмирать с верхушки; отмирание обычно продолжается несколько или много лет (в этом случае можно видеть побеги с засохшей верхушкой побега и живыми фотосинтезирующими листьями ниже).

Если почка начинает развитие весной, то она сразу же откладывает вегетативный почвенно-воздушный побег, практически ортотропный с небольшой клиноапогеотропной частью в основании. Его дальнейшее развитие происходит по описанному выше типу.

Боковые побеги ни на подземной, ни на надземной частях материнского побега обычно не формируются. Образование дочерних побегов наблюдается только при травматическом отмирании апикальной меристемы материнского побега (при этом обычно формируются воздушные побеги и практически никогда – почвенно-воздушные).

У растения отсутствует корневая система, в том числе и придаточная, характерная для остальных видов подсем. Грушанковые. Роль субстрата для прикрепления симбионтного гриба на протяжении всей жизни растения выполняет протосомная часть.

Таким образом, у генеративной особи *Moneses uniflora* постоянно существует многолетняя протосомная часть и побеговая система, образованная почвенно-воздушными и воздушными побегами разной цикличности и степени развития. Её жизненная форма – фотосинтезирующее протосомно-побеговое многолетнее травянистое растение.

*Строение целостной особи *H. monotropa**

Основу жизненной формы *H. monotropa* создают многолетняя протосомная часть и монокарпические моноциклические почвенно-воздушные побеги. Вспомогательными структурными элементами являются моноциклические почвенные (всегда присутствующие в побеговой системе) и почвенно-воздушные побеги с неполным циклом развития.

Придаточная почка протосомной части трогаётся в рост в середине лета и откладывает ортотропный (иногда с очень небольшой клиноапогеотропной частью) моноциклический монокарпический побег. Очень часто во время движения к поверхности почвы его апикальная меристема повреждается и отмирает; в этом случае из пазушной почки формируется один дочерний побег (ортотропный моноциклический монокарпический). После выхода на поверхность почка откладывает несколько (иногда до 10–20) метамеров с чешуевидными листьями, а затем формируется многоцветковая кисть.

Отмирание побега при повреждении его апекса начинается с верхушки, в отличие от отмирания побега после цветения и плодоношения, которое начинается с основания побега у протосомной части.

После цветения боковые побеги не образуются; осенью растение представлено живой многолетней протосомной частью и отмирающими побегами, обычно уже отделёнными от протосомы.

Как и у *M. uniflora* корневая система у поддельника не образуется; субстратом для внедрения симбионтного гриба является протосомная часть.

Таким образом, можно сказать, что генеративная особь *H. monotropa* в течение зимнего, весеннего, части летнего (в начале лета) и части осеннего (в конце осени) периодов существует в фазе протосомы; на относительно короткий период – в конце лета и в начале осени – формируется побеговая система, образованная моноциклическими почвенными и почвенно-воздушными побегами разной степени развития. Его жизненная форма – нефотосинтезирующее протосомное многолетнее травянистое растение.

Анализируя онтоморфогенез и строение целостных особей модельных видов, становится очевидно как их несомненное сходство, так и некоторые различия.

Основными чертами сходства являются одинаковые стадии онтоморфогенеза, присутствие в генеративном периоде в строении целостного растения протосомной части, отсутствие корневой системы и отсутствие естественного ветвления монокарпических побегов.

В тоже время, между этими двумя растениями есть и существенные различия – монокарпические побеги *H. monotropa* моноциклические (у *M. uniflora* – полициклические), существенно «травянистые» по консистенции (побеги одноцветки более жёсткие), лишённые фотосинтезирующих листьев (у *M. uniflora* они обязательно присутствуют) и отмирающие после цветения от основания на протосомной части (у одноцветки – с верхушки от апекса), кроме того, очевидны различия во времени формирования побега (летом у *H. monotropa* и весной у *M. uniflora*).

Придерживаясь двух основных взглядов на эволюцию жизненных форм растений в этой части сем. Вересковые (в подсемействах Рододендроновые (*Rhododendronoideae*), Грушанковые и Вертляницевые) – первичность древесных форм перед травянистыми и постепенное усиление степени микопаразитизма, – можно предположить следующую эволюционную линию:

предковая биоморфа → биоморфа *M. uniflora* → биоморфа *H. monotropa*.

В этой линии эволюции происходило уменьшение цикличности монокарпического побега, переход от фотосинтезирующих побегов к нефотосинтезирующим, выполняющим только функцию плодоношения, и смещение времени формирования побега, по-видимому, на период наиболее активного фотосинтеза окружающих растений.

Предковая форма, вероятно, была небольшим кустарничком с ветвящимися полициклическими монокарпическими побегами, она характеризовалась полным онтоморфогенезом по типу грушанковых, в генеративном периоде протосомная часть отсутствовала, корневая система была придаточная, формирующаяся на базе метамеров корневищ, почвенных побегов и подземных частей почвенно-воздушных побегов.

Формирование биоморфы *M. uniflora* произошло вследствие обрыва онтоморфогенеза на стадии протосомно-побегового растения с закреплением присущих этой фазе особенностей развития побеговой системы.

Формирование биоморфы *H. monotropa* обусловлено ускорением развития монокарпических побегов и отклонением в развитии листьев.

Промежуточным этапом этой линии, по-видимому, может являться биоморфа *Monotropa uniflora* L. – нефотосинтезирующее протосомное многолетнее травянистое растение с одиночными цветками.

Конечное звено намеченной линии – это нефотосинтезирующие протосомные многолетние травянистые растения с очень многоцветковыми кистями типа *Pterospora andromeda*. Боковой ветвью – нефотосинтезирующие протосомные многолетние травянистые растения с малоцветковыми кистями или с одним цветком, при этом цветки клейстогамные или цветущие в подстилке типа *Monotropastrum odoratum*.

Литература

Бобров Ю. А. О ранних стадиях развития особей европейских видов семейства *Pyrolaceae* // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 8. С. 1342–1351.

Бобров Ю. А. Первая линия эволюции жизненных форм в семействе Грушанковые // Принципы и способы сохранения биоразнообразия: Сборник материалов II Всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола, 2006. С. 28–29.

Терёхин Э. С. Паразитные цветковые растения: Эволюция онтогенеза и образа жизни. Л., 1977. 220 с.

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОМОРФ НЕКОТОРЫХ СПЛАВИНООБРАЗУЮЩИХ ГИГРОГЕЛОФИТОВ

Вишницкая О. Н., Савиных Н. П.

Киров, Вятский государственный гуманитарный университет

Гигрогелофиты – растения уреза воды, характерные для низких уровней зоны затопления, встречаются на отмелях при глубине до 20(40) см и сплавинах (Папченков, 2001; Папченков и др., 2003).

К данной экологической группе принадлежат: *Comarum palustre* L. – сабельник болотный (сем. *Rosaceae* Juss.), *Calla palustris* L. – белокрыльник болотный (сем. *Araceae* Juss.) и *Menyanthes trifoliata* L. (сем. *Menyanthaceae* Dumort.) (Черепанов, 1995), которые выполняет одну из главных ролей в образовании сплавин (Арискина, 1946, 1950, 1956; Сукачев, 1973).

C. palustre – поликарпик; многолетний летне-зелёный вегетативно-подвижный неявиополицентрический стланик с эпигеогенными корневищами, удлинёнными анизотропными укореняющимися олигоциклическими монокарпическими побегами; хамефит.

Calla palustris – поликарпик; летне-зелёный травянистый вегетативно-подвижный явиополицентрический малолетник вегетативного происхождения с плагиотропными монокарпическими моно-, дициклическими верхнерозеточными побегами; гемикриптофит.

M. trifoliata – поликарпик; многолетнее летне-зелёный вегетативно-подвижное, неявиополицентрическое травянистое растение с удлинёнными укореняющимися плагиотропными олигоциклическими монокарпическими побегами; гемикриптофит.

Несмотря на различия, связанные с принадлежностью к различным семействам и жизненным формам для них свойственны акротонное ветвление и акросимподиальное нарастание осей.

Имеется ряд сходств и в строении терминальных вегетативно-генеративных почек:

- они морфологически открытые, но защищены влагалищами листьев, поэтому функционально закрыты;
- уже в текущем сезоне в составе этих почек есть почки возобновления следующего порядка – «почки в почке»;
- в июле почки *Calla palustris* и *M. trifoliata* они имеют особое строение: объединяют последние вегетативные метамеры побега n-го порядка и его финальную почку (со сформированным соцветием), а также почку возобновления побега замещения, ёмкостью 4-7 метамеров. Иногда побег замещения начинает развитие осенью. В этом случае его верхушка выходит из-под покровов почки, а соцветие смещается в сторону, по-прежнему оставаясь защищенным влагалищами ниже расположенных листьев.

В составе олигоциклического монокарпического побега *C. palustre* выделены следующие структурно-функциональные зоны: 1) вегетативная – вегетативный, нарастающий моноподиально в течение ряда лет базальный участок побега, соответствующий нижней зоне торможения (по терминологии И. В. Борисовой и Т. А. Поповой (1990); 2) зону, которая объединяет в себе зону возобновления и зону обогащения, так как включает побеги замещения и паракладии соцветия (если синфлоресценция не содержит паракладиев, то выделяется только зона возобновления); 3) главное соцветие.

Моноциклический монокарпический побег *Calla palustris* составляют: 1) нижняя зона торможения – участок побега с удлинёнными междоузлиями, листьями срединной формации и пазушными почками в их пазухах; 2) зона возобновления – розеточная часть побега, из 4–5 метамеров с диаметром, превышающим диаметр удлиненной части в 1,5–2 раза, в пазухах листьев срединной формации здесь закладываются почки возобновления; 3) средняя зона торможения – два вегетативных метамера, первый несет лист срединной формации, с почкой, которая никогда не реализующаяся в какие-либо пазушные структуры, второй – покрывало соцветия; 4) главное соцветие.

В пределах монокарпического побега *M. trifoliata* выделены: 1) нижняя зона торможения – с удлинёнными междоузлиями, единичными придаточными корнями и спящими почками, за счет которых осуществляется рассеянное ветвление; 2) зона возобновления – с более короткими междоузлиями, большим числом придаточных корней, из почек этой зоны возможно образование новых побегов ветвления; 3) главное соцветие.

Структурно-функциональные зоны монокарпических побегов *C. palustre*, *M. trifoliata* и *Calla palustris* выполняют сходные функции не только на органном, организменном, но и на фитоценоотическом уровнях, что связано с эколого-ценотической стратегией растений: нижняя зона торможения – распространение в пространстве, занятие территории; зона возобновления – образование центров воздействия на среду, закрепление в вертикальной плоскости с помощью корней. Образование боковых побегов также способствует освоению «занятого» пространства, «заполнению» его в горизонтальной плоскости. Все это позволяет растениям активно осваивать новые территории.

Модели побегообразования у изучаемых растений близки: у *C. palustre* и *M. trifoliata* – длиннопобеговая гемисимподиальная, вариант – плагиотропная. Её отличия от выделенной Т. И. Серебряковой (1977) симподиальной длиннопобеговой модели, во введении в систему дополнительного признака – ориентации осей в пространстве (который использовался Т. И. для характеристики других моделей) и более детальном указании способа нарастания побеговой системы. Модель побегообразования *Calla palustris* – полурозеточная симподиальная, вариант – плагиотропная.

По сравнению с *M. trifoliata* у *Calla palustris* уменьшается длительность жизни особей (от 6-7 и более до 1-2 лет); величина вегетативной зоны в составе монокарпического побега и соответственно продолжительность фазы вегетативного ассимилирующего побега: с 5 у вахты, до 2 лет у белокрыльника.

У *Calla palustris* произрастающего в Северной Америке отмечена возможность образования двух соцветий за один вегетационный сезон (Scribailo, Tomlinson, 1992); что является проявлением итеративного ветвления (Troll, 1964, цит. по: Жмылев и др., 2002), свойственного в основном гидрофитам (Лелекова, 2006). Все это свидетельствует об интенсификации малого жизненного цикла, уменьшении длительности онтогенеза (Жукова, 1983) у вегетативно возникших особей белокрыльника болотного.

Морфологическая дезинтеграция *M. trifoliata* – полная, нормальная, неспециализированная, у *C. palustre* неспециализированная нормальная; растения можно характеризовать как неявнополицентрические (а возможно и ацентрические). Дезинтеграция у *Calla palustris* ранняя полная неспециализированная и поскольку морфологическая целостность теряется на более ранних этапах развития, наблюдается большая автономность монокарпических побегов, чем у сабельника и вахты, их недолгая жизнь компенсируется способностью к формированию компактных центров воздействия на среду.

На основании вышеизложенного считаем возможным выделить структурно-морфологические особенности *C. palustre*, *M. trifoliata* и *Calla palustris*, способствующие образованию сплавины:

1) образование длинных осей, побеговых систем за счет гемисимподиального и симподиального нарастания; побеги замещения образуются в любом случае по акросимподиальному типу;

2) мощная корневая система из адвентивных корней выполняет функцию вертикального скрепления сплавины, удержания органических остатков (которые могут служить в качестве субстрата для прорастания семян растений незакрепленных грунтов);

3) регулярное ветвление за счет спящих почек у *C. palustre*, *M. trifoliata* способствует многократному заселению одной территории, закреплению на ней растения;

4) интенсивное разрастание и вегетативное размножение ведет к быстрому освоению территории.

Благодаря выше отмеченным особенностям *C. palustre* и *M. trifoliata* являются одними из пионерных видов при заселении водной поверхности, они формируют мощную побеговую систему, которая является основой сплавины, создает условия для освоения территории другими растениями характерными этих сообществ. *Calla palustris* с ранней морфологической дезинтеграцией и высокой автономностью монокарпических побегов, заполняет промежутки в основе сплавины и создает субстрат для произрастания.

Литература

- Арискина Н. П. К характеристике важнейших ценозообразователей сплавины // Учен. зап. Казанск. гос. ун-та им. В. И. Ульянова-Ленина. 1950. Т. 110. Кн. 4. С. 77–105.
- Арискина Н. П. Озёрные сплавины в окрестностях Казани // Учен. зап. Казанск. гос. ун-та им. В. И. Ульянова-Ленина. 1956. Т. 116. Кн. 14. С. 65–82.
- Арискина Н. П. Развитие сплавины в процессах заболачивания: Дис. ... канд. биол. наук. Казань, 1946.
- Борисова И. В., Попова Т. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1420–1429.
- Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпухина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. М., 2002. 240с.
- Жукова Л. А. Онтогенез и циклы воспроизведения растений // Журн. общ. биол. 1983. Т. XLIV. № 3. С. 361–374.
- Лелекова Е. В. Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Пермь, 2006. 19 с.
- Папченков В. Г. Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. Ярославль, 2001. 214 с.
- Папченков В. Г., Щербakov А. В., Лапиров А. Г. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины // Матер. школы по гидрботанике. Гидрботаника: материалы, методы. Рыбинск, 2003. С. 27–38.
- Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразований // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 2. С. 112–128.
- Сукачев В. Н. Избранные труды. Проблемы болотоведения, палеоботаники и палеогеографии. Л., 1973. Т. 3. 352с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
- Scribailo R. W., Tomlinson P. B. Shoot and floral development in *Calla palustris* (Araceae-Calloideae) // Int. J. Plant. Sci. 1992. Vol. 153. N. 1. P. 1–13.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd. I. 615 S.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ СКАЛ И КАМЕНИСТЫХ СКЛОНОВ СРЕДНЕГО И НИЖНЕГО АМУРА

Ермошкин А. В.

Хабаровск, Институт водных и экологических проблем ДВО РАН

Скалы и каменистые склоны любой местности вызывают повышенный интерес специалистов-ботаников различных направлений: флористов, геоботаников, экологов, так как растительный покров, развивается здесь в резко отличающихся от окружающего ландшафта, часто экстремальных условиях. Скалы и каменистые склоны Среднего и Нижнего Амура не занимают значительных площадей и часто удалены друг от друга на большие расстояния, что позволяет отнести их растительные сообщества к категории редких. Это подтверждается и высоким представительством петрофитов в Красных книгах ЕАО и Хабаровского края. Для успешного решения задач охраны редких видов и сообществ необходимо всестороннее учение экологических особенностей экотопов их вмещающих. Ценнейший материал для познания экологической характеристики местообитания дает анализ состава и соотношение жизненных форм (ЖФ), которое, по мнению Б. А. Юрцева, «тонко отражают градации эдафических и климатических условий, в которых существует данное сообщество, а также определяют вертикальную и горизонтальную структуру сообществ, их сезонную и многолетнюю динамику, интенсивность биологического круговорота» (Юрцев, 1976).

Вслед за И. Г. Серебряковым (1962) мы понимаем под ЖФ «тот общий облик (габитус) определенной группы растений, который возникает в их онтогенезе в результате развития и роста в определенных условиях среды, как исторически обусловленное выражение приспособленности этой группы растений к этим условиям» (с. 69). Для определения и выделения конкретных ЖФ, использованы материалы монографии А. Б. Безделева и Т. А. Безделовой «Жизненные формы сосудистых растений Российского Дальнего Востока» (2006). При этом, подробно проработанные авторами определения конкретных ЖФ, были генерализованы с целью оптимизации решения конкретной задачи: оценка селективной роли факторов среды на биоморфологическую структуру растительного покрова скал и каменистых склонов Среднего и Нижнего Амура.

Общий список высших сосудистых растений встречающихся на скалах и каменистых склонах Среднего и Нижнего Амура включает более 500 видов высших сосудистых растений, из них 458 – семенные. Более чем на 2/3 этот список состоит из лесных и луговых растений, которые занимают приемлемые для них микроэкотопы. Многие из них участвуют в создании растительных сообществ на скалах и каменистых склонах, в которых выступают в качестве доминант и даже эдификаторов. Поэтому для получения полного представления об экологии экотопа скал и каменистых склонов мы не стали исключать эти виды из анализа, хотя по своей природе они не являются скальными. На основании «верности» вида для данного местообитания, его общей эколого-ценотической характеристики и характере его участия в скально-осыпных фитоценозах, общий список был подразделен на три группы.

В группу 1 – «собственно скальные», вошли 163 вида – типичные представители скал и каменистых склонов: *Parietaria debilis*, *Papaver amurense*, *Orostachys spinosa*, *Saxifraga bronchialis* и др., или виды других экотопов, которые в условиях изучаемого района, встречающихся преимущественно на скалах, осыпях и каменистых склонах, например лесостепные виды: *Filifolium sibiricum*, *Platycodon grandiflorus*, *Leontopodium conglobatum* и др.

В группу 2 – «факультативные», включено 195 видов. Эту группу составляют преимущественно лесные, луговые и опушечные виды, часто встречающиеся на скалах и каменистых склонах, и активно участвующие здесь в построении скально-осыпных фитоценозов, в том числе в качестве доминант или даже эдификаторов: *Carex longirostrata*, *Hemerocallis middendorfii*, *Dictamnus dasycarpus*, *Adenophora verticillata* и др.

В группу 3 отнесено 100 видов – это так называемые «случайные», спорадически встречающиеся на скалах и каменистых склонах виды, избегающие участия в сомкнутых растительных сообществах: *Corispermum elongatum* и др., а также адвентивные виды: *Ulmus pumila*, *Achillea asiatica*, *Bromopsis inermis* и пр.

Спектр основных биоморф скал и каменистых склонов Среднего и Нижнего Амура и его распределение по выделенным группам представлен в таблице 1.

На скалах и каменистых склонах Среднего и Нижнего Амура нами зарегистрировано более 29 видов деревьев, что составляет более 6% спектра общего списка. Это не удивительно, так как территория Среднего и Нижнего Амура целиком входит в лесную зону. Деревьев, специализирующихся на произрастании в условиях скал и каменистых склонов нет, но некоторые виды встречаются в данном местообитании с частотой, позволившей нам отнести их в факультативную группу: *Quercus mongolica*, *Betula platyphilla* и др., в которой они представлены 16 видами или почти 8%. Среди «случайных» видов количество деревьев увеличивается до 13%.

Таблица 1

Основные биоморфы скал и каменистых склонов Среднего и Нижнего Амура

Биоморфа	1		2		3		общий	
	Кол-во	%	Кол-во	%	Кол-во	%	Кол-во	%
Дерево	0	0	16	8,16	13	13,00	29	6,38
Дерево-кустарник	0	0	6	3,06	2	2,00	8	1,76
Кустарник	10	6,13	22	11,22	7	7,00	39	8,58
Деревянистая лиана	1	0,61	0	0	4	4,00	5	1,10
Полукустарник	2	1,22	1	0,51	0	0	3	0,66
Кустарничек	0	0	1	0,51	0	0	1	0,22
Полукустарничек	11	6,71	1	0,51	1	1,00	13	2,86
Однолетник	1	0,61	1	0,51	2	2,0	4	0,88
Одно-двулетник	8	4,88	21	10,71	15	15,00	44	9,68
Травянистый многолетник	130	79,30	126	64,26	56	56,00	312	68,64
Итого:	163	100	195	100	100	100	458	100

Следует отметить, что неблагоприятные условия скал и каменистых склонов вызывают изменение ЖФ некоторых видов. Так, деревья иногда приобретают на скалах и осыпях компактные, многоствольные формы с низко посаженной кроной. Таких представителей мы выделили в промежуточную биоморфу – дерево-кустарник.

Третье место в спектре общего списка занимают кустарники – 8,58%, хотя в группе 1 – собственно скальных видов, кустарники имеют почти равные позиции с полукустарничками (6,13% и 6,71% соответственно), относящимся в основном к роду *Thymus* L., типичному для каменистых местообитаний. Зато в группах 2 и 3 полукустарничков всего по 1 виду.

Кроме упомянутых выше биоморф арборифлора скал и каменистых склонов Среднего и Нижнего Амура включает также незначительное количество полукустарников и кустарничков (3 и 1 вид соответственно), а также 5 видов деревянистых лиан, среди которых *Ampelopsis brevipedunculata* – занесенный в Красную книгу ЕАО и Хабаровского края, и отнесенный нами к «скальным» видам.

Второе место в изучаемой флоре принадлежит одно-двулетникам – 9,68%, что характеризует экотопы скал и каменистых склонов, как открытые, нарушенные местообитания. Это подтверждается некоторым увеличением доли одно-двулетников и однолетников в группе «случайных» видов, среди которых преобладают апофиты.

Преобладающей биоморфой скал и каменистых склонов Нижнего и Среднего Амура, являются травянистые многолетники – 312 видов (68,64% от общего списка). Доля травянистых многолетников увеличивается в групповых списках прямо пропорционально степени верности, достигая в группе «собственно скальных» видов 79,30%.

Внутренняя дифференциация группы травянистых многолетников по отдельным биолого-морфологическим признакам (по типу корневой системы (таблица 2) и структуре надземного побега (таблица 3)), позволяет получить более интересные результаты.

Таблица 2

Структура подземных органов травянистых растений на скалах и каменистых склонах Среднего и Нижнего Амура

Структура подземных органов	1		2		3		общий	
	Кол-во	%	Кол-во	%	Кол-во	%	Кол-во	%
Стержнекорневая	60	43,20	48	32,16	26	35,36	134	37,52
Короткокорневищно-стержнекорневая	3	2,16	2	1,34	0	0	5	1,4
Короткокорневищная	17	12,24	17	11,39	6	8,16	40	11,20
Короткокорневищно-кистекокорневая	36	25,92	29	19,43	12	16,32	77	21,56
Тонкодлиннокорневищная	3	2,16	31	20,77	21	28,56	55	15,40
Тонкодлиннокорневищно-кистекокорневая	2	1,44	5	3,35	1	1,36	8	2,24
Толстодлиннокорневищная	5	3,60	4	2,68	0	0	9	2,52
Короткокорневищно-луковичная	6	4,32	2	1,34	0	0	8	2,24
Луковичная	2	1,44	5	3,35	0	0	7	1,96
Клубневая	2	1,44	3	2,01	2	2,72	7	1,96
Кистекокорневая	0	0	2	1,34	5	6,80	7	1,96
Редуцированная	3	2,16	0	0	1	1,36	4	1,12
Итого:	139	100	148	100	74	100	361	100

Эдафические условия скал и каменистых склонов более благоприятны для растений обладающих стержнекорневой системой (37,52% в общем списке и по 35,36% и 32,16% в списках 2 и 3, и немногим менее половины (43,20%) в «скальной» группе). Кроме того, следует обратить особое внимание на наличие и

широкое распространение у стержнекорневых многолетников многоглавого каудекса, который имеется у 1/3 видов «скальных» видов и почти не встречается в списке 1 и 2.

Вторые позиции в общем списке занимают сосудистые растения, имеющие короткокорневищную и короткокорневищно-кистекоорневую структуру подземных органов (33,76%). В списках 2 и 3 они уступают свою позицию тонкокорневищным видам, которые в списке 1 представлены всего 3 видами (2,16%). Это объясняется кластичностью эдафической среды – осыпей, которые заселяются, в том числе «сопутствующими» и «случайными» видами, среди которых доля тонкокорневищных 20,77% и 28,56% соответственно.

Интерес представляют и растения с луковичной и клубневой структурой подземных органов. И хотя часть из них представляют в растительном покрове скал и каменистых склонов синузию весенне-летних эфемероидов, среди которых есть даже особый скальный эндем – *Corydalis gorinensis* Van., в целом это характеризует скалы и каменистые склоны как засушливый экотоп.

Таблица 3

Структура надземного побега травянистых растений на скалах и каменистых склонах Среднего и Нижнего Амура

Структура надземного побега	1		2		3		общий	
	Кол-во	%	Кол-во	%	Кол-во	%	Кол-во	%
Розеточный побег	34	24,48	33	22,11	7	9,45	74	20,72
Полурозеточный побег	40	28,80	46	30,82	21	28,35	107	29,96
Удлиненный побег	65	46,80	69	46,23	46	62,10	180	50,40
Итого:	139	100	148	100	74	100	361	100

Анализ надземных побеговых структур показывает преобладание удлиненного побега, хотя розеточные и полурозеточные структуры надземного побега также хорошо представлены в изучаемом экотопе. Разница в контрастности распределения типов побегов по выделенным спискам, позволяет сделать вывод о направлении селективного вектора экологических условий скал и каменистых склонов в сторону розеточных и полурозеточных форм. Так, если в списке 1 и 2 розеточные и безрозеточные формы имеют соотношение близкое к 1:1, то в списке 3 безрозеточные формы составляют только 1/3 часть.

Таким образом, разнообразие ЖФ скал и каменистых склонов Среднего и Нижнего Амура подтверждает разнообразие экологических условий внутри данного экотопа. Распределение ЖФ в пределах скал и каменистых склонов определяется сочетанием эдафических и микроклиматических условий. Общие экологические условия скал и каменистых склонов определяют селективный эффект по отношению к ЖФ произрастающим на них семенным растениям.

Литература

- Бездедев А. Б., Безделева Т. А. Жизненные формы семенных растений российского Дальнего Востока. Владивосток, 2006. 296 с.
 Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. Т III. 1964. С. 146–205.
 Юрцев Б. А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976. С. 9–44.

**ПОЧКИ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ВИНОГРАДА ДЕВИЧЬЕГО
ПЯТИЛИСТОЧКОВОГО (*PARTENOCISSUS QUINQUEFOLIA* (L.) PLANCH.)**

Жданова С. О., Савиных Н.П.

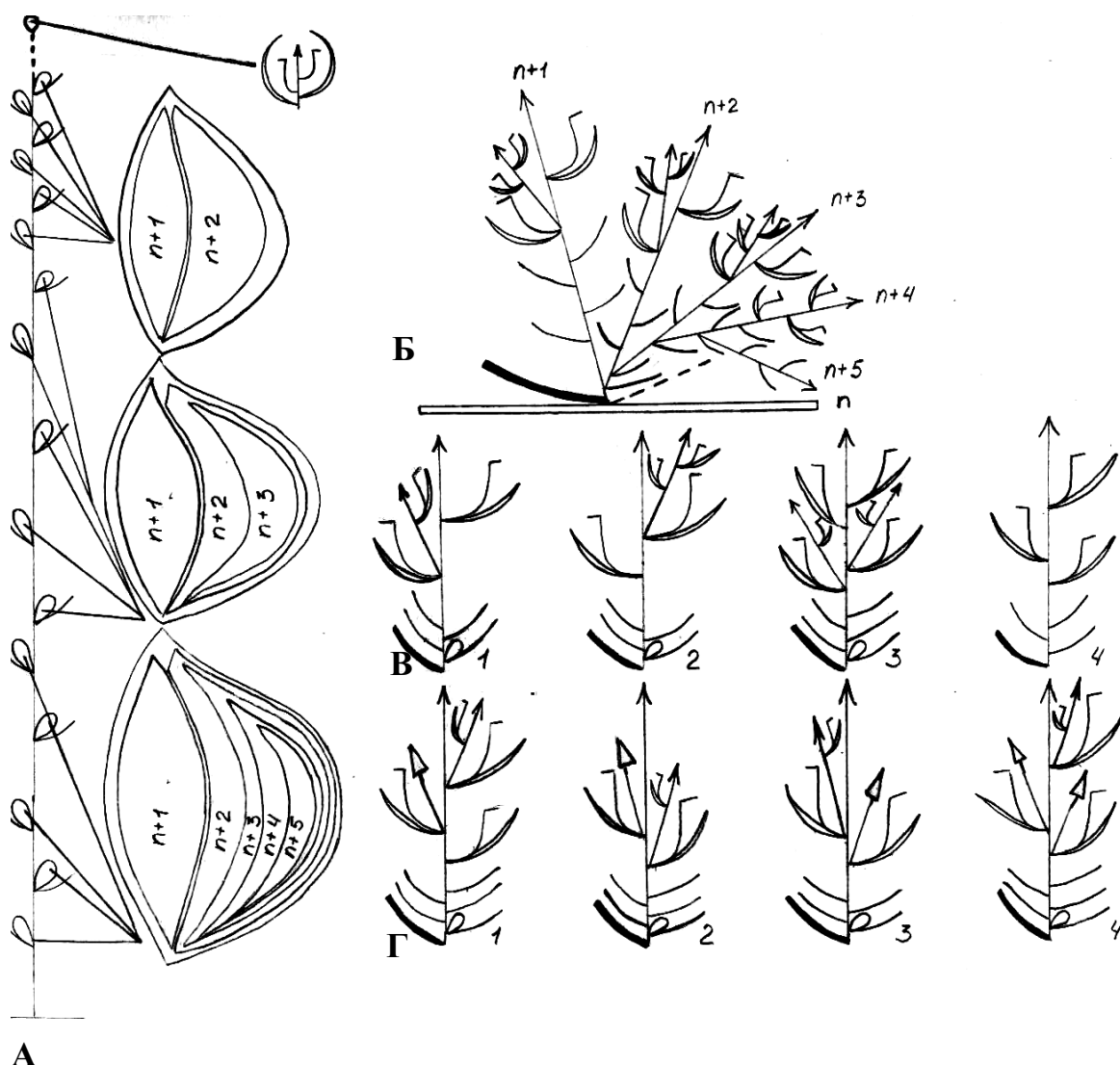
Киров, Вятский государственный гуманитарный университет

Девичий виноград пятилисточковый – *Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch., кустарниковая лиана высотой до 15-20 м (сем. *Vitaceae*). Возникший в Северной Америке, этот вид в настоящее время представлен еще и во флорах Восточной Азии, на территории Гималаев и Российского Дальнего Востока. В Евразии он встречается обычно по скалам и морским берегам, во влажных лесах (Головач, 1973). В Кировской области *P. quinquefolia* интродуцирован в ботаническом саду ВятГГУ, используется для озеленения.

Изучение начальных этапов развития органов, особенно онтогенеза побегов, представляет большой интерес для выявления общих закономерностей роста и морфогенеза растений. Именно к таким исследованиям относится познание строения почек как зачаточных побегов.

Почки возобновления *P. quinquefolia* изучали в первой декаде каждого месяца с сентября по декабрь 2007 года. Изучено около 100 их, взятых из разных частей растения. Почки рассматривали под биноклем, подсчитывали чис-

ло наружных почечных чешуй, катафиллов, зачаточных листьев, учитывали наличие и степень развития генеративной сферы. Положение почек на побеге и место последних в целой побеговой системе указывали на схемах.



Схемы строения почек возобновления *Partenocissus quinquefolia* (L.) Planch. Все междоузлия на схемах Б, В, Г расставлены.

А – расположение почек разных типов на удлинённом однолетнем вегетативном побеге с указанием порядков ветвления. — лист срединной формации; — пазушная почка.

Б – схема строения пазушной почки *Partenocissus quinquefolia* (L.) Planch. с указанием порядков ветвления.

В – виды вегетативных почек.

Г – виды вегетативно-генеративных почек.

— почечная чешуя; — пазушная почка; — катафилл; — зачаточный лист срединной формации;

— прилистник; ↑ — конус нарастания; ↑ — соцветие.

В побеговой системе *P. quinquefolia* есть почки пазушные и верхушечные. Верхушечные почки присутствуют только у удлинённых вегетативных побегов в период вегетации. Они открытые, содержат 2 опадающих при разворачивании почки прилистника, 1–2 зачаточных листа срединной формации, конус нарастания. Эти побеги продолжают свой рост до поздней осени, но обмерзают зимой до 65 см от верхушки (на уровне 2-х – 12-ти метамеров). К концу вегетационного периода все пазушные почки оставшегося в системе побегов годового прироста закрытые.

В разных частях его, содержащего до 17 междоузлий, располагаются разные по структуре и составу зачатков будущего побега пазушные почки (рис., А). Они 2–5 мм длиной, конические; почкосложение – объёмлющее, листосложение – полуобъёмлющее. Для них характерно внутривершинное ветвление – формирование боковой почки на побеге в период его внутривершинного роста. Такое образование по терминологии О.Б. Михалевской (2002) называют «почка в почке». Они содержат одну коричневую почечную чешую без опушения, 5 катафиллов, 2 зачаточных листа срединной формации с прилистниками, выполняющими функцию дополнительной защиты меристем. Катафиллы и зачаточные листья с прилистниками светло-зеленого цвета, без опушения. В пазухе первого катафилла и первого зачаточного листа закладываются почки n+2-го порядка. Обозначим их как «верхняя» и «нижняя». Верхняя почка ёмкостью 2 метамера, нижняя содержит 4 катафилла, 2 зачаточных листа срединной формации с прилистниками. В пазухе первого катафилла и первого зачаточного листа закладываются также 2 почки n+3-го порядка. Нижняя содержит 3 катафилла, 2 зачаточных листа срединной формации с прилистниками. В пазухе первого катафилла и первого зачаточного листа снова закладываются 2 почки n+4-го порядка. Нижняя содержит 2 катафилла, в пазухе первого катафилла есть почка n+5-го порядка и 3 зачаточных листа срединной формации с прилистниками. Верхние почки n+3-го и n+4-го порядков, имеют то же строение, что и таковые n+2-го порядка.

Почка n+5-го порядка содержит только 3–4 катафилла. Поэтому пазушные почки *P. quinquefolia* представлены целой системой побегов до 5-ти порядков ветвления (рис., Б).

Такие пазушные почки расположены в базальной части годового прироста.

Чем выше по оси резиды располагаются пазушные почки, тем меньше степень внутривершинного ветвления в них: во второй трети – до 4-го, в верхней трети – до 2-го порядка (рис., А).

По структуре и составу зачатков будущего побега почки *P. quinquefolia* бывают вегетативно-генеративными и вегетативными.

Вегетативно-генеративными могут быть только почки n+1-го порядка сложных почечных комплексов, расположены в базальной части и второй трети годового прироста. Они 4–5 мм длиной содержат 6–8 метамеров; из них с зачатками листьев срединной формации – 2–3. Эти почки различны также по структурам, расположенным в пазухах зачаточных листьев (рис., Г):

- 1) в пазухе первого – соцветие, в пазухе второго – почка;
- 2) в пазухе первого – почка, в пазухе второго – соцветие;
- 3) в пазухе второго – соцветие, в пазухе третьего – почка;
- 4) в пазухах первого и второго зачаточного листа закладываются соцветия, а в пазухе третьего – почка.

Вегетативными могут быть почки как n+1-го так и более высоких порядков ветвления. Они обнаружены по всей длине годового прироста, 3–5 мм длиной, содержат 6–9 метамеров, из них с зачатками листьев срединной формации 2–4. Эти почки также различаются по степени ветвления, по числу зачатков, по наличию пазушных почек (рис., В):

- 1) в пазухе первого зачаточного листа закладывается почка ёмкостью 1 метамер;
- 2) в пазухе второго зачаточного листа закладывается почка ёмкостью 2 метамера;
- 3) в пазухах первого и второго зачаточных листьев закладываются почки ёмкостью 1 метамер;
- 4) почка содержит 3 метамера с зачаточными листьями.

Почки n+2-го порядка могут не развиваться и отмирать, поэтому в пазухе листа остаётся только одна почка n+1-го порядка. Единично это наблюдается в разных частях годового прироста, но особенно выражено в верхней его трети.

В побеговой системе *P. quinquefolia* есть почки регулярного возобновления и спящие. Спящих почек больше в основании годового прироста. По всей вероятности, это отдельные из дочерних почек. Они могут терять общий покров и выглядеть как 2 почки в серии. В основном эти почки вегетативные, но могут быть и вегетативно-генеративными.

Литература

- Головач А. Г. Лианы, их биология и использование. Л., 1973.
Жмылев П. Ю. Биоморфология растений. Иллюстрированный словарь. М., 2005.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ *TRIFOLIUM LUPINASTER* L. НА ТЕРРИТОРИИ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ

Калинкина В. А.

Владивосток, Ботанический сад – институт ДВО РАН

Trifolium lupinaster относится к семейству Бобовые (*Fabaceae* Lindl s. l.), роду *Trifolium* L. (Бобров, 1947; Павлова, 1989). Как и многие представители этого рода, клевер люпиновидный обладает высокими кормовыми и медоносными свойствами, но сведений о его использовании в сельском хозяйстве нет. Это, вероятно, является следствием слабого изучения биологических особенностей данного вида. Данные по биологическим и биоморфологическим особенностям разных видов клеверов, в том числе и клевера люпиновидного, приведены Т. М. Покровской (2007). Ее работа по *T. lupinaster* затрагивает евроазиатскую часть его ареала и является достаточно общей (2007). Материала, посвященного особенностям жизненных форм *T. lupinaster*, произрастающего в конкретных, локальных условиях Приморского края нет.

Цель нашей работы – изучить жизненные формы *T. lupinaster* на территории южного Приморья.

Гербарный материал по теме исследования был собран на склоне сопки в окрестностях села Лазо, расположенного на юге Приморского края. Сбор материала проводился в период с середины июня до начала августа 2007 года. Исследования и описание жизненных форм *T. lupinaster* проводилось по методике И. Г. Серебрякова (1962, 1964), Т. И. Серебряковой (1972) и их учеников, описание побега – по W. Troll (1964).

Структурно-функциональной единицей развития системы побегов травянистых растений, в том числе и *T. lupinaster* является монокарпический побег, заканчивающийся верхушечным соцветием (рис.).

По W. Troll (1964) цветonoсные зоны побеговых систем, ежегодно развивающиеся из почек возобновления и обычно целиком отмирающие и опадающие после плодоношения, являются структурным единством и называются объединенным соцветием, или синфлоресценцией (*synfloreszenz*).

При таком подходе на побеге выделяется несколько зон – зона возобновления, торможения и обогащения.

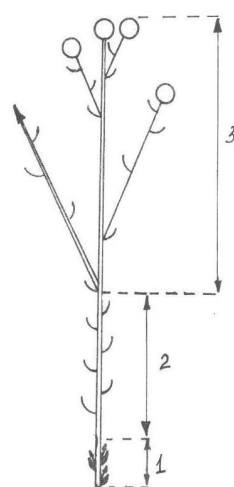


Схема побега *T. lupinaster* (по W. Troll, 1964).



К зоне возобновления (рис., 1) относится базальная часть побега *T. lupinaster*, где расположены 2–3 укороченных междоузлия с чешуевидными листьями. В пазухах чешуевидных листьев формируются от 1 до 4 (6) одиночных или коллатеральных почек открытого типа, обеспечивающие отрастание надземных органов растения. В основании почек возобновления расположены тонкие придаточные корни до 7 см длиной. Со временем зона возобновления входит в состав многолетней части растения – каудекса.

Выше зоны возобновления находится зона торможения (рис., 2), это не разветвленный участок побега, где пазушные почки недоразвиты или вовсе не закладываются. Эта зона у *T. lupinaster* составляет 7–12 междоузлий.

Выше на побеге расположены пазушные почки, которые, трогаясь в рост, образуют боковые побеги и формируют зону обогащения (рис., 3). На побеге развивается 2–3 (5) вегетативных и генеративных боковых побегов, от 2 до 9 см длиной.

Длина главного побега от 21,5 до 52 см. На побеге развивается 10–15 ассимилирующих листьев. Нижние 1–3 листа *T. lupinaster* тройчатосложные, остальные пальчатосложные. Листья черешковые, черешок 1–1,6 (2) см длиной, окруженный двумя прилистниками 1,5–2,1 (2,5) см длиной. Длина долей листа от 0,7 до 4,5 см, ширина – от 0,18 до 1,4 см. Ширина пальчатосложного листа от 4,2 до 7 см.

На особи в среднем образуется 1–4 (6) вегетативных и генеративных побега. Генеративный побег заканчивается головчатым красно-фиолетовым соцветием. Длина соцветия 0,9–1,8 см, диаметр – 0,7–3,5 см, длина оси соцветия от 1,9 до 5 (7) см. Кроме верхушечных соцветий развиваются пазушные. На одном генеративном побеге образуется 1–3 соцветия.

К концу вегетации годичный побег отмирает. Отмирание распространяется на всю область удлинённых междоузлий монокарпических побегов, сохраняется лишь зона возобновления. Сосредоточенность меристематических тканей в этой зоне оказывается барьером на пути некроза тканей и препятствует его распространению в базипетальном направлении в область корневой системы (Серебряков, 1964). С возрастом многолетняя часть растения – каудекс – увеличивается, пополняясь за счёт побегов все более высоких порядков. Длина главы каудекса 0,5–5 (7) см, диаметр – 0,5–2,5 (4) мм.

В результате контрактильной деятельности главного корня происходит:

- 1) сжатие гипокотили и образования продольных борозд;
- 2) перекручивание главного корня вокруг продольной оси по часовой стрелке и образование по всей его длине поперечных борозд.

Эти процессы приводят к укорачиванию гипокотили и втягиванию каудекса с почками возобновления в почву.

В результате проведенных исследований было обнаружено, что *T. lupinaster* на территории южного Приморья формирует восемь жизненных форм (частота встречаемости данных жизненных форм одинакова):

- 1) стержнекорневую (СТК),
- 2) стержнекорневую с 1–2 утолщенными придаточными корнями (СТКУ),
- 3) стержнекистекорневую (СТКК),
- 4) кистекорневую (КК),
- 5) стержнекорневую – длиннокорневищную (СТКДК),
- 6) стержнекистекорневую – длиннокорневищную (СТККДК),
- 7) кистекорневую – длиннокорневищную (ККДК),
- 8) длиннокорневищную с утолщенными придаточными корнями (ДК).

Данные жизненные формы отличаются структурой подземных органов (табл.), надземная часть (моноклический монокарпический побег) у всех описываемых жизненных форм одинакова.

Характерной особенностью подземной сферы всех указанных жизненных форм является их расположение в верхнем горизонте почвы и практически плагитропный рост по склону сопки.

Боковые и придаточные корни (за исключением придаточных корней отходящих от основания почек возобновления, расположенных в основании побега и коротких боковых и придаточных корней) через 2 – 3 (5) мм от основания расширяются на 1–3 мм, а далее через 3–7 мм – сужаются. В результате корни в верхней части становятся клубневидно утолщенными.

Параметры подземных органов разных жизненных форм *T. lupinaster* на территории южного Приморья

ЖФ Парам. сравн.		СТК	СТКУ	СТКК	КК	СТК ДК	СТККДК	КК ДК	ДК
Главный корень	наличие	+	+	+	–	+	+	–	–
	длина, см	14–15,7	20–95,6	6–13	–	20–24,5	5–16,5	–	–
	ширина основания, мм	4–5	3,5–6	2,2–4 (5–8)	–	6–8	4–6	–	–
Боковые корни	наличие	+	+	+	–	+	+	+	–
	длина, см	15–20,5	5–8	1–11 (25)	–	49–44,5	5–20 (39,5)	–	–
	ширина основания, мм	1–2	1–2	1–2 (3,5)	–	2–5	2–4	–	–
Придаточ- ные корни	количество	2–4	1–2 (4)	4–6	4–16	7–8	6–13	5	+
	расположение	в основании почек возобнов- ления	в основании: 1) почек возобновления; 2) глав каудекса; 3) гипокотилия			в основании: 1) почек возобновления; 2) глав каудекса; 3) гипокотилия; 4) почек на корневище			в осн. почек: 1) на побеге; 2) на корневище
	длина, см	3–5 (7,5)	3,4– 17,8	0,4–29,5	2–7,1	0,5–49,8	0,5–51	1–24,7	5–24
	ширина основания, мм	ните- видные	0,5–1 (2)	0,5–5	1–3 (4–5)	1–3 (4–6)	1–3 (4–5)	2–3 (3,5 –5)	0,5–1–2 (3–4)
Корневище	наличие	–	–	–	–	+	+	+	+
	длина, см	–	–	–	–	2–2,8	3–7,8	4,5– 13,7	10–14
	ширина, мм	–	–	–	–	2	2	2	2–8

Морфологическое изучение жизненных форм *T. lupinaster* показало, что структура подземных органов довольно пластична, в силу чего, особи одного и того же вида произрастающие на территории южного Приморья формирует восемь жизненных форм отличающихся по структуре подземных органов, строение моноциклического монокарпического побега у всех описываемых жизненных форм одинаково. Морфологические исследования данных жизненных форм создают предпосылки для изучения их онтоморфогенеза.

Литература

- Бобров Е. Г. Виды клеверов СССР // Тр. БИН АН СССР. Сер. 1. 1947. Вып. 6. С. 165–331.
 Павлова Н. С. Сем. Бобовые – *Fabaceae* Lindl s. l. // Сосудистые растения советского Дальнего Востока. 1989. Т. 4. С. 191–339.
 Покровская Т. М. Жизненная форма люпиновидного клевера – *Trifolium lupinaster* L. s. l. по ареалу и ее внутривидовые варианты // Биоморфологические исследования в современной ботанике. Матер. междунар. конф. «Биоморфологические исследования в современной ботанике». (Владивосток, 18–21 сентября 2007г.). Владивосток, 2007. С. 362–363.
 Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
 Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 146–205.
 Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах растений на современном этапе // ВИНТИ. 1972. Т. 1. С. 84–169.
 Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1964. Bd. I. 615 S.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ СКАЛЬНОЙ ФЛОРЫ ЮГА ПРИМОРСКОГО КРАЯ

Колдаева М. Н.

Владивосток, Ботанический сад-институт ДВО РАН

Скальные обнажения как специфические локальные экотопы встречаются везде, где есть возвышенности и пересеченный рельеф, в пределах всех растительных зон. Как местообитания растений скалы характеризуются крайне ограниченным корнеобитаемым пространством, пониженной влагообеспеченностью (за исключением участков с выходами трещинных вод) и трофностью субстрата.

Условия обитания на скалах отражаются в морфологических адаптациях растений, а также оказывают определенное влияние на видовой состав скальной флоры, являясь для многих видов своеобразным экологическим «ситом», отсеивающим из окружающей растительности организмы и формы, способные существовать в этих условиях. Поэтому жизненные формы скальной флоры юга Приморского края отражают как макроклиматические условия региона, так и условия обитания в определенной экологической среде.

Таксономия видов приведена в соответствии с изданиями «Сосудистые растения...» (1985-1996), «Флора российского ...» (2006).

Проведенный нами анализ жизненных форм показал, что участие древесных растений в сложении скальной флоры юга Приморского края выражено слабо (см. таблицу), что вполне естественно для местообитаний с перечисленными выше условиями произрастания. Древесную жизненную форму имеют 20 видов (или 8,77%) из 12 родов, 8 семейств. Деревья (*Pinus densiflora* Siebold et Zucc. и *Juniperus rigida* Siebold et Zucc. Siebold et Zucc.) – невысокие, обычно одноствольные, вечнозеленые растения. Кустарники (виды родов *Cotoneaster* Medik., *Dasiphora* Raf., *Rosa* L., *Spiraea* L., *Caragana* Fabr. и др.) в большинстве своем также невысокие, многоствольные, преимущественно листопадные. Деревянистые лианы представлены 1 видом (*Parthenocissus tricuspidata* (Siebold et Zucc.) Planch). К полудревесной форме относятся 12 видов, из них 9 – полукустарнички (виды рода *Thymus* L., *Erigeron oharae* (Nakai) Botsch., *Ajania pallasiana* (Fisch. ex Bess.) Poljak. и др.). Большинство скальных растений юга Приморского края имеют травянистую жизненную форму (196 видов или 85,96%) и относятся к 106 родам, 43 семействам. Они относятся главным образом к многолетникам.

Характерной особенностью изучаемой флоры является значительное участие видов с коротким жизненным циклом, преимущественно монокарпиков. Большинство из них принадлежат одно-двулетней жизненной форме (28 видов). Малолетники малочисленны (7 видов – представители рода *Orostachys* Fisch., *Neoussuria olgae* (Maxim.) Tzvel., *Kitagawia litoralis* (Worosch. et Gorovoi) M. Pimen. и др.), являются монокарпиками или олигокарпиками. Среди одно-двулетних травянистых растений есть виды, стабильно сохраняющие двухлетний или однолетний цикл роста и развития. Они представлены примерно в равных долях. Большинство однолетников – позднелетние теплолюбивые растения. Имеется небольшая группа видов с меняющейся, в зависимости от условий существования, продолжительностью жизненного цикла, завершающих его за 1 или за 2 года. Одно-двулетники в основном светолюбивы и тяготеют к морским побережьям, сезонных ход температур которых, видимо, благоприятствует их развитию.

Среди травянистых многолетников наиболее распространенная жизненная форма – стержнекорневая, далее по убыванию числа видов следуют: короткокорневищная, плотнокустовая, длиннокорневищная (см. таблицу).

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА

Спектр жизненных форм растений скальной флоры юга Приморского края

№	Жизненная форма	Жизненная форма(по Серебрякову)*	Число видов	Доля (в%)
	Древесные:	–	20	8,77
1	дерево	–	2	0,88
	кустарник:	–	17	7,46
2	кустарник	–	16	7,02
3	стланик	–	1	0,44
4	лиана	–	1	0,44
	Полудревесные:	–	12	5,26
5	полукустарник	–	3	1,32
	полукустарничек:	–	9	3,95
6	полукустарничек	–	7	3,07
7	суккулентнолиственной полукустарничек	–	2	0,88
	Травянистые:	–	196	85,96
	многолетники:	–	161	70,64
	стержнекорневые:	–	39	17,11
8	одноглавые	–	9	3,95
9	многоглавые	–	29	12,72
10	подушковидные	–	1	0,44
11	кистеконовые	–	2	0,88
	короткокорневищные:	–	23	10,09
12	короткокорневищные	–	18	7,89
13	суккулентнолиственные короткокорневищные	–	5	2,19
14	плотнокустовые дерновинные	–	18	7,89
	рыхлокустовые дерновинные:	–	13	5,7
15	рыхлокустовые дерновинные	–	12	5,26
16	суккулентнолиственные дерновинные	–	1	0,44
17	длинокорневищные	–	13	5,7
	корнеклубневые:	–	4	1,75
18	корнеклубневые	–	3	1,32
19	суккулентнолиственные корнеклубневые	–	1	0,44
20	столоннообразующие	–	3	1,32
	луковичные:	–	10	4,39
21	луковичные	–	3	1,32
22	короткокорневищно-луковичные	–	7	3,07
23	корнеотпрысковые	–	1	0,44
	малолетники:	–	7	3,07
24	малолетние олигокарпики	–	1	0,44
25	суккулентнолиственные олигокарпики	–	4	1,75
26	малолетние монокарпики	–	2	0,88
	одно-двулетники:	–	28	12,28
27	двулетники	–	12	5,26
28	суккулентнолиственные двулетники	–	1	0,44
29	одно-двулетники	–	3	1,32
30	однолетники	–	12	5,26
	<i>Lycopodiophyta</i>		6	
	ползучие травянистые многолетники	–	5	2,19
31	стелющиеся травянистые многолетники	–	4	1,75
32	приподнимающиеся травянистые многолетники	–	1	0,44
33	розетковидные травянистые многолетники	14*	1	0,44
	<i>Polypodiophyta</i> **		29	
34	тонкокорневищные папоротники	17	2	0,88
35	длинокорневищные папоротники	17	2	0,88
36	дерновинные папоротники	14	15	6,58
37	короткоживущие розеточные папоротники	20	1	0,44
38	некрупнорозеточные папоротники	14	1	0,44
39	рыхлорозеточные плагиотропные папоротники	15	2	0,88
40	ползучекокорневищные папоротники	15	6	2,63

* Для *Polypodiophyta* и некоторых *Lycopodiophyta* приведена жизненная форма в терминологии системы И. Г. Серебрякова (1962, 1964) на основе общего сходства габитуса (число соответствует номеру жизненной формы в данной таблице).

** Жизненные формы *Polypodiophyta* приведены по: О. В. Храпко (1999), суккулентнолиственных *Crassulaceae* – по С. Б. Гончаровой (2006).

Система жизненных форм папоротников российского Дальнего Востока, в том числе и скальных, детально разработана О. В. Храпко (1996, 1999). В основу положены особенности расположения вай, строение, ориентация и размеры корневища. Скальные папоротники юга Приморского края имеют 7 жизненных форм (см. таблицу). Унифицируя их в соответствии с системой И. Г. Серебрякова (1962, 1964), скальные папоротники в общих чертах

можно было бы отнести к плотнокустовой дерновинной (17 видов), рыхлокустовой дерновинной (13 видов), длиннокорневищной (4 вида) и столонной (1 вид) жизненным формам. Таким образом, в скальной птеридофлоре преобладают компактно растущие виды. К длиннокорневищным отнесены только *Gymnocarpium jessoense* (Koidz.) Koidz. и *Rhizomatopteris sudetica* (A. Br. et Milde) Khokhr. – обычные виды лесов таежной зоны, кроме скал встречающиеся на каменистых и хорошо дренированных субстратах. Рыхлокустовые папоротники – это преимущественно растущие в условиях южного Приморья обычно как эпилитные (на поверхности камня) растения (*Pyrrosia petiolosa* (Christ et Baroni) Ching, *Lepisorus ussuriensis* (Regel et Maack) Ching, *Gonocormus minutus* (Blume) Bosch, *Pleurosoriopsis makinoi* (Maxim. ex Makino) Fomin и другие). Часто поверхность камня бывает покрыта мхом и корнями данных папоротников свободно распространяются в этом влажном субстрате.

Головная часть спектра основных жизненных форм растений скальной флоры с унификацией папоротников и некоторых селлагинелл в соответствии с системой И.Г. Серебрякова выглядит следующим образом: 1) стержнекорневые – 39 видов (17,11%), 2) плотнокустовые – 35 видов (15,35%), 3) одно-двулетники – 28 видов (12,28%), 4) короткокорневищные – 23 вида (10,09%), 5) рыхлокустовые – 20 видов (8,77%), 6) длиннокорневищные – 17 видов (7,46%), 7) кустарники – 17 видов (7,46%), 8) луковичные – 10 видов (4,39%) и т.д.

Таким образом, скальная флора средне-низкогорий юга Приморского края характеризуется достаточно высоким разнообразием биоморф. Скальные папоротники относятся к 7 жизненным формам. Селлагинеллы представлены 3 жизненными формами. Голосеменные и цветковые растения имеют 30 жизненных форм, объединенных в 17 основных жизненных форм. Большинство биоморф – компактно растущие, вегетативно неподвижные или мало вегетативно подвижные, что вполне адекватно водно-трофическому ресурсу скальных экотопов и относительно неподвижному состоянию их субстрата.

Многообразие жизненных форм скальных растений юга Приморского края, на наш взгляд, связано в первую очередь с длительной историей формирования скальной флоры, как и флоры в целом, данной территории. В каждый исторический период происходило обогащение видами и биоморфами. Предпосылкой этому послужило разнообразие экологических типов скальных местообитаний, неоднородность микрорельефа и микроусловий в пределах скальных экотопов, что позволило поселиться здесь большому числу видов (Колдаева, 2007) различной морфоструктуры.

Литература

- Гончарова С. Б. Очитковые (*Sedoideae*, *Crassulaceae*) флоры российского Дальнего Востока. Владивосток, 2006. 223 с.
 Колдаева М. Н. Таксономический состав и географический анализ флоры скальных местообитаний южного Приморья // Комаровские чтения. Владивосток, 2007. Вып. 54. С. 115–193.
 Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., 1962. 378 с.
 Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.; Л., 1964. Т. 3. С. 146–205.
 Сосудистые растения советского Дальнего Востока. Т. 1–8. Л.; СПб., 1985–1996.
 Флора российского Дальнего Востока: Дополнения и изменения к изданию «Сосудистые растения советского Дальнего Востока». Т. 1–8 (1985–1996). Владивосток, 2006. 456 с.
 Храпко О. В. Скальные папоротники российского Дальнего Востока // Исследование растительного покрова российского Дальнего Востока: Тр. ботан. садов ДВО РАН. Владивосток, 1999. Т. 1. С. 135–145.

СТРУКТУРА ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ КЛОНОВ СТОЛОНООБРАЗУЮЩИХ РАСТЕНИЙ

Коровкин О.А.

Москва, Российский государственный аграрный университет – Московская сельскохозяйственная академия им. К.А. Тимирязева

Среди вегетативно-подвижных растений особую, большую и малоизученную группу составляют столонообразующие. Общим свойством для них является высокая способность к вегетативному размножению при помощи высокоспециализированных побегов. Универсальная часть этих побегов – стolon, представляющий собой быстро отмирающую базальную часть побега с листьями низовой формации (Серебряков, 1952), которая не только отделяет, но и, что весьма важно, удаляет дочерний организм от материнского, устраняя конкурентные отношения между ними. Вегетативное размножение столонообразующих растений начинается в виргинильный период онтогенеза, и большинство из них уже в конце первого года жизни существуют в виде клона.

Специализированные органы вегетативного размножения у столонообразующих растений различны и представлены прикорневой розеткой, клубнем, клубнелуковицей, луковицей. Для растений ряда видов органы вегетативного размножения служат одновременно и органами возобновления, так как материнские растения в конце периода вегетации полностью отмирают. По месту расположения почек возобновления столонообразующие растения отнесены нами к двум типам жизненных форм согласно классификации С. Raunkiaer (1934) – геофитам и гемикриптофитам.

В результате многолетних экспериментов нами был изучен морфогенез вегетативных органов столонообразующих геофитов: *Helianthus tuberosus* L., гибрида *Helianthus tuberosus* x *Helianthus annuus* L., *Sagittaria sagittifolia* L., *Solanum tuberosum* L., *Stachys sieboldii* Mig., *Oxalis tuberosa* Molina, и гемикриптофитов – видов рода *Fragaria* L. различной плоидности: *F. vesca* L., *F. nipponica* Mak., *F. orientalis* Los., *F. moschata* Duch., *F. virginiana* Duch. и *F. ovalis* Rydb., а также *Saxifraga stolonifera* Meeb. и *Oenothera fruticosa* L. (Коровкин, Черятова, 2004, Коровкин 2005.) Сведения о морфогенезе вегетативных органов *Allium coeruleum* Pall., *Gladiolus hybridus hort.*, *Oxalis latifolia* Н.В.К., *Saxifraga flagellaris* Wild., *Sempervivum tectorum* L., *Trientalis europea* L. и столонообразующих видов родов *Fritillaria* L. и *Lilium* L., полученные из литературных источников (Голубев, 1956; Тихомиров, 1963; Андреева, 1970-1984; Баранова, 1981-1990; Байтулин, Каменецкая, 1984; Байтулин, Рахимбаев, Каменецкая, 1986; Грызлова, Вахрамеева, 1990; Troll, 1954; Lucasiewicz, 1962). Проведенные исследования показали следующее.

В онтогенезе столонообразующих растений развиваются побеговые системы, состоящие из побегов 4-х типов: главного, вегетативного размножения, возобновления и обогащения. У первых трех из них хорошо выражена разнокачественность пазушных почек по длине побега, проявляющаяся в особенностях их реализации в боковые побеги. Исходя из этого, в пределах названных побегов выделены зоны: возобновления, вегетативного размножения, торможения и обогащения. Эти зоны универсальны для растений обеих жизненных форм. Различия между видами могут заключаться в специфичности чередования зон по длине побега и их протяженности.

В результате выращивания растений из отделенных от побега боковых почек установлено, что различия в свойствах почек, судя по развившимся из них растениям, сохраняются и при нарушении связи почек с материнским побегом и между собой. В основе разнокачественности почек лежит, очевидно, неодновременность их формирования и местоположение на побеге.

Побег вегетативного размножения – основная структурная единица побеговой системы столонообразующих растений; это наиболее высокоспециализированный, анизотропный побег, проходящий в онтогенезе 3 этапа и состоящий из 3 различающихся по структуре и функциям частей (столона, клубня, луковицы или клубнелуковицы и надземной фотосинтезирующей части – у геофитов; столона, розеточной и флоральной частей – у гемикриптофитов). Функциональным особенностям каждой части побега вегетативного размножения соответствуют различия в строении его метамеров, проявляющиеся в длине и диаметре междоузлий, в формации листьев, направлении роста.

Типичная цикличность развития главного побега, побегов вегетативного размножения и побегов возобновления может нарушаться вследствие как эндогенных, так и экзогенных факторов. Развитие побегов вегетативного размножения по моноциклическому типу приводит к снижению урожайности у хозяйственно значимых геофитов (например, картофеля и топинамбура) из-за «израстания» столонов и клубней, но, с другой стороны, является хозяйственно ценным признаком ремонтантных сортов гемикриптофитов (главным образом, земляники).

У столонообразующих травянистых поликарпиков нами выделены 3 типа клонов.

Клон I типа состоит только из монокарпических 2–3-летних особей, представляющих собой ди- или трициклические побеги вегетативного размножения возрастающего порядка (все геофиты, кроме *Gladiolus hybridus hort.* и *Allium coeruleum* Pall.; среди гемикриптофитов – столонообразующие виды родов *Saxifraga* и *Sempervivum*). К этому типу клона мы относим и клон гемикриптофита *Oenothera fruticosa* L., у которой дициклические побеги вегетативного размножения развиваются иначе, чем у всех других изучавшихся растений: их подземный рост ограничивается только формированием стolonной части, после чего они меняют направление роста и в первый же год жизни выходят на поверхность почвы, образуя прикорневую розетку, в виде которой и зимуют.

Клон II типа представлен многолетними поликарпическими особями, так как розеточные части побегов вегетативного размножения многолетние. На последних формируется центральная побеговая ось дочерних растений, представляющая собой симподий, состоящий из вегетативных частей побегов возобновления возрастающего порядка; со временем она превращается в эпигеогенное корневище (виды рода *Fragaria*).

Клон III типа образуется не только за счет побегов вегетативного размножения, но и в результате перманентной изоляции побегов возобновления у особей, формирующихся как из семени, так и в результате быстрого отделения побегов вегетативного размножения (*Gladiolus hybridus hort.* и *Allium coeruleum* Pall.). Таким образом, клон III типа представлен отдельными недолгоживущими парциальными клонами, образующимися в результате быстрой партикуляции особи. Продолжительность жизни парциальных клонов предельна, но число их постоянно возрастает за счет образования новых побегов вегетативного размножения возрастающего порядка, что увеличивает продолжительность жизни всего клона.

Вегетативная подвижность клонов I типа различна; клон II типа – диффузен; клон III типа – компактен.

Большой коэффициент вегетативного размножения и высокая жизнеспособность дочерних особей, объясняющаяся их явным омоложением, по сравнению с материнским растением и пространственным удалением друг от друга, обеспечивают длительную продолжительность жизни клонов столонообразующих растений.

В результате проведенных исследований мы пришли к выводу, что решение проблемы старения клона у столонообразующих травянистых поликарпиков возможно только в результате выявления закономерных возрастных биоморфологических изменений у специализированных побегов вегетативного размножения по мере возрастания их порядка.

Сравнительное изучение побегов вегетативного размножения возрастающего порядка, формировавшихся в первые 7 и 10 лет жизни клонов *Solanum tuberosum* L. и *Fragaria virginiana* Duch., не выявило каких-либо закономерных возрастных изменений в структуре и других морфологических признаках этих побегов. Это свидетельствует о том, что закономерности онтогенеза клона не совпадают с таковыми у особи, у которой структура и морфологические признаки побегов с возрастанием их порядка изменяются.

На основании полученных результатов за большой жизненный цикл (полный онтогенез) у столонообразующих геофитов и гемикриптофитов мы принимаем развитие всего клона, в виде которого они существуют. За малый цикл в онтогенезе клонов всех типов – цикл развития специализированного побега вегетативного размножения.

В клонах I типа онтогенез особей совпадает с онтогенезом побегов вегетативного размножения. В клонах II и III типов в онтогенезе отдельных особей за малый цикл развития принимаем соответственно цикл развития ди- и моноциклического побегов возобновления.

Выявленное сходство в строении побеговой системы, закономерностях ее формирования и особенно в морфологии и биологии специализированных побегов вегетативного размножения, их высокой универсализации у видов систематически стоящих весьма далеко друг от друга (относящимся даже к разным классам), подтверждает высокую степень конвергенции в соматической эволюции травянистых растений.

Специфику столонообразующих растений целесообразно отразить при разработке новых эколого-морфологических систем жизненных форм. Логичным выглядит объединение столонообразующих травянистых поликарпиков в единую группу с дальнейшим разделением их в зависимости от места формирования органов возобновления на геофиты и гемикриптофиты, и далее – в зависимости от морфологии их органов вегетативного размножения и возобновления, на клубневые, луковичные, клубнелуковичные и т.д.

В научной и учебной литературе можно встретить предложения называть столонообразующие растения «вегетативными малолетниками» и даже «вегетативными однолетниками» (Любарский Е.Л., 1967, Жмылев П.Ю. и др., 2005). Вполне понимая естественное желание авторов выделить каким-либо образом столь интересную группу растений из основного ряда жизненных форм, мы все же считаем этот термин не совсем удачным ни с научной, ни с дидактической точки зрения. Ведь определение «вегетативный» подразумевает в данном словосочетании скорее возрастное состояние растения, а не его вегетативное происхождение. Что же касается термина «малолетник», то для растений, проходящих свой онтогенез в виде клона, продолжительность жизни которого весьма продолжительна (если не беспредельна!), он вообще, на наш взгляд, не уместен. Кроме того, любой орган вегетативного размножения и возобновления живет, как минимум, два периода вегетации, и поэтому «вегетативного однолетника» как такового в природе вообще не существует...

Более целесообразным и вполне достаточным для характеристики вегетативно размножающихся травянистых растений представляется ограничиться использованием широко распространенного понятия «клон» (клонообразующее растение; растение, существующее в виде клона). Это определение более четко и конкретно, так как трактовка его однозначна: понятно, что речь идет о многолетнем растении, онтогенез которого представлен совокупностью онтогенезов его дискретных поколений вегетативного происхождения, то есть развившихся из специализированных органов вегетативного размножения. Но особи клона могут быть разными, и прежде всего даже не по продолжительности жизни (у многих растений она может очень сильно изменяться в зависимости от условий обитания), а по репродуктивной потенции – у одних растений они монокарпические, а у других поликарпические. Монокарпические особи обычно 2–3 летние, а поликарпические – многолетние. Здесь представляется возможным говорить и о малолетности и многолетности. Монокарпические особи можно назвать малолетними (2–3-летними), а поликарпические – многолетними. Причем определение малолетности в этом случае не абстрактно, а связано с цикличностью побегов у монокарпиков.

Литература

- Андреева И. И. Морфогенез вегетативных органов дикорастущих видов *Gladiolus* L. (первый год жизни) // Доклады ТСХА. 1970. Вып. 159. С. 173–176.
- Андреева И. И. Морфогенез вегетативных органов шпажника гибридного (*Gladiolus x hybridus hort.*) в первый год жизни // Бюлл. ГБС. 1971. Вып. 79. С. 80–87.
- Андреева И. И. Жизненный цикл шпажника гибридного *Gladiolus x hybridus hort.* (*Iridaceae*) // Бот. журн. 1974. Т. 62. № 8. С. 1183–1196.
- Андреева И. И. Особенности структуры побегов шпажника гибридного (*Gladiolus x hybridus hort.*), развивающегося из деток разных порядков // Известия ТСХА. 1981. Вып. 5. С. 34–39.
- Андреева И. И. Морфогенез и структура побегов шпажника гибридного, выращенного из деток 2-го порядка // Известия ТСХА. 1983. Вып. 6. С. 42–52.

- Андреева И. И. К проблеме вырождения растений на примере *Gladiolus x hybridus hort.*: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1984. 47 с.
- Баранова М. В. Эколого-морфологические особенности подземных органов у представителей рода *Fritillaria* (*Liliaceae*) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 10. С. 1369–1387.
- Баранова М. В. Структура, классификация и направления эволюционных преобразований вегетативных органов луковичных растений семейства *Liliaceae* // Бот. журн. 1986. Т. 71. № 10. С. 1308–1320.
- Баранова М. В. Лилии. Л., 1990. 384 с.
- Байтулин И. О., Каменецкая И. И. Морфологические особенности подземных органов дикорастущих луков Восточного Казахстана // Вестник АН Каз. ССР. 1984. № 11. С. 41–45.
- Байтулин И. О., Рахимбаев И. Р., Каменецкая И. И. Интродукция и морфогенез дикорастущих луков Казахстана. Алма-Ата, 1986. С. 54–60, 98–102.
- Голубев В. Н. К онтогенезу седмичника (*Trientalis europaea*) и о некоторых закономерностях развития корневищ травянистых растений // Бюл. МОИП, Отд. биол., 1956. Т. 61. Вып. 1. С. 73–76.
- Грызлова О. В., Вахрамеева М. Г. Седмичник европейский: Биологическая флора Московской области. М., 1990. С. 198–209.
- Жмылев П. Ю., Алексеев Ю. Е., Карпущина Е. А., Баландин С. А. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. 2-е изд. М., 2005. 254 с.
- Коровкин О. А., Черятова Ю. С. Морфогенез вегетативных органов *Oenothera fruticosa* L. // Доклады ТСХА. 2004. Вып. 277. С. 368–371.
- Коровкин О. А. Закономерности онтогенеза клонов столонообразующих растений. М., 2005. 354 с.
- Любарский Е. Л. Экология вегетативного размножения высших растений. Казань, 1967. 180 с.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 390 с.
- Тухомиров Б. А. Очерки по биологии растений Арктики. М. –Л., 1963. 154 с.
- Lucasiewicz A. Morfologiczno-rozwojowe typy bylin. Poznan, 1962. p. 398.
- Raunkiaer C. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford, 1934. 632 p.
- Troll W. Praktische Einfuhrung in die Pflanzenmorphologie. Erster Teil. Der vegetative Aufbau. Jena, 1954. 258 S.

МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЗЛАКОВ И ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ

Курченко Е. И.

Москва, Московский педагогический государственный университет

Сообщение посвящено перспективности использования биоморфологических признаков при таксономическом изучении крупных таксонов злаков.

К. Линней, разработавший фундамент классической систематики растений, ввел в ботанику более 1000 морфологических терминов и понятий, и с тех пор эти термины используются в Определителях и Флорах (Linnaeus, 1751). В то же время, он призывал ботаников сначала познать образ растения, его габитус, т.е. понять суть, целостность растения, а потом использовать набор морфологических разграничительных признаков. Взгляды Линнея о габитусе растения, в некоторой степени, созвучны современным представлениям о жизненных формах растений.

В XIX в. интерес к внешнему облику растений появился со стороны ботанической географии. Начало этому положил А. Гумбольдт. В 1806г. он опубликовал статью «Идеи о физиономичности растений» (Humboldt, 1806), которая была написана под влиянием впечатлений от путешествия по странам тропической Африки, и где им были обнаружены разные формы роста или физиономические формы. Они послужили поводом для выделения 16, затем 19 «основных форм»: форма пальм, форма лиан, кактусов, орхидей, папоротников, злаков и др. Эти формы фактически отражали образы растений. Работы Гумбольдта послужили одним из оснований для развития учения о жизненных формах (габитусе) у растений, начиная с середины XIX в.

В 1884 г. Е. Warming впервые дал определение «жизненной формы». Под этим термином он понимал «форму, в которой вегетативное тело растения (индивида) находится в гармонии с внешней средой в течение всей его жизни» (Warming, 1884, с. 185). В основе понятия лежат признаки вегетативных органов растения – побеговая и корневая системы. Позже появились разные классификации жизненных форм.

Не касаясь длительного пути становления учения о жизненных формах и вкладе современных ученых (обзоры есть у И. Г.Серебрякова, 1952, 1962, Л. М. Шафрановой, Л. Е. Гатцук, Н. И. Шориной, рукопись и др.), остановимся на наиболее важных, с нашей точки зрения, моментах. В конце XX в. благодаря трудам И. Г. Серебрякова (1952, 1962) оформился онтогенетический подход к учению о жизненных формах растений. В его основе лежит представление о растении как целостном организме, все части которого взаимосвязаны, характеризуются постоянным ритмическим ростом и морфогенетическими изменениями в процессе онтогенеза. Начиная с Варминга, исследователи жизненных форм уделяли внимание вегетативным органам растения.

Несколько позже трудов И. Г. Серебрякова, W. Troll (1964, 1969) предложил новую морфологическую концепцию соцветий. С его точки зрения соцветия и вегетативная часть побега являются единым, целостным образованием, которое он назвал объединенным соцветием или синфлоресценцией. Важность такого подхода особенно значима для видов, у которых вся побеговая система представляет собой синфлоресценцию, например, у представителей сем. *Chenopodiaceae* (Кондорская, 1983). Взгляды Тролля явились дополнительным вкладом в представления И. Г. Серебрякова о растении как целостном организме и приблизили современное понимание жизненной формы (биоморфы) – как внешнего облика (габитуса) растения, который определяется характером системы его вегетативных и генеративных органов.

Взгляды И. Г. Серебрякова нашли отражение в разработанных им общих принципах морфологического анализа растений. В основе анализа лежит выделение в теле растения структурно-биологических единиц разных рангов. Методологические основы этого анализа растения послужили толчком для изучения жизненных форм разных видов, и число видов к концу XX в. насчитывало несколько сотен. Данные исследования внесли важный вклад в развитие биоморфологии как отдельного раздела биологической науки. Принципы биоморфологии не находили применения в систематике растений, за редкими исключениями (Попов, 1940, 1948; Корвин 1940).

В систематике злаков Е. Hackel (1882) первый осознал, что для разграничения трудных видов важно привлекать признаки строения побегов – как дополнительных к признакам колосков. В монографии, посвященной роду *Festuca*, он дал глубокий анализ строения побегов у видов этого рода, обратив внимание на направление их роста, наличие или отсутствие надземных и подземных побегов, степень компактности или рыхлости дерновины, связанные с характером возобновления и др. Hackel, по словам известного граминолога П. А. Смирнова (1958), намного опередил уровень систематики своего времени. Дальнейшее развитие идей Hackel находим в капитальной монографии по злакам Kirchner, Loew, Schreter (1934), в монографии А. Arber (1934).

После трудов Hackel следующим шагом в этом направлении большую роль сыграли труды П. А. Смирнова. Развивая представления Hackel, П. А. Смирнов предложил классификацию направления роста побегов и обосновал понятия «истинной» и «ложной дерновины». При обработке родов *Stipa*, *Festuca*, *Hierochloa*, *Koeleria* и др. для определителей и региональных флор, а также для разграничения и описания новых видов (например, *Agrostis syreistschikowii*) кроме классических, он использовал признаки вегетативных побегов (Смирнов, 1936, 1938, 1958).

Неоценимый вклад для систематики злаков внесли труды Т. И. Серебряковой (1971). Исследования морфогенеза побегов и побегообразования злаков позволили ей предложить новую классификацию типов побегов и жизненных форм злаков, основанную на наличии или отсутствии розетки листьев, и определить общие эволюционные тенденции в этом семействе.

Признаки вегетативных органов использованы Н. Н. Цвелевым в капитальной монографии «Злаки СССР» (Цвелев, 1976). Ранее Н. Н. Цвелев (1974) обосновал взгляды о направлениях эволюции вегетативных органов злаков и эволюции фитомера у высших растений, в частности, у злаков (Цвелев, 1997).

Упомянутые выше работы показали, что злаки являются удобным объектом для привлечения биоморфологических признаков. При выборе объекта было важно, чтобы таксон содержал много видов, виды были бы таксономически трудными и отличались разнообразием жизненных форм. Этими признаками обладает род *Agrostis* L., который был избран в качестве модельного.

Род характеризуется обширным ареалом и большим полиморфизмом, связанным с межвидовой гибридизацией. Целью работы было установить таксономический состав рода на территории России и сопредельных стран и выявить возможные эволюционные отношения видов. При исследовании рода, наряду с традиционными классическими признаками (колоски, листовые органы, анатомия пластинки листа), были использованы биоморфологические (Курченко, 2003). Как отмечено выше, в систематике злаков авторы ранее использовали отдельные биоморфологические признаки, в нашем исследовании, мы впервые подошли к растениям каждого вида как целостным образованиям и проанализировали большой комплекс взаимосвязанных признаков побегов и их систем. За основу анализа растительного организма мы приняли структурные элементы (модули) разных порядков, составляющие систему соподчиненных единиц строения побегового тела (Гатцук, 1994). Каждый элемент структуры более высокого порядка включает элементы предыдущего порядка. Эти элементы следующие: 1) элементарный метамер (элементарный модуль, Савиных, 2000); 2) одноосный побег (универсальный модуль, Савиных, 2000); 3) система побега кушения и система побега с длиннокорневищной частью (основной модуль, Савиных, 2000). Метамер злака представлен листом, почкой и междоузлем между ними; как у всех злаков (Серебрякова, 1971), общее число метамеров монокарпического побега полевиц – достаточно постоянный видовой признак. Одноосный побег – побег одного порядка ветвления. Система побега кушения формируется из боковых почек в приземной или подземной части растения, они апогеотропны или косоапогеотропны. Система побега с длиннокорневищной частью присуща длиннокорневищным полевицам; она тоже начинается из боковой почки базальной части побега и имеет диагеотропный гипогенный участок; на ней впо-

следствии могут возникнуть новые системы побега кущения и образоваться парциальные кусты. Эта система побега кущения (основной модуль) составляет основу жизненной формы растения. Вся описанная система элементов трех порядков позволяет анализировать растения разных жизненных форм.

В результате анализа полевиц выявлены важные биоморфологические признаки, которые имеют таксономическое значение:

- 1) способ возобновления побегов и направление их роста;
- 2) типы побегов по соотношению длины метамеров и способу возобновления (розеточные, полурозеточные и безрозеточные – описано 8 типов побегов);
- 3) цикличность побегов (моно-, ди-, трициклические);
- 4) продолжительность жизни (выявлено многолетних 22 вида, малолетних 19 видов, однолетних 1 вид);
- 5) специфичность жизненной формы по признакам вегетативной сферы растений (по признакам п.1, п.2, п.3 выделено 8 жизненных форм);
- 6) форма соцветия (число и размерные признаки его метамеров, число и длина веточек в каждом узле главной оси соцветия, порядок их ветвления и положение во время цветения – выделено 6 типов);
- 7) общий габитус – внешний вид (облик) растения, который включает жизненную форму вегетативной сферы и форму соцветий (выделено 14 типов габитуса).

Упомянутые признаки позволили расширить характеристику видов на макроморфологическом уровне и с большей объективностью подойти к решению вопроса о видовом статусе ряда таксонов. С помощью выявленных жизненных форм глубже охарактеризовать признаки рода, внести коррективы в классификацию жизненных форм злаков по вегетативным органам, а также разработать новый принцип классификации злаков по габитусу, учитывающий вегетативную сферу и форму соцветий; установить возможные эволюционные связи видов; выявить изменения в структуре побегов и жизненных форм организмов видов сопряженные с экологическими условиями; при сборе материала для таксономических целей и получения сравнимых данных необходимо учитывать онтогенетические различия растений и их частей.

В настоящее время расширился круг признаков, привлекаемых для систематики растений: молекулярно-генетических, микроморфологических, биохимических, кариологических, иммуно-химических, и др. Использование этих методов приводит к пересмотру объема семейств и порядков и их эволюционных отношений. Исследователь, стремясь получить новые экспериментальные данные, часто теряет представления о самих объектах – видах растений. По словам Р. В. Камелина (2004, с. 43), «пульверизация крупных групп (от классов до семейств) резко снижает обзорность систем... Увеличение общего числа семейств более чем вдвое уже приводит к тому, что образы семейств не создаются и не запоминаются во всем многообразии...». Тем не менее, систематиками не использован ресурс макроморфологических признаков биоморфологии.

Считаем, что на современном этапе развития систематики, и, в первую очередь, как показывает наш опыт, граминологам, наряду с использованием возможностей других методов, перспективно обратиться к современной биоморфологии. Это позволит глубже проникнуть в структуру растения, лежащую в основе его образа, о котором говорил Линней.

Выражаю благодарность Л. Е. Гатцук за обсуждение материала.

Работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ «Поддержка ведущих научных школ». НШ – 7063.2006.4.

Литература

- Гатцук Л. Е. Иерархическая система структурно-биологических единиц растительного организма, выделенных на макроморфологическом уровне // Успехи экологич. морфол. растен. и ее влияние на смежные науки. М., 1994. С. 18–19.
- Камелин Р. В. Лекции по систематике растений. Главы теоретической систематики растений. Барнаул, 2004. 227 с.
- Кондорская В. Р. О соцветиях рода *Chenopodium* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88. Вып. 1. С. 78–87.
- Коровин Е. П. Дифференцирующая роль условий существования и эволюции растений. Род *Ferula* L. // Растение и среда. М.-Л., 1940. Т. 1. С. 237–274.
- Курченко Е. И. Род *Agrostis* L. в России и сопредельных странах. Морфология, систематика, эволюционные отношения: Автореф. ...дисс. докт. биол. наук. М., 2003. 44 с.
- Попов М. Г. Опыт монографии рода *Eremostachys* // Новые мемуары МОИП. 1940. Т. 19. С. 166–210.
- Попов М. Г. Род *Erigeron* в горах Средней Азии // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Серия 1. Флора и систематика высших растений. 1948. Вып. 7. С. 7–44.
- Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: Автореф. ...дисс. докт. биол. наук. М., 2000. 32 с.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 392 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
- Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 359 с.
- Смирнов П. А. Ковыли СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1936. Т. 45. Вып. 2. С. 104–118.
- Смирнов П. А. О некоторых видах *Agrostis* L. // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1938. Т.47. Вып. 4. С. 245–250.
- Смирнов П. А. Флора Приокско-Террасного заповедника. М., 1958. Вып. 2. 246 с.
- Цвелев Н. Н. О направлениях эволюции вегетативных органов злаков (*Poaceae*) // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 9. С. 1241–1253.

- Цвелев Н. Н. Злаки СССР. Л., 1976. 788 с.
- Цвелев Н. Н. Фитомеры и профилилы как составные части побегов сосудистых растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 5. С. 54–57.
- Шафранова Л. М., Гатицук Л. Е., Шорина Н. М. Биоморфология растений и ее влияние на развитие экологии. Рукопись. 37 с.
- Arber A. The Gramineae: a study of cereal, bamboo and grass. Cambridge, 1934. 480 p.
- Hackel E. Monographia Festucarum europearum. Kassel-Berlin, 1882. 216 p.
- Humboldt A. Ideen zur einer Physionomik der Gewächse. Tübingen, 1806. 28 S. Русский перевод: Гумбольдт А. Идеи о физиономичности растений. М., 1936. 28 с.
- Kirchner O., Loew E., Schröter C. Gramineae. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Stuttgart, 1934. Bd. 1. Abt. 2. 288 S.
- Linnaeus C. Philosophia botanica. Stokholmiae, 1751. 362 p. Русский перевод Линней К. Философия ботаники. М., 1989. 451 с.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. Jena, 1964. Bd 1. 615 S.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Jena, 1969. Bd. 2. T. 1. 630 S.
- Warming E. Über perenne Gewächse // Bot. Zentralbl. 1884. Bd. 18. N 6, 5. S. 184–188.

О ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЕ ТУРЧИ БОЛОТНОЙ

Мазина Е. В., Савиных Н. П.

Киров, Вятский государственный гуманитарный университет

Hottonia palustris L. – турча болотная (сем. *Primulaceae*) – распространена в стоячих и медленно текущих водах, на болотах. Иногда ее можно встретить на сильно увлажненных почвах в виде наземной формы *Hottonia palustris* L. f. *ferrestris* Glück (Свешникова, 1951). В европейской части обнаружена во всех районах за исключением Карело-Лапландского, Двинско-Печерского, Заволжья, Нижне-Волжского и Крыма. Общее распространение: Скандинавия (южная и средняя Швеция), Атлантическая и Средняя Европа, Средиземноморье (северная и средняя Италия, Франция), Балкано-Малоазиатский район (Смолянинова, 1952).

Иногда ботаники (Schenk, 1886) считают турчу свободно плавающим растением. Другие (Brockschmidt, 1904) отмечают, что, несмотря на раннее отмирание у проростка главного корня растение укореняется придаточными корнями (Pranker, 1911).

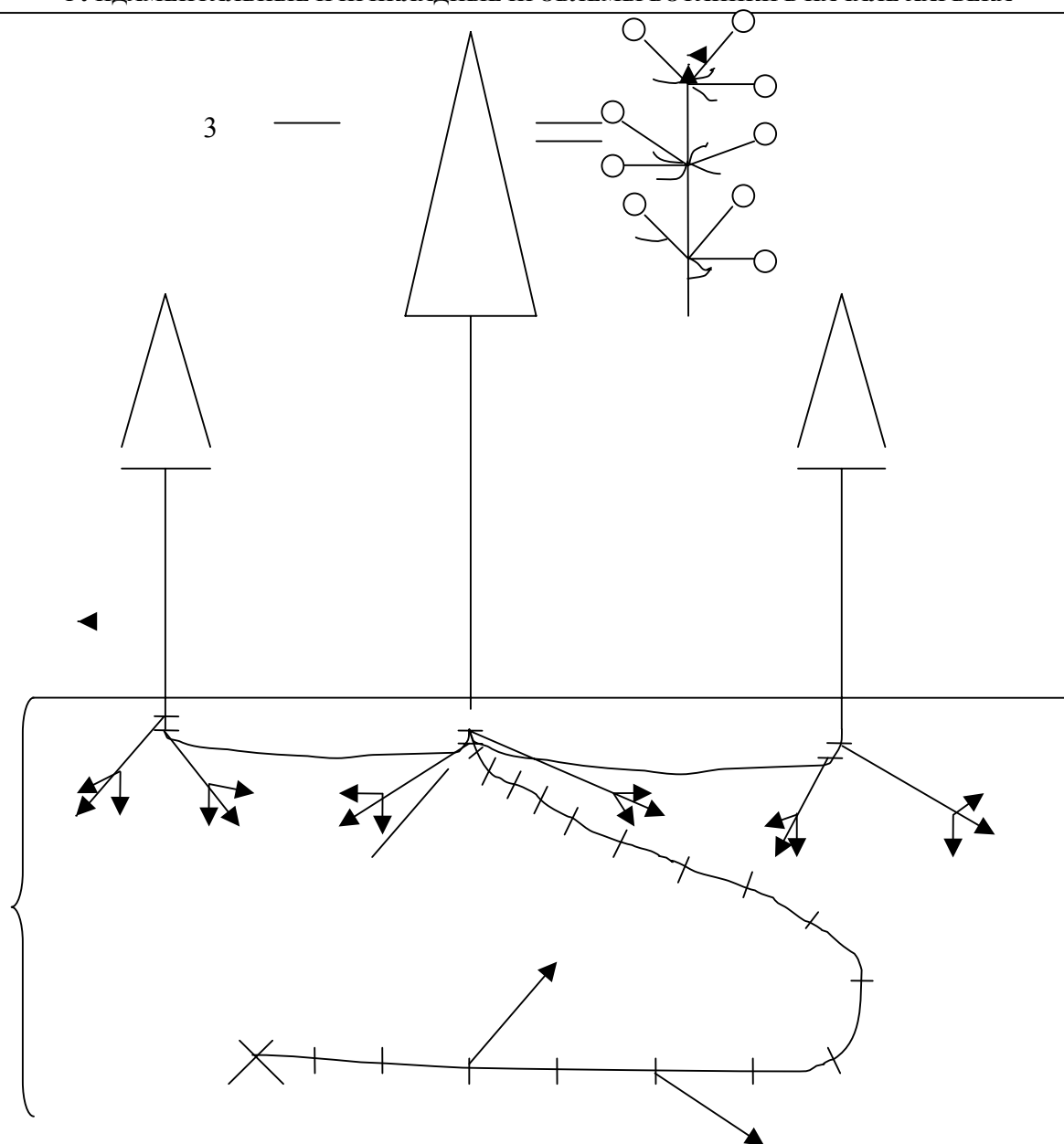
Листовая пластинка листьев срединной формации гребневидно-перистая. В основании побега *H. palustris* иногда встречаются листья в виде тонких цельных вытянуто-ланцетных пластинок. У наземной формы *H. palustris* L. f. *ferrestris* Glück, произрастающей на очень влажных местах листовая пластинка имеет небольшие размеры и несет соответственно меньшее число сегментов (Свешникова, 1951). В зоне соцветия есть линейные с острой верхушкой прицветники.

Структурным элементом *H. palustris* является монокарпический побег в строении, которого мы выделяем вегетативную и генеративную части. Вегетативную часть можно охарактеризовать как верхнерозеточную, т. к. междоузлия водной части побега удлинённые, листорасположение очередное. На границе вода-воздух располагается от 1 до 6 метамеров с короткими междоузлиями. В результате создается ошибочное представление о супротивном или даже мутовчатом листорасположении.

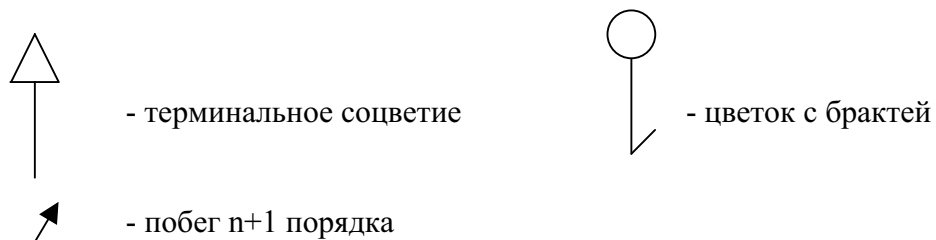
Генеративная часть состоит из гипоподия (нижнего междоузлия, которое значительно длиннее других и достигает 20 см) и агрегаций, которые образовались также в результате укорочения междоузлий 1–6 метамеров. Поэтому соцветие состоит из двух видов метамеров: с удлинёнными и укороченными междоузлиями. При этом между двумя удлинёнными междоузлиями располагаются 1–6 укороченных, в пазухе которых располагается от 1 до 6 цветков. Длина между агрегациями уменьшается снизу вверх. Таким образом, генеративная часть побега – это сложное соцветие, т. к. отдельные флоральные единицы, даже если они представлены одним цветком, как это бывает у многих цветковых (Кузнецова и др., 1992) представлены, по-видимому, редуцированным соцветием как у *lysimachia nummularia* L.

В пределах монокарпического побега выделяются структурно-функциональные зоны (Troll, 1964; Мусина, 1976; Борисова, 1990), типичные для наземных трав:

1. Нижняя зона торможения – базальный участок побега длиной 10–35 см, образованный 10–40 метамерами, листья на котором отмирают. По-видимому, этот участок является прошлогодней частью побега. Обычно здесь нет боковых побегов (почки не реализуются в побеги), лишь иногда могут быть побеги n+1 порядка, образовавшиеся прошлой осенью. Далее по побегу расположено 10–15 более коротких метамеров, но побег остается удлинённым. Этот участок имеет зеленые листья срединной формации и придаточные корни белого цвета. Главная функция этой зоны – расселение и закрепление.



Условные обозначения



Жизненная форма *H. palustris*.

На рисунке не отображены придаточные корни и стеблевые листья. 1 – нижняя зона торможения; 2 – зона возобновления; 3 – зона главного соцветия.

У наземной формы большая часть этого участка погружена в субстрат (Свешникова, 1951).

2. Зона возобновления соответствует участку побега, расположенному на границе водной и воздушной среды; состоит из 1–6 метамеров с короткими междоузлиями. Из пазух листьев этих метамеров образуются побеги $n+1$ порядка длиной 10–15 см из 15–20 метамеров. На верхушке побегов $n+1$ порядка формируется участок из сближенных (до 10) метамеров с верхушечной почкой. Пазушные почки этого розеточного участка также способны реализоваться в побеги $n+2$ порядка с такими же верхушечными почками. Иногда побеги $n+1$ порядка зацветают и образуют побеги $n+2$ порядка, подобные побегам $n+1$ порядка, но с меньшим количеством метамеров и длиной. При этом побеги $n+2$ порядка никогда не цветут. В этом случае побеги $n+1$ порядка соответствуют паракладиям. Поэтому зона возобновления структурно соответствует зоне обогащения у типичных монокарпических побегов трав. Нарастание акросимподиальное, ветвление акротонное. Зона возобновления находится практически в центре монокарпического побега, поэтому ветвление и нарастание происходит за счет почек средней части побега относительно длины, а фактически за счет почек самых верхних метамеров вегетативного участка. Таким образом, ассимилирующая часть растения находится в сильно увлажненной среде, как у типичных гидрофитов, а соцветие с гипоподием – над поверхностью воды.

3. Главное соцветие терминальное, брактеозное, многоярусное, которое состоит из 4–10 агрегаций. Количество цветков в агрегации может колебаться от 2 до 6. Соцветие открытое, так как апикальная меристема никогда не преобразуется в цветок. В ряде случаев, как и у *I. nummularia* под цветком может располагаться один прицветник. Это свидетельствует о том, что флоральные единицы *H. palustris* – это редуцированные соцветия. Зацветание акропетальное. Во время цветения цветонос направлен вверх, а после цветения и завязывания плода изгибается вниз.

При временном осушении водоема у особей *H. palustris* уменьшается число агрегаций соцветия, листья становятся более плотными и менее рассеченными, образуется множество узловых придаточных корней.

H. palustris вегетативно-подвижный травянистый гидрофит, особое значение в жизни которого имеет вегетативное разрастание и размножение. Оно обеспечивается простой фрагментацией верхушек вегетативных побегов, с образованием своеобразных турионов – вегетативных участков с придаточными корнями. Они могут быть одноосными и разветвленными. Из таких особей развиваются типичные вегетативно-генеративные растения. Размеры турионов колеблются от 5 до 7 см. Образовавшиеся турионы переносятся током воды, при попадании на дно укореняются и весной образуют новые растения.

Монокарпический побег *H. palustris* проходит в своем развитии следующие фазы: фаза почки; вегетативного ассимилирующего побега – своеобразный турион в виде верхнерозеточного побега; вегетативно-генеративного побега. Поэтому, монокарпический побег – это силлептический побег в зоне обогащения, который является моноциклическим (Серебряков, 1959) или озимый монокарпический побег, развивающийся из туриона. Полный онтогенез (Серебрякова, 1971), если учитывать фазу инициальной почки дициклический. Но базальные участки монокарпического побега сохраняются не полностью в результате морфологической дезинтеграции, поэтому жизненную форму этого растения можно охарактеризовать как однолетник, озимый однолетник, двулетник вегетативного происхождения. Онтогенез раметы с учетом наличия и времени осуществления вегетативного размножения, его кратности, степени омоложения и длительности жизни партикулы по Л. А. Жуковой (1995) относим к II надтипу, Д-типу, т. к. полный онтогенез осуществляется в ряду поколений особей вегетативного происхождения; онтогенез семенной особи очень краток (до виргинильного или молодого генеративного состояния); они формируют вегетативные диаспоры (почки, клубни, луковички) и прекращают свое существование. Возникшие из диаспор клониаты глубоко омоложены до ювенильного состояния, поэтому их биологический возраст меньше, чем у семенного растения лишь на два состояния – семя и проросток. При наступлении полной морфологической дезинтеграции, материнская особь не может завершить полный онтогенез. Конечным этапом ее жизни становится то онтогенетическое состояние, в котором произошло полное разделение материнской особи на омоложенные дочерние особи вегетативного происхождения (раметы).

Мы оцениваем строение особей *H. palustris* с позиции модульной организации (Савиных, 2000; 2006). Элементарные модули (ЭМ) в вегетативной части побега имеют два типа междоузлий: удлинённые и укороченные. ЭМ с удлинённым междоузлем могут иметь в своем составе следующие структуры: лист срединной формации; лист срединной формации и пазушная почка; лист срединной формации и побег $n+1$ порядка: вегетативный.

ЭМ с укороченным междоузлем имеют: лист срединной формации; лист срединной формации и пазушная почка; лист срединной формации и побег $n+1$ порядка: вегетативный и вегетативно-генеративный.

При этом ЭМ с удлинёнными междоузлиями характерны для зоны торможения, а с укороченными – для зоны возобновления.

ЭМ в генеративной части побега имеют также два типа междоузлий: удлинённые и укороченные. ЭМ с удлинённым междоузлем содержат: прицветник и два цветка; прицветник и один цветок; прицветник и один цветок с вегетативным метамером.

ЭМ с укороченным междоузлем содержат те же элементы.

При этом ЭМ имеющие прицветник и один цветок с вегетативным метамером, встречаются преимущественно у нижних агрегаций.

Универсальный модуль (УМ) турчи – монокарпический дициклический побег: моноциклический озимый или двулетний.

Очевидно, что у этого вегетативно-подвижного растения, как и у многих других водных видов в результате высокой энергии вегетативного размножения и ранней морфологической дезинтеграции в онтогенезе раметы повышается автономность УМ настолько, что он приобретает функцию основного модуля. Поэтому отдельные особи турчи могут быть представлены одним УМ или системой сформированной на его основе. В последнем случае можно говорить о системе зрелого моноподиального побега (Савиных, 1979а) в двух вариантах.

1) Монокарпический побег с вегетативными побегами замещения.

2) Система из нескольких моноциклических УМ.

Это еще раз подчеркивает правомочность отнесения этого растения к биоморфам вегетативного происхождения.

Жизненная форма *H. palustris* – травянистый поликарпик, летнезеленый, вегетативно-подвижный, моноцентрический двулетний или озимый однолетник вегетативного происхождения с узловыми придаточными корнями, верхнерозеточными монокарпическими дициклическими или озимыми побегами с погруженными листьями, с ранней полной не специализированной морфологической дезинтеграцией; гидрофит.

Литература

- Борисова И. В.; Попова Г. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1420–1426.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
- Кузнецова Т. В.; Пряхина Н. И.; Яковлев Г. П. Соцветия. Морфологическая классификация. С-Пб., 1992. 126 с.
- Мусина А. С. Побегообразование и становление жизненной формы некоторых розеткообразующих трав // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 6. С. 123–132.
- Савиных Н. П. Побегообразование и взаимоотношения жизненных форм в секции *Veronica* рода *Veronica* L. // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1979а. Т. 84. Вып. 3. С. 92–105.
- Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 450 с.
- Савиных Н. П. Род вероника: морфология и эволюция жизненных форм. Киров, 2006. 324 с.
- Серебряков И. Г. Типы побегов и факторы их формирования // Учен. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина. 1959. Т. 100. (каф. ботаники). Вып. 5. С. 3–37.
- Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., 1971. 360 с.
- Свеишкова И. Н. Морфологические исследования некоторых представителей семейства Первоцветные (Primulaceae): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1951. 16 с.
- Смольянинова Л. А. Род 1121 Турча – *Hottonia* L. // Флора СССР. М.-Л., 1952. Т. 18. С. 251–253.
- Brockschmidt O. Morphologische, anatomische und biologische Untersuchungen Über *Hottonia palustris*. Berlin, 1904. 186 p.
- Prankerd T. L. On the structure and Biology of Genus *Hottonia* // Annals of Botany. 1911. Vol. XXV. P. 267–298.
- Schenk H. Die Biologie der wassergewächse. Bonn, 1886. 235 p.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. 1. Jena, 1964. 615 S.

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОДУЛЕЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Мазуренко М. Т.

Владивосток, Ботанический сад-институт РАН

Метамерная (модульная) организация большинства растений даёт им преимущества в создании энергетической базы воспроизведения вида. В результате ветвления возникают сложные сочетания побегов, скелетных осей. Листья выносятся на освещенные, благоприятные для фотосинтеза местоположения. Активное ветвление корневых систем обладающих также модульным строением, обеспечивает максимальное всасывание, поглощение воды, транспорт к листьям, закоривание и устойчивость. Для наибольшей полноты представлений о модульном строении растений, иерархии модулей – мы избрали наиболее сложную структуру, каковой является жизненная форма дерева. У деревьев в сравнении со всеми другими растительными организмами наибольшее число побегов, приростов, листьев, почек, плодов. Охват большого воздушного пространства дает возможность создания большой листовой поверхности. Это в свою очередь обеспечивает наибольшее количество органического вещества создаваемое при фотосинтезе. По мере роста усложняется вся структурная организация дерева. Одновременно перестраивается транспортная система: скелетные оси, ствол, корневая система. Сложность модульного (метамерного) строения дерева, как и всех древесных растений, заключается и в ежегодном вторичном утолщении и расширении цилиндромеров (Мазуренко, Хохряков, 1991). Модули разграничиваются друг от друга в зависимости от основной функции (Мазуренко, 2004). В процессе онтогенеза дерева модули изменяют свои функции и морфологию – метаморфизируются. (Хохряков, 1988;

Хохряков, Мазуренко, 1993). Системный подход позволяет отграничить друг от друга модули обладающие своей индивидуальностью и ритмом. Нами (Хохряков, Мазуренко, 1993) признаки жизненных форм растений разделены на 3 категории элементов: фундаментальные, коррективные и конструктивные. К фундаментальной категории относятся побеги, из которых построено тело растения, то есть простые побеги и их приросты. Конструктивная категория – это каркас, конструкция растения. Сюда относится модель дерева (Halle et al., 1978). Это ствол, разнообразные ветви, как крупные, так и более мелкие составляющие крону и основание blastoidea. (Мазуренко, Хохряков, 1991). Категория коррективных признаков – промежуточная. Это разнообразные модификации систем побегов, как правило малолетних, в некоторых случаях многолетних. Модификации связаны системой побегов ветвления (СПВ), реке системой побега дополнения (СПД) (Мазуренко, Хохряков, 1977). Они отражают тип ветвления. Понятие категория – синоним модуля.

Фундаментальный модуль. Основная его функция ассимиляция и репродукция. Фундаментальный модуль расположен на периферии кроны, в зоне жизнеобеспечения. Это побег с приростами – (одноосный, моноподиальный, монокарпический) (Серебряков, 1962, Савиных, 2000). Для симподиально нарастающих растений – это система побега ветвления – симподиально взаимозамещенных простых побегов (годичных). Это понятие приближено к универсальному модулю Н. П. Савиных (2000). Фундаментальный модуль – элементарная биоморфологическая единица побеговых систем. Он возникает регулярно, циклически, повторяется во времени. Соподчиненной единицей фундаментального модуля является простой побег. Дробление возможно на еще один соподчиненный уровень, включая более мелкие единицы, такие как листья, цветки (соцветия) и плоды (соплодия). Расположение, размещение соцветий однотипно у одного и того же вида растений и может быть различным у разных видов одного и того же рода. Их признаки имеют таксономическое значение. Внешний вид побегов во многом зависит от положения цветков или соцветий. Циклы системы побега ветвления или системы побега дополнения зависят от длительности нарастания и расположения цветков (соцветий) – боковые они или терминальные. Циклы развития СПВ и СПД нами названы малыми (Мазуренко, Хохряков, 1991). В отличие от кустарников, у деревьев они могут следовать друг за другом десятки лет без особых изменений и если начинают изменяться, – это чаще всего связано со старением или сильным затенением. На соседней ветви они могут сохраняться в типичном своем выражении. Фундаментальных модулей – малых систем СПВ и СПД три главных типа: 1 – симподиальный с терминальным соцветием. Побег ветвления, в формулировке И. Г. Серебрякова монокарпический (1962). А – нарастает один или несколько циклов и завершает развитие терминальным соцветием или цветком. Б – моноциклические. Соцветие закладывается заранее и развивается в процессе развития побега. Примерами могут служить лагестремия индийская (*Lagerstroemia indica*), акация серебристая (*Acacia dealbata*). В – дициклические. Широко распространенный тип в сезонном климате. Это, например, калина лавролистая (*Viburnum tinus*). Г – три и более циклические: рододендрон понтийский (*Rhododendron ponticum*). С длительным малым циклом – рододендрон Шлиппенбаха (*Rhododendron Schlippenbachii*). 2 – моноподиальный. Нарастающие побеги с боковыми соцветиями (цветками) развиваются по мере нарастания побега. Например: крушина (*Frangula alnus*), кальмия узколистая (*Kalmia angustifolia*). Нарастание одноосного побега может продолжаться долго. Многолетние приросты плавно переходят в blastoид. 3 – симподиально нарастающие системы побегов ветвления с боковыми соцветиями. Многие ивы (*Salix* L.). СПВ и в данном случае могут быть многолетними. От blastoида их отличают тонкие плакучие побеги, симподиально нарастающие до 10 и более лет, как например у плакучих форм ивы вавилонской (*Salix babylonica*).

Коррективный, промежуточный модуль сочетает в себе ассимиляционную (особенно у вечнозеленых видов) и проводящую функции, включает системы побегов ветвления (СПВ) и системы побегов дополнения (СПД). Часто коррективный модуль осуществляет и дополнительные функции. Например, побеговую мозаику из укороченных брахибластов обеспечивающую наиболее гармоничное расположение листьев, листовую мозаику.

Конструктивный модуль. Осуществляет функцию транспорта. Это скелетные оси, ствол. Одной из важных особенностей конструктивного модуля является blastoид – связанный с особенностью вторичного утолщения древесных растений. Blastoид часть ствола или ветви, соответствующая одному годовому приросту и отличающаяся от соседних количеством годовых колец древесины. Вся скелетная система дерева – система blastoидов. Далеко не все простые побеги становятся blastoидами. Многие из них эфемерные (Мазуренко, Хохряков, 1977) отмирают уже в первый год, вторично не утолщаясь. Вторые, наоборот, входят в состав скелетных осей. Мы их квалифицируем как blastoидогены. Blastoидоген – однолетний побеговый прирост, способный в процессе морфогенеза стать многолетней частью растения.

Одной из важнейших характеристик blastoида является цилиндромер. Цилиндромеры отличаются друг от друга долголетием, отражающимся в нарастающих кольцах древесины. Одновременно нарастая по периферии цилиндра (ствола, ветви) идет отмирание колец изнутри. Цилиндромер наиболее выражен у ствола деревьев. Главные процессы конструктивного модуля: самоизреживание, скелетные функции, транспорт, прирост камбия, стеблеассимиляция (если она имеется).

Основная масса облиственных побегов дерева, цветков и плодов (фундаментальный модуль) располагается на периферии кроны. Именно здесь (за исключением каулифлорных видов) находится наибольшее количество листьев и органов плодоношения. Главная функция коррективного модуля – перестройка побеговых систем, вычленение скелетных осей, а также ассимиляция. Конструктивный модуль – скелет дерева – ствол,

скелетные ветви разной степени сложности. Обеспечивает наиболее четкий и удобный транспорт пластических веществ, воды, а также прочность конструкции, её устойчивость. Количественное соотношение модулей дерева неравное. Фундаментальных модулей в хорошо развитой кроне тысячи.

Процессы нарастания побегов, их систем, сопровождаются противоположным процессом – отмирания. Уже в конце первого года идет массовое отмирание эфемерных побегов (фундаментальный модуль). Корректирующий модуль насчитывает большое количество систем побегов, но количественно уступает фундаментальному. В конструктивном модуле скелетных осей единицы. По направлению к стволу скелетные оси последовательно убывают. У дерева ствол – один, реже – несколько. В такой же последовательности, по направлению от периферии кроны к стволу прослеживается убывание автономности модулей и длительности их циклов. Цикл эфемерных, простых побегов фундаментального модуля длится менее года, также как и листьев и репродуктивных органов. Цикл корректирующего модуля (малый цикл) – цикл системы побегов ветвления и системы побега дополнения длится несколько лет. Многие из этих систем по окончании цикла развития полностью отмирают. Цикл ветвей отрастающих от ствола длится не менее 10 лет. В среднем возрасте и в старости, как правило, цикл длится несколько десятков лет. Наиболее долговечен и наименее автономен ствол, цикл которого длится у многих деревьев несколько сотен лет, у большинства деревьев совпадая с большим жизненным циклом, онтогенезом.

Литература

- Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. Классы метамеров деревьев // Журн. общ. биологии. 1991. Т. 52. № 3. С. 409–421.
 Мазуренко М. Т. Модульная организация дерева // Конструкционные единицы в морфологии растений. Материалы 10 школы по теоретической морфологии растений. Киров. 2004. С. 62–73.
 Мазуренко М. Т. Хохряков А. П. Структура и морфогенез кустарников. М., 1977. 160 с.
 Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: Автореф. дис... д-ра биол. наук. М., 2000. 32 с.
 Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
 Хохряков А. П. Иерархия признаков жизненных форм растений // Актуальные вопросы ботаники в СССР. Алма-Ата, 1988. С. 7.
 Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Бластонид – элементарный блок побеговых растений // Жизненные формы, онтогенез и структура. М., 1993. С. 117–121.
 Halle F., Oldeman P. A., Tomlinson P. B. Tropical trees and forests. N. Y., 1978. 312 p.

НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИВЫ ВИНОГРАДОВА (*SALIX VINOGRADOVII* A. SKVORTS.) В ПРЕДЕЛАХ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ, ЕЕ БИОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ПОБЕГОВАЯ СТРУКТУРА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Недосеко О. И., Трифонова С. Н.

Арзамас Нижегородской области, Арзамасский государственный педагогический институт им. А. П. Гайдара

Ива Виноградова – *Salix vinogradovii* A. Skvorts. – евразийский вид, встречающийся по берегам рек и долинным лугам лесостепных и степных районов Европейской части России (Скворцов, 1966, 1968). Ее отдельные местонахождения находятся выше северной границы распространения, например в Московской области – в нескольких изолированных точках на Оке (Губанов и др., 2003), в настоящее время она занесена в Красную книгу данной области. Указания на отдельные местонахождения в пределах Нижегородской области (Чкаловский район, юг Нижегородской области) приводятся в работах некоторых авторов (Валягина-Малютина, 2004; Губанов и др., 2003) хотя в определителе растений Горьковской области (Аверкиев, 1985) ива Виноградова совсем не указывается.

В течении полевых сезонов 2006–2008 гг. авторы предприняли попытки поиска ивы Виноградова на юге Нижегородской области. Она была найдена в долинных лугах р. Теши около с. Чуварлейка и с. Кожино Арзамасского района. Эти местонахождения в пределах Нижегородской области являются новыми для *S. vinogradovii*. Здесь встречаются многочисленные заросли *S. vinogradovii*, представленные вегетативными и генеративными особями.

В окрестностях с. Чуварлейка сбор материала проводился на заболоченном лугу вдоль русла р. Теши; у с. Кожино – на возвышенном участке заливного луга, находящегося около лесополосы, идущей вдоль шоссе-ной дороги. В каждом из мест обитаний проанализировано по несколько десятков ив разных возрастных состояний.

По литературным данным жизненная форма ивы Виноградова определяется как средней величины кустарник высотой 1–2,5 м (Скворцов, 1968) или 3–4 м (Валягина-Малютина, 2004). В процессе исследований нами было установлено, что во взрослом состоянии ива Виноградова может иметь жизненные формы аэроксильного вегетативно-неподвижного кустарника (рис. 1) и эпигеогенно-геоксильного кустарника (рис. 2), высотой до 5,5 м.

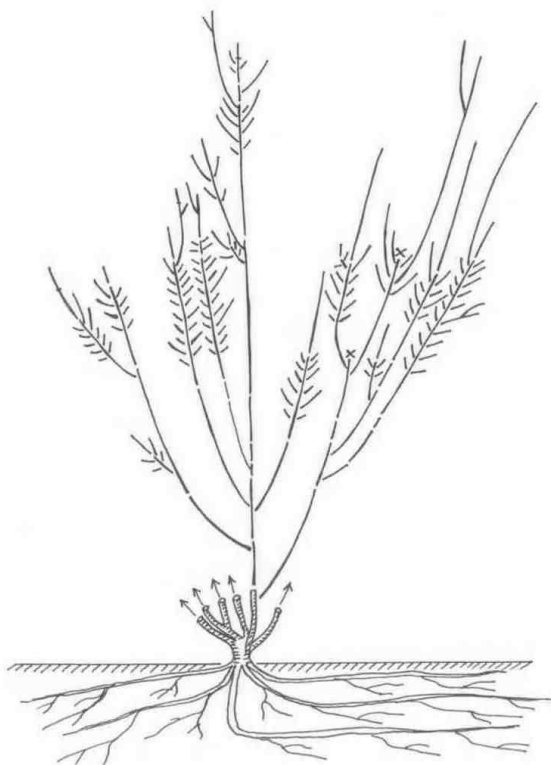


Рис. 1. Ива Виноградова (*Salix vinogradovii* A. Skvorts) – аэроксильный кустарник



Рис. 2. Ива Виноградова (*Salix vinogradovii* A. Skvorts) – эпигеогенно-геоксильный кустарник
(А – верхняя модельная ветка, Б – срединная модельная ветка, В – нижняя модельная ветка, х – отмершие побеги)

Особи ивы Виноградова, относящиеся к жизненной форме аэроксильного кустарника произрастают на открытых участках заболоченного луга, а принадлежащие к жизненной форме эпигеогенно-геоксильного кустарника – на возвышенном участке (в местах надувания песков) долинного луга во втором ярусе березовой лесопосадки, характеризующейся небольшой сомкнутостью крон. Детальное изучение ивы Виноградова показало, что ее взрослые особи, находящиеся в средневозрастном генеративном состоянии могут достигать высоты до 5,5 м, диаметра стволиков до 8 см и порядка ветвления – 9–10.

Были изучены типы побегов и побеговых систем у ивы Виноградова. В основу классификации побеговых элементов положены три основных признака: 1) длина междоузлий, составляющих побег, 2) возраст элемента, 3) наличие ветвления (Бобровская, 1991). Эта классификация была нами использована ранее для изучения структуры кроны бореальных видов ив *S. pentandra*, *S. caprea*, *S. cinerea* (Недосеко, 1994).

По признаку длин междоузлий выделено три типа элементов: 1) укороченный тип; 2) длиннопобеговый тип; 3) промежуточный тип. Для этих типов элементов были установлены следующие границы: укороченными считались элементы, нарастающие ежегодно на длину не более 3 см; элементы относились к промежуточному типу, если их длина не превышала 50 см; а к длиннопобеговому типу, если длина превышала 50 см. По наличию бокового ветвления было выделено две группы элементов – ветвящиеся и неветвящиеся; по возрасту – однолетние и многолетние. С учетом трех вышеперечисленных признаков общее теоретическое число возможных вариантов побегов и побеговых систем составило 12 (табл. 1).

Таблица 1

Типы побегов элементов (теоретически возможных и реально встречающихся) у ивы Виноградова и ивы пятиктычковой, ивы козьей, ивы пепельной

Длина междоузлий	Укороченный				Промежуточный				Длиннопобеговый			
	однолетний		многолетний		однолетний		многолетний		однолетний		многолетний	
Возраст	неветвящийся	ветвящийся	неветвящийся	ветвящийся	неветвящийся	ветвящийся	неветвящийся	ветвящийся	неветвящийся	ветвящийся	неветвящийся	ветвящийся
Наличие ветвления												
Ива Виноградова	+	Очень редок	Очень редок	+	+	+	+	+	+	Очень редок	-	+
Вариант элемента	1			2	3	4	5	6	7			8
Ива пятиктычковая	+				+	+	+	+	+	+		+
Ива козья	+		Очень редок	Очень редок	+	+	+	+	+	+		+
Ива пепельная	+	Очень редок		Очень редок	+	+	+	+	+	+		+

Таблица 2

Качественный и количественный состав побеговых элементов ивы Виноградова в различных частях скелетной оси в средневозрастном генеративном возрастном состоянии

Тип элемента	1	2	3	4	5	6	7	8
Ветка								
Верхняя модельная ветка	99	2	54	6	-	11	6	7
Средняя модельная ветка	158	5	73	11	3	29	2	2
Нижняя модельная ветка	124	3	119	8	4	17	5	10

На скелетной оси (стволике) мы выделяем 3 части (зоны): 1 – верхняя часть, находящаяся в наилучших световых условиях; 2 – средняя часть, уровень освещенности в этой зоне достаточный для поддержания нормального роста; 3 – нижняя часть, уровень освещенности минимальный, что определяет заторможенность ростовых процессов. У растений средневозрастного генеративного состояния был проведен детальный анализ элементов по частям скелетной оси. Для этого были исследованы модельные ветки верхней (А), средней (Б), нижней (В) частей скелетной оси (рис. 2). На каждой модельной ветке были подсчитаны типы элементов и их количественный состав (табл. 2). При изучении побегов *S. vinogradovii*, выяснилось, что у этого вида 4 варианта элементов не встречаются или очень редки. Фактически представлены 8 основных вариантов элементов (табл. 1). Для сравнения побеговых элементов *S. vinogradovii* с изученными ранее бореальными видами ив, была составлена сводная таблица (табл. 1), из которой следует, что для изученных ранее видов ив и *S.*

vinogradovii. характерно наличие всех трех типов элементов: укороченных, промежуточных, длиннопобеговых, но в каждом из этих типов имеются различия.

Ива Виноградова является дубильным и лекарственным растением, хорошим корзиночным видом, используется для живых изгородей и укрепления песков. В пределах Нижегородской области ива Виноградова имеет локальное распространение и встречается не часто. Необходимо выявление всех местонахождений *S. vinogradovii* Skvorts. в пределах области – и их охрана.

Литература

- Аверкиев Д. С., Аверкиев В. Д. Определитель растений Горьковской области. Горький, 1985. 320 с.
 Бобровская Н. Е., Бобровский М. В. Модель детальной структуры листового дерева. // В науч. Тр.: Результаты фундаментальных исследований по приоритетным научным направлениям лесного комплекса страны. Вып. 242. М., 1991. С. 38–42.
 Валягина-Малютина Е. Т. Ивы европейской части России. М., 2004. 217 с.
 Губанов И. А., Киселева К. В., Новиков В. С., Тихомиров В. Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 2. М., 2003. 665 с.
 Недосеко О. И. Типы побегов и побеговых систем у некоторых видов рода *Salix* // Успехи экологической морфологии растений и ее влияние на смежные науки. Межвузовский сборник научных трудов. М., 1994. С. 35–36.
 Скворцов А. К. *Salix purpurea* L. и родственные ей виды // Новости систематики высших растений. 1966. С. 48–66.
 Скворцов А. К. Ивы СССР. М., 1968. 262 с.

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОДНОЛЕТНИХ СЕЯНЦЕВ БЕРЕЗЫ

Николаева Н. Н., Запевалова Д. С.

Петрозаводск, Институт леса Карельского научного центра РАН

Структурная организация однолетних сеянцев березы кажется нам очевидной. Однако, здесь возможно проявление особенностей роста, которые в дальнейшем будут способствовать более успешной конкуренции за выживание по сравнению с другими растениями. В качестве объектов исследования нами были определены три группы берез, которые во взрослом состоянии различаются габитусом, относительной скоростью роста, текстурой древесины (береза пушистая и береза повислая – прямослойная текстура, карельская береза – узорчатая текстура) и т.д. Данное сравнительно-морфологическое исследование помогло выявить особенности структурной организации однолетних сеянцев в исследуемых группах берез.

Семена березы созревают в середине или конце лета. В природе проростки березы можно встретить осенью и весной. На протяжении всего исследования мы использовали весенний посев семян. Материал для измерений отбирали в конце августа – начале сентября. В первый год исследования (2005) семена проращивали на фильтровальной бумаге в чашках Петри, высаживали в стаканчики с песком, затем, подросшие растения пересаживали в грунт в условия теплицы. В 2006–2007 годах посев осуществляли сразу в грунт в условия теплицы. На опытных растениях были сделаны замеры (около 200 растений в каждой из групп в каждый год) высоты надземной части и длины корней, диаметра основания стебля. Так же были определены длина и количество силлептических побегов (выборка по 40 растений на группу) и биомасса частей растения (выборка по 10–11 растений на группу). Также произведен учет общего количества и площадь листьев с помощью программы SigmaScanPro.

Мы наблюдали довольно большой разброс значений по высоте сеянцев каждый год. Общеизвестно и широко принято деление растений карельской березы на растения с проявлением узорчатой текстуры древесины и безузорчатые и подразделение первой группы растений по формам роста (Соколов, 1950; Любавская, 2006). Мы придерживаемся классификации, предложенной Н.О.Соколовым (1950): высокоствольные, короткоствольные и кустовидные растения. Было замечено, что растения узорчатых форм резко отличаются друг от друга по высоте и диаметру. Можно предположить, что высокоствольные и безузорчатые в дальнейшем особи, обладающие максимальной энергией роста, уже в первый год развития скорее всего будут составлять группу самых высоких растений. В связи с этим мы рассортировали все имеющиеся растения по следующей шкале: растения высотой до 30см, 30–50см, 50–70см и более 90см.

Согласно полученным данным (табл.1), основная масса сеянцев березы пушистой вырастает до 30–50см, тогда как почти треть растений березы повислой и карельской березы сосредоточены в группе, где высота стебля не превышает 30см. Значительно большее количество сеянцев березы повислой и карельской березы достигают высоты 70–90см, по сравнению с березой пушистой. Вклад стебля в общую биомассу растения (рис.1) составляет более трети, для березы повислой этот показатель оказался еще больше.

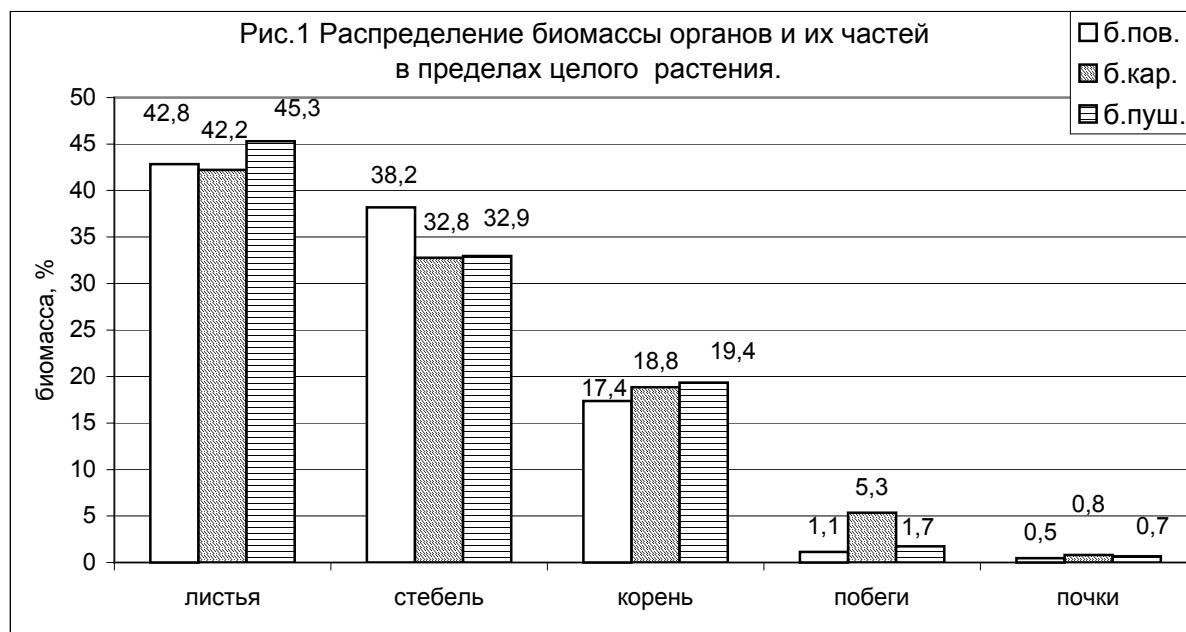
В кроне березы наблюдается четыре основных типа побегов: укороченные вегетативные (брахибласты), укороченные генеративные с женскими соцветиями, удлинённые вегетативные (ауксибласты) и удлинённые генеративные с мужскими соцветиями (Серебряков, 1952; Артюшенко, Соколов, 1955). В кроне сеянцев, со второго года развития и до определенного возраста, мы можем обнаружить лишь два из указанных выше типов побегов – брахибласты и ауксибласты, и лишь после достижения растением фазы плодоношения и генеративные побеги. В первый год вегетации, у древесных идет формирование стебля и лишь у некоторой части сеянцев отмечается формирование боковых побегов. В данном случае мы определяем эти боковые побеги как силлептические: зачатки почек в пазухах самых верхних еще разворачивающихся листьев начинают сразу прорастать, не проходя стадии внутрипочечного развития, это боковые побеги растущие одновременно с главным побегом, в их основании нет почечного следа.

Распределение растений в зависимости от высоты, %

Группы берез	Высота растений				
	до 30см	30–50см	50–70см	70–90см	более 90см
Б.пов. 2005г.	37	29	15	11	9
Б.кар. 2005г.	32	25	19	15	9
Б.пов. 2006г.	34	29	25	11	2
Б.кар. 2006г.	36	26	24	14	1
Б.пуш. 2006г.	21	46	23	8	0,1

Примечание: Б.пов. – береза повислая, Б.кар. – карельская береза, Б.пуш. – береза пушистая.

Процент растений с силлептическими побегами (ПРСП) у рассмотренных групп различается. Для березы пушистой характерен самый высокий показатель – около 70% (2006–2007гг.). Данную характеристику необходимо рассматривать в совокупности с данными о количестве и длине силлептических побегов, приходящихся на одно растение.



В 2006г. имея более высокий процент (44%) растений с силлептическими побегами, по сравнению с 2007г. (31%), береза повислая отличалась их большим количеством и размерами. У карельской березы ПРСП был выше в 2007г. – 63%, количество силлептических побегов достигло 5шт/растение (против 2шт/растение в 2006г.), что было максимальным у изучаемых берез. Длина силлептических побегов так же была максимальной у карельской березы. Все это нашло отражение в гистограмме распределения биомассы рис.1. Для карельской березы масса, приходящаяся на побеги оказалась выше чем у повислой и пушистой берез более чем в 4 и 3 раза, соответственно.

Израсходовав резервы семени на первоначальном этапе, проростки нуждаются в построении ассимиляционного аппарата, способного удовлетворять запросы развивающегося организма. Необходимо отметить, что листья представляют 42–45% биомассы однолетнего сеянца (рис.1).

На протяжении трех лет наблюдений карельская береза и береза пушистая достоверно опережали растения березы повислой по такому показателю как «среднее количество листьев на дереве», тогда как последняя лидировала по величине средней площади листа. Вместе с тем, по суммарной площади листьев на дереве значительных преимуществ у какой либо из групп не было. Сеянцы карельской березы и березы пушистой незначительно опережали растения березы повислой в 2005-2006 гг. и обратная ситуация была отмечена в 2007 г.

По вкладу почек в общую биомассу растения береза пушистая и карельская береза опережают березу повислую (рис.1). Следует отметить, что при большом разбросе значений высоты сеянцев различия по количеству почек на стволе не столь значительны. В группе берез высотой до 30 см количество почек в пределах 12 почек на растение, тогда как при высоте 50-70 см количество почек 15-19 штук на растение. Это свидетельствует о том, что возможности растения не безграничны, даже в благоприятных условиях теплицы. Расхождение текущих ассимилятов на построение стебля и формирование пресформированных структур в почках сбалансированы. Можно предположить, что у карельской березы количество структур в почках и степень их развития будут выше, чем у остальных берез. Это может обеспечить высокий темп развития растениям карельской березы в весенний период (Николаева, Новицкая, 2006).

Корневая шейка является местом, условно разделяющим растение на надземную и подземную части. У сеянцев диаметр основания стебля, непосредственно над ней, является важным показателем конкурентоспособности растения на данном этапе. Необходимо отметить, что в 2005 и 2007 годах различий по этому показателю мы не наблюдали, но в 2006 году растения карельской березы и березы пушистой достоверно опережали растения березы повислой.

Последний рассмотренный нами показатель – длина корней. Нами установлено, что до 20% биомассы у сеянцев к концу первого года вегетации сосредоточено в корнях (рис.1). Корневая система березы во взрослом состоянии представлена двумя частями – поверхностной и системой главного корня, уходящей вглубь. Роль главного корня сводится в основном к роли якоря, повышающего устойчивость дерева, а участие в процессе питания становится менее значительной. В течении первых нескольких лет развитие корневой системы идет по типу стержневой: активно растет главный корень. Как показывают наши данные, в среднем длина корневой системы изучаемых берез в пределах 20-30 см. Вместе с тем идет активное формирование боковых корешков. Интересно, что при несколько меньших значениях по длине корневой системы береза пушистая имеет более высокий показатель биомассы, приходящийся на массу корней по сравнению с карельской березой и березой повислой.

Растение представляет собой целостный организм, органы которого выполняют различные функции и объединяются проводящей системой, способной интегрировать метаболизм отдельного органа на пользу всему растению. Таким образом, к концу первого сезона вегетации у всех групп берез формируются одинаковые структурные элементы. Однако, их количество и степень развития различаются. А именно:

1. Для березы пушистой прослеживается тенденция к формированию высокого стебля и его активный радиальный рост, обеспечиваемый развитием мощного ассимиляционного аппарата и активно растущей корневой системой.
2. Для карельской березы характерна высокая дифференциация растений по высоте, наблюдается интенсивное формирование силлептических побегов (по количеству и в длину), удельная масса почек выше чем у двух других групп берез.
3. Береза повислая отличается минимальным вкладом массы побегов и почек в общую массу растения и вместе с тем максимальной биомассой стебля, по сравнению с березой пушистой и карельской березой.

Следует отметить наличие положительной корреляции между увеличением высоты стебля и рядом параметров (длина корней, диаметр корневой шейки, количество почек, количество и длина побегов) у всех берез.

Если принять, что в нашем исследовании все растения росли в идентичных условиях, то отмеченные нами различия структурной организации и распределения биомассы среди сеянцев можно отнести на счет различий стартовых условий у каждой из групп берез и наследуемых особенностей метаболизма. Проростки имеют единственный источник питательных веществ – семя. У исследуемых берез возможны различия как по количеству так и по формам запасных веществ семени. Данный вопрос будет предметом последующих исследований.

Литература

- Артюшенко З. Т., Соколов С. Я. Формирование почек и развитие годичных побегов некоторых древесных пород // Сообщ. АН СССР. Серия 6. 1955. Вып. 4. С. 139–156.
- Любавская А. Я. Карельская береза. М. 2006. 127с.
- Николаева Н. Н., Новицкая Л. Л. Структурные особенности ассимиляционного аппарата и формирование аномальной древесины карельской березы // Лесоведение. 2007. № 1. С. 70–73.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.
- Соколов Н. О. Карельская береза. Петрозаводск, 1950. 116 с.

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ НЕКОТОРЫХ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ЗОНТИЧНЫХ

Петрова С. Е., Барыкина Р. П.

Москва, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова

Комплексный подход к изучению семейства зонтичных показал эффективность его использования как для характеристики отдельных видов, так и для установления родственных связей внутри семейства. Однако наряду с активным накоплением сведений по карпологии (Козо-Полянский, 1916; Тихомиров, 1959; Пименов и др., 1986 и др.), палинологии (Cerseau-Larrival, 1962; Cerseau-Larrival, Roland-Heydacker, 1976 и др.), эмбриологии (Кордюм, 1967), цитологии (Bell, Constance, 1957 и др.), хемосистематике (Пименов, 1971), а также молекулярных данных (Шнеер, 2000; Downi *et al.*, 2001), информация, касающаяся жизненных форм отдельных таксонов, малочисленна (Коровин, 1940; Тюрина, 1978; Садиперова, 1984). До сих пор исследователи не имеют достаточного опыта применения биоморфологических данных в целях систематики семейства. Остаются неизученными особенности становления жизненных форм зонтичных в онтогенезе, а также их пластичность в зависимости от условий местообитания.

В связи с этим нами было предпринято биоморфологическое изучение 14 видов семейства, широко распространенных на территории европейской России. На основании характера корневой системы, структуры подземных метаморфизированных органов, степени вегетативной подвижности растений, типа и цикличности развития монокарпического побега у изученных видов выявлено 12 биоморф. В соответствии с классификацией жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962), они входят в состав 2 типов: травянистые поликарпики и монокарпические травы.

К травянистым поликарпикам и олигокарпикам относятся:

1. Эпигеогенно короткокорневищные стержне-кистекарпические поликарпики с ди-, трициклическими полурозеточными монокарпическими побегами: *Cenolophium denudatum*, *Ligusticum scoticum*, *Thyselium palustre*.

2. Эпигеогенно короткокорневищные кистекарпические поликарпики с полурозеточными дициклическими монокарпическими побегами *Cicuta virosa*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Conioselinum tataricum*. К этой же биоморфе относятся некоторые особи *Cenolophium denudatum*, *Thyselium palustre*, у которых в генеративном периоде главный корень отмирает.

3. Эпигеогенно короткокорневищные кистекарпические олигокарпики со специализированными утолщенными придаточными корнями, полурозеточными или удлинненными моно- и дициклическими монокарпическими побегами или побегами с неполным циклом развития: *S. sisaroides*.

4. Эпигеогенно длиннокорневищные (или вынужденно длиннокорневищные) бахромчато-кистекарпические поликарпики с полурозеточными ди-, трициклическими монокарпическими побегами: *Cenolophium denudatum*.

5. Кистекарпические корнеотпрысковые малолетние поликарпики с полурозеточными дициклическими монокарпическими побегами: *S. latifolium*. Образуют водную, наземную и переходные экоформы.

6. Столонообразующие кистекарпические вегетативно подвижные поликарпики с полурозеточными полициклическими и дициклическими монокарпическими побегами: *Berula erecta*.

7. Столонообразующие кистекарпические малолетние олиго- или монокарпики с полурозеточными дициклическими монокарпическими побегами. Судя по единичным гербарным образцам ГБС АН России (МНА) и наблюдениям в природе, к этой форме можно отнести и некоторые экземпляры *Oenanthe aquatica*, в случае образования ими столоновидных боковых побегов.

К монокарпическим травам принадлежат:

8. Гипокотильно клубнеобразующие стержне-кистекарпические дву-многолетние монокарпики с полурозеточными побегами: *Chaerophyllum bulbosum*, *Ch. prescottii*.

9. Стержнекарпические дву- трехлетние монокарпики с полурозеточными побегами: *Angelica palustris*.

10. Стержнекарпические длительновегетирующие одно- двулетние монокарпики с полурозеточными побегами: *Torilis japonica*.

11. Стержне-кистекарпические или кистекарпические двулетние монокарпики с полурозеточными побегами: *Oenanthe aquatica*. Образуют водную, наземную и переходные экоформы.

12. Стержне-кистекарпические длительновегетирующие озимые и яровые однолетние монокарпики с полурозеточными побегами: *Oenanthe aquatica*.

Наиболее пластичен по внешнему габитусу гелофит *Oenanthe aquatica*, который может быть представлен 3 разными жизненными формами, что объясняется широкой экологической амплитудой вида. Жизненная форма *Cenolophium denudatum*, встречающегося на песчаных поймах рек и на побережье Белого моря, также обладает значительной изменчивостью биоморфы, в частности подземных органов, в связи с периодическим засыпанием растений водными наносами и песком. Граница между жизненной формой короткокорневищных стержне-кистекарпических и короткокорневищных кистекарпических поликарпиков у изученных видов весьма условна, так как главный корень у первых может отмирать уже в начале генеративного, а иногда и в конце виргинильного периода развития.

Становление разных биоморф в онтогенезе имеет некоторые черты сходства. Так, ювенильные растения у всех видов обладают стержневым главным корнем, розеточным типом побега, который сохраняется у многих представителей вплоть до репродукции, когда монокарпический побег сменяется полурозеточным. Исключением является *S. sisaroides*, некоторые виргинильные особи которого имеют удлиненные или полурозеточные побеги (Петрова, Барыкина, 2005). Всем видам свойственна возрастная гетерофиллия, связанная с онтогенетическим усложнением расчлененности листовой пластинки. Однако уже первые ювенильные листья обычно построены, как пишет И. Т. Васильченко (1941), в «типе вида». Это значит, что, несмотря на меньшие размеры и большую простоту, в них уже намечаются такие признаки дефинитивных листьев, как общая конфигурация долей, сегментов, характер края листа и жилкования. В подземной сфере рано (у проростков, ювенильных растений) происходят важные качественные изменения, определяющие жизненную форму взрослого растения и его экологическую приуроченность. Это в первую очередь касается специализированных подземных органов (гипокотильных клубней, утолщенных запасающих придаточных корней и корней вегетативного размножения с придаточными почками). Главный корень у кистекорневых видов отмирает за редким исключением в начале виргинильного периода, у стержнекорневых сохраняется до конца жизни растения или отмирает в конце генеративного периода.

Таким образом, несмотря на случаи изменчивости жизненных форм под воздействием конкретных условий местообитания, для большинства изученных нами зонтичных тип жизненной формы видоспецифичен и может служить в качестве надежного таксономического признака для систематической ревизии отдельных таксонов.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00977).

Литература

- Васильченко И. Т. О филогенетическом значении морфологии прорастания у зонтичных (*Umbelliferae*) // Сов. ботаника. 1941. № 3. С. 30–40.
- Козо-Полянский Б. М. О некоторых новых основаниях для диагностики *Umbelliferae*. Юрьев, 1916. 12 с.
- Кордюм Г. А. Цитозмбриология семейства Зонтичных. Киев, 1967. 176 с.
- Коровин Е. П. Дифференцирующая роль условий существования в эволюции растений. Род *Ferula* L. // Растение и среда. М.-Л., 1940. С. 237–274.
- Петрова С. Е., Барыкина Р. П. Сравнительный биоморфологический анализ двух видов рода *Sium* L. (*Apiaceae*) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 12. С. 1836–1847.
- Пименов М. Г. Перечень растений – источников кумариновых соединений. Л., 1971. 200 с.
- Пименов М. Г., Тихомиров В. Н., Лаврова Т. В. Ревизия рода *Cnidium* Cuss. ex Jussieu (*Umbelliferae-Apioideae*). // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 2. С. 90–98.
- Сащиперова И. Ф. Борщевики флоры СССР. Новые кормовые растения. Л., 1984. 223 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
- Тихомиров В. Н. Сравнительная морфология гинецея и плода зонтичных СССР: Дис. ... канд. биол. наук. М., 1959. 560 с.
- Тюрина Е. В. Интродукция зонтичных в Сибири. Новосибирск, 1978. 240 с.
- Шнеер В. С. Филогенетические отношения таксонов в семействах *Iridaceae* и *Apiaceae* по результатам серологического анализа: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб, 2000. 45 с.
- Bell C. R., Constance L. Chromosome numbers in *Umbelliferae* // Amer. J. Bot. 1957. Vol. 44. № 7. P. 565–573.
- Cerceanu-Larrival M. T. Plantules et pollens d'Ombelliferes // Memoires du Museum national d'histoire naturelle. Ser. B, Bot. T. 14. 1962. 166 p.
- Cerceanu-Larrival M. T., Roland-Heydacker F. The evolutionary significance of the ultrastructure of the exine in the *Umbelliferous* pollen grains // Linnean Society Symposium. Ser. N 1. 1976. P. 481–498.
- Downi S. R., Plunkett G. M., Watson M. F., Spalik K., Katz-Downi D. S., Valiejo-Roman C. M., Terentieva E. J., Troitsky A. V., Lee B.-Y., Lahham J., El-Oqlah A. Tribes and clades within *Apiaceae* subfamily *Apiioideae*: the contribution of molecular data // Edinb. J. Bot. 2001. Vol. 58. № 2. P. 301–330.

ПОДУШКОВИДНЫЕ РАСТЕНИЯ ЧУКОТСКОЙ ТУНДРЫ

Полозова Т. Г.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова

Изучение подушковидных растений наряду с другими жизненными формами проводилось во время Полярной экспедиции БИН РАН в 1973–74 и 1976–77 гг. на востоке Чукотского п-ова, в 1979, 1985–87 гг. на острове Врангеля, 1980–82 гг. на центральной Чукотке. Кроме того, были использованы богатые гербарные материалы, хранящиеся в гербарии БИН и Лаборатории растительности Крайнего Севера БИН.

Среди других регионов азиатской Арктики Чукотка выделяется абсолютным и относительным богатством подушковидных сосудистых растений: в чукотской флоре (940 видов) они представлены 61 видом (6,5%), тогда как на Ямале – всего 9 видами (2,2%), а на Таймыре 24 видами (3%). По числу видов среди них выделяются сем. *Rosaceae* (13 видов), *Caryophyllaceae* (11) и *Brassicaceae* (8). Среди подушковидных растений Чукотки половина представлены

облигатными подушковидными формами, остальные образуют подушки только в определенных, иногда узко локальных условиях, например, *Dryas punctata* (о. Врангеля, верховья р. Неизвестной), *Salix rotundifolia*, *Dryas integrifolia*, *Saxifraga oppositifolia* ssp. *smalliana* (нивальные экотопы в подзоне арктических тундр).

В пределах Чукотки число подушковидных растений и их роль возрастает с юга на север и с запада на восток – с 36 видов на западной Чукотке до 44 в Берингийском секторе и с 33 видов на южной Чукотке до 39 на о. Врангеля. В горных районах их роль выше как в видовом разнообразии, так и в растительном покрове по сравнению с низменностями. Большинство из них восточносибирско-западноамериканские или чукотско-западноамериканские виды, заметно участие циркумполярных видов. Примечательно, что 8 видов – эндемики региона: *Gastrolychnis triflora* ssp. *wrangolica*, *Papaver uschakovii*, *Oxytropis gorodkovii*, *O. wrangelii*, *O. uniflora*, *Potentilla anjuica*, *Eritrichium tschuktschorum*, *Artemisia senjavinensis*. По широтному распространению виды двух первых групп преимущественно арктоальпийские и метаарктические, а среди циркумполярных преобладают высокоарктические – *Stellaria edwardsii*, *Cerastium regelii*, *C. beeringianum* subsp. *byalinckii*, *Minuartia arctica*, *M. rubella*, *Papaver polare*, *Draba pauciflora*, *D. stenopetala*.

По своей экологии большинство подушковидных растений Чукотки – криоксеропетрофиты, образующие вместе с простратными кустарничками и лишайниками разреженные группировки в верхней части горнотундрового пояса, иногда занимающие значительные площади на открытых горных плато и более или менее крутых склонах. Обычны они также на каменистых осыпях, бровках горных террас, скальных останцах, на сухих руслах в горных долинах, на песчаных и галечных приозерных валах и приморских косах. В равнинных тундрах подушки растут в небольшом обилии на слабо задернованных пятнах голого грунта (это обычно виды pp. *Draba*, *Stellaria*, *Minuartia*). Наконец, имеется не очень обширная группа хионофильных видов, произрастающих на ложе стаявших снежников: *Minuartia biflora*, *Silene acaulis*, *Cardamine bellidifolia*, *Draba pauciflora*, *Papaver wahlpolei*, *Dryas integrifolia*, *Saxifraga cespitosa*, *Diapensia obovata*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *vulcanorum*. Будучи в своей массе ценофобными видами, некоторые из них все же встречаются и при высоком уровне задернения в криофитностепных и тундростепных сообществах – *Arenaria tschuktschorum*, *Papaver pulvinatum*, *Oxytropis vassilczenkoi* subsp. *substepposa*, *O. wrangelii*, *Saxifraga monticola*, *Eritrichium sericeum* subsp. *sericeum*. 1/3 подушковидных растений – облигатные кальцефиты или тяготеют к горным породам, обогащенным кальцием.

Характерные черты этой жизненной формы, как с точки зрения структуры, так и экологии, достаточно полно освещены в литературе (Заленский, 1948; Борисова, 1962; Культиасов, 1962; Хохряков, 1994; Волков, 2007; Mølgaard, 1982). Это плотное расположение большого числа радиальных медленно и равномерно нарастающих осей, минимальные (несколько мм) годовые приросты, акротонное ветвление, мелкие слабо расчлененные листья, открытые почки на поверхности подушки, слабое одревеснение побегов, короткие цветоносы, цветки и соцветия, расположенные во время цветения вблизи поверхности подушки, в течение всей жизни наличие главного корня, отсутствие или очень слабое придаточное укоренение, заполнение внутренних полостей органикой остающихся на стеблях отмерших листьев и минеральными частицами и, как следствие, создание компактного тела с одноуровневой ассимилирующей поверхностью.

Чукотские подушковидные растения, как правило, имеют небольшие размеры – диаметром до 10–15 см и высотой до 3–7 см. Самые крупные подушки встречены у *Silene acaulis* (до 30 см), *Potentilla biflora* и *Dryas integrifolia* (до 40–50 см). Большинство подушек относятся к травам, но среди них имеются также кустарнички (*Potentilla biflora*, *Diapensia obovata*, *Vaccinium uliginosum* subsp. *vulcanorum*, нивальная форма *Dryas integrifolia*) и полукустарнички – *Eremogone tschuktschorum* (трагакант), *Phlox alaskensis*.

Характерной чертой онтогенеза растений-подушек является раннее ветвление (на 2–3 год), длительный прегенеративный период (вступление в генеративную фазу на 10–15 год), очень продолжительный генеративный период и короткий постгенеративный. Возрастные состояния трудно определимы, т.к. в течение онтоморфогенеза наблюдаются в основном количественные изменения (увеличение массы и размеров подушки). Отмирание осей играет очень большую роль уже на самых ранних этапах формирования подушки, причем оно захватывает оси на достаточном протяжении, пополняя запасы органики внутри подушек. В генеративном состоянии достигается баланс между отмиранием и отрастанием новых осей, не вызывающий заметных изменений структуры. Сенильная дезинтеграция выражена слабо. Трудности семенной репродукции в экстремальных условиях компенсируются наличием постоянного источника семезачатков, продуцируемых долгоживущими генеративными особями.

Контрактивная активность главного корня, который функционирует в течение всей жизни, серьезно влияет на форму подушек, так как при стягивании образуется значительная разветвленная подземная стеблевая часть, а надземное тело подушки становится более плоским. Углубление достигает 5–7 см, во многих случаях заметно винтообразное движение вокруг вертикальной оси, о чем свидетельствует положение нижних ветвей подушки. Однако у части подушек это свойство отсутствует. Крупные придаточные корни крайне редки, но внутри некоторых подушек развиваются тончайшие волосовидные эфемерные корни, не выходящие за пределы подушки и иногда растущие внутри чехлов из листовой ветоши, одевающей стебли; их роль не ясна: возможно, они дополнительно снабжают растущие части водой и питательными веществами, содержащимися внутри подушки.

Положение по отношению к поверхности субстрата очень важно, особенно в экстремальных условиях (Тихомиров, 1973; Мазуренко, 1986; Хохлаков, 1994). В связи с этим подушковидные растения могут быть подразделены на две группы – погруженных и непогруженных (табл.).

Биоморфологические характеристики облигатных подушковидных растений Чукотки

Виды	Тип корневой системы	Тип нарастания осей	Наличие побегов дополнения	Число листьев розетки	Годичный прирост, мм	Малый цикл, годы
Непогруженные						
<i>Minuartia elegans</i>	ст	с	–	4–5	3–6	2
<i>Eremogone tschuktschorum</i>	ст	с	+	8–18	20–30	п/цкл
<i>Papaver polare</i>	ст	с	–	3–5	5–7	2–3
<i>P. pulvinatum</i>	ст	с	+	3–6	4–5	2–3
<i>P. wahlpolei</i>	ст	с	–	2–4	2–3	1–2
<i>Draba subcapitata</i>	ст	с	–	7–15	1,5–3	2–3
<i>Saxifraga cespitosa</i>	ст, пр	с	+	10–20	5–10	3
<i>S. moticola</i>	ст	с	–	16–24	2,5–3	2–3
<i>Oxytropis gorodkovii</i>	ст	м	–	4–5	1,5–2	п/цкл
<i>O. uniflora</i>	ст	м	–	4–5	1,5–2,5	п/цкл
<i>Eritrichium sericeum</i> subsp. <i>arctisibiricum</i>	ст, пр	с	+	11–18	5–7	3– п/цкл
<i>Erigeron compositus</i>	ст	с	–	10–13	1,5–3	2–3
Погруженные						
<i>Stellaria dicranoides</i>	ст, пр	с	–	6–12	2–3	3
<i>Minuartia obtusiloba</i>	ст, пр	с	+	6–8	2,5–4	2
<i>Gastrolychnis triflora</i>	ст	с	+	6–8	3–5	2
<i>Draba stenopetala</i>	ст	с	–	14–20	1–2,5	3
<i>Andrasace ochotensis</i>	ст	с	–	6–10	1,5–2	2–3
<i>Eritrichium tschuktschorum</i>	ст	с	–	11–15	2,5–3	3–4
<i>Novosieversia glacialis</i>	ст, пр	м	+	9–12	7–10	п/цкл
<i>Potentilla elegans</i>	ст	м	–	4–7	1,5–3	п/цкл
<i>P. uniflora</i>	ст, пр	м	+	4–5	2–4	п/цкл
<i>Artemisia borealis</i> subsp. <i>richardsoniana</i>	ст, пр	с	+	5–15	3–5	3– п/цкл
<i>Artemisia senjavinensis</i>	ст, пр	с	–	16–22	2–3,5	3

Примечание: ст – стержнекорневой, пр – придаточнокорневой, м – моноподиальный, с – симподиальный, п/цкл – полициклический.

Из приведенной таблицы видно, что развитие побегов из спящих почек внутри подушки связано с придаточным укоренением, а последнее чаще встречается у погруженных подушек.

Большинство изученных видов характеризуется верхушечным расположением цветков и соцветий и, следовательно, симподиальным нарастанием осей. Цикл монокарпических побегов, составляющих оси, продолжается нередко до трех и более лет: два первые года на побеге развивается розетка листьев, а на третий – терминальный розеточный или полурозеточный репродуктивный побег, который после плодоношения отмирает до места отхождения замещающих побегов (ветвление акротонное). Выяснить общую продолжительность жизни симподиальных осей не удалось, но у них есть своя цикличность и периодически они отмирают целиком. Отмирание осей наиболее заметно в центре подушки, где они имеют наибольший возраст. Побег дополнения закрывают бреши в теле подушки, но развиваются они далеко не у всех видов и в небольшом числе.

Из таблицы также видно значительное варьирование числа листьев розеточных побегов, что связано с их возрастом: в начале цикла розетка состоит из меньшего числа листьев, а ко времени зацветания побег набирает силу, в это же время закладываются почки, из которых разовьются замещающие побеги.

Фенотипическая изменчивость биоморфы у факультативных подушковидных растений помогает представить возможный ход преобразований в процессе эволюции этой своеобразной жизненной формы. Экологический ареал у факультативных подушек на Чукотке гораздо шире, чем у облигатных, и приобретение ими подушковидного облика связано с ограничением роста при воздействии неблагоприятных факторов. Это может быть температура, влажность или даже короткий период вегетации, как у хионофильных растений-подушек. Исходными представляются 2 типа биоморф: 1) стержне-придаточнокорневые стелющиеся, сочетающие в побеговой системе удлинённые плагиотропные сильно растущие побеги и укороченные ортотропные (pp. *Stellaria*, *Cerastium*, *Draba*, *Saxifraga*); 2) стержнекорневые многоглавые розеточные и полурозеточные с погружающимся разветвленным каудексом (pp. *Potentilla*, *Oxytropis*, *Artemisia*).

Литература

- Борисова И. В. Биолого-морфологическая характеристика травянистых подушковидных растений северного Казахстана // Проблемы ботаники. 1962. Вып. VI. С. 336–345.
- Волков И. В. Биоморфологические адаптации высокогорных растений. Томск, 2007.
- Заленский О. В. О температурном и водном режиме растений-подушек // Бот. журн. 1948. Т. 33. № 6. С. 571–581.
- Культиасов И. М. Некоторые особенности морфогенеза жизненной формы подушковидных растений // Докл. Тимирязев. с.-х. акад. 1962. Вып. 77. С. 575–579.
- Мазуренко М. Т. Биоморфологическая адаптация растений Крайнего Севера. М., 1986.
- Тихомиров Б. А. Пути и формы приспособления растений к среде Крайнего Севера // Проблемы биогеоценологии, геоботаники и ботанической географии. Л., 1973. С. 288–297.
- Хохряков А. П. Активная, а не пассивная жизненная форма // Природа. 1994. № 6. С. 36–41.
- Mølgaard P. Temperature observations in high Arctic plants in relation to microclimate in the vegetation of Peary Land, North Greenland // Arct. and Alp. Research. 1982. Vol. 14. N 2. P. 105–115.

**ФОРМИРОВАНИЕ И РАЗВИТИЕ ПАРЦИАЛЬНЫХ КУСТОВ *VACCINIUM VITIS-IDAEA* L.
НА НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА**

Прокопьева Л.В., Глотов Н.В.

Йошкар-Ола, Марийский государственный университет, Государственный природный заповедник «Большая Кокшага»

Детальный морфологический анализ структуры парциальных побегов брусники (Савиных, Прокопьева, 2006) выявил разнообразие их морфотипов. При этом возникает вопрос об относительных частотах морфотипов, возможных переходах одного морфотипа в другой в течение онтогенеза, о жизненном состоянии разных морфотипов. Для решения этих вопросов необходима массовая маркировка вновь возникающих парциальных побегов и прослеживание их судьбы в течение ряда лет. Исследование проводилось в 2005–2006 году на территории государственного природного заповедника «Большая Кокшага» Республики Марий Эл в сосняке зеленомошно-брусничном, возникшем после пожара 1921 г. Основные таксационные характеристики пробной площади: состав древостоя 10С+Б, возраст древостоя 60 лет, полнота 0,8, сомкнутость крон 0,7, класс возраста 3, бонитет 3. В подлеске встречается можжевельник обыкновенный (*Juniperus communis* L.). Возобновление отсутствует. В нижних ярусах наблюдается преобладание зеленых мхов с проективным покрытием 59,7%. Проективное покрытие брусники составляет 16,9%. По экологическим шкалам Д.Н.Цыганова (1983) местообитание характеризуется как влажнелесолуговые светлые леса с переменным увлажнением; переходными от небогатых к довольно богатым, бедными азотом, слабокислыми почвами.

В пределах исследованной пробной площади в 1999 г. регулярным способом (через 3 м) было заложено 30 постоянных учетных площадок размером 1 м². В 2005 г. на этих площадках и дополнительно (рядом с учетными площадками) были замаркированы свыше 600 молодых, появившихся в этом году надземных побегов брусники имматурного онтогенетического состояния. Маркировка проводилась в конце июня, в конце июля, в августе и сентябре. Соответственно был определен месяц возникновения побега.

Характеристику побегов брусники проводили для всех побегов, замаркированных на учетных площадках. Для каждого побега был определен балл жизненности (Прокопьева, Большунова, 2005; с дополнениями). Характеристика побегов представлена в таблице.

Характеристика молодых побегов брусники на учетных площадках

Балл жизненности	Объем выборки	Доля побегов определенного балла жизненности, %	Частота побегов с живой верхушечной почкой, %
1	142	36,2±2,43	71,1±3,80
2	168	42,9±2,50	92,9±1,98
3	82	20,9±2,05	97,6±1,69

Молодые (имматурные) парциальные побеги имеют чаще всего низкую и среднюю жизненность (баллы 1 и 2). Доля парциальных побегов высокой жизненности (балл 3) составляет около 20%. При баллах жизненности 2 и 3 частота побегов с поврежденной верхушечной почкой составляет не более 8%. В то же время частота таких же побегов при самой низкой жизненности (балл 1) составляет около 30%. Средний балл жизненности имматурных парциальных побегов в 2005 г. в данной ценопопуляции равен 1,85.

При наблюдении за маркированными побегами проводили учеты в конце вегетационного периода (начало ноября 2005 г.), в конце мая и начале августа – во второй вегетационный период (2006 г.). В начале авгу-

ста 2006 г. у всех парциальных побегов отмечали также структуру побега, онтогенетическое состояние. При маркировке побегов подсчитывали число листьев на побеге, определяли балл жизненности.

При дальнейшем наблюдении за парциальными побегами было обнаружено, что часть побегов погибла уже к концу вегетационного периода, часть – на следующий год. Для характеристики смертности имматурных парциальных побегов проводили трехфакторный дисперсионный анализ (перекрестная схема, модель I, одно наблюдение в ячейке). Факторы: 1) месяц образования парциального побега (июнь, июль, август-сентябрь); 2) балл жизненности имматурного парциального побега; 3) время гибели парциального побега (к ноябрю 2005 г., к маю 2006 г., к августу 2006 г.). Анализ проводился с использованием преобразования: $\varphi = \arcsin \sqrt{p}$, где p – частота гибели. При $p=0$ использовали преобразование $\varphi = \sqrt{\frac{2}{n}}$, где n – объем выборки (Янко, 1961).

Дисперсионный анализ показал, что все три фактора, а также все их взаимодействия незначимы ($P > 0,14$ во всех случаях). Таким образом, частота гибели парциальных побегов в первые два года жизни не зависит ни от жизненности парциального куста, ни от времени его формирования. Кроме того, частота гибели парциальных побегов в этом же году и после первой зимы также постоянна. Средняя частота гибели равна $2,5 \pm 0,004\%$.

Кроме того, несколько побегов (0,6%) в первый и второй учет были ошибочно отмечены нами как погибшие. Однако у них сохранились не обнаруженные при этих учетах живые почки, которые дали новые молодые побеги второго порядка в 2006 г.

В начале августа 2006 г. была описана структура побега. На следующий вегетационный период судьба побегов с живой верхушечной почкой и побегов с отмершей верхушечной почкой будет, естественно, различной. На рисунке 1 показано многообразие морфотипов, появившихся на следующий год от побегов с живой верхушечной почкой ($n=201$). Большая часть побегов (56,3%) продолжает нарастать верхушкой, то есть формируется двухлетний моноподиальный побег (рис. 1, Б). 19,7% побегов образуют один побег второго порядка (рис. 1, В), 6,7% – два побега (рис. 1, Г), и 0,4% – три побега (рис. 1, Д). Кроме того, в некоторых случаях происходит одновременно моноподиальное нарастание (верхушечной почкой) и формирование побегов второго порядка (рис. 1, Е, Ж). Были также обнаружены два парциальных куста, которые в течение вегетационного периода дважды давали приросты. В июне побег продолжал расти верхушкой, а в августе на новом побеге сформировался побег второго порядка (рис. 1, З). Нужно отметить, что в 15,3% случаев побег не дал никаких приростов (рис. 1, А).

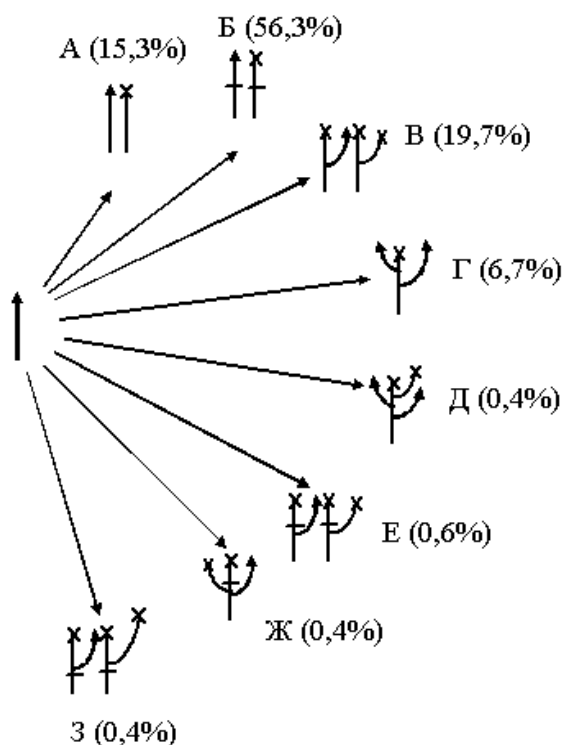


Рис. 1. Основные варианты морфоструктуры парциальных побегов брусники на второй год наблюдения для побегов с живой верхушечной почкой в первый год жизни (↑ – побег с живой верхушечной почкой; × – побег с отмершей верхушечной почкой; † – граница годичных приростов).

На рисунке 2 показано многообразие морфотипов, появившихся на следующий год от побегов с отмершей верхушечной почкой ($n=79$). Можно видеть, что здесь резко преобладает (70,9%) морфотип с одним побегом второго порядка (рис. 2, В). Даже если сопоставлять частоты морфотипов, появление которых возможно и для побегов с живой верхушечной почкой, и для побегов с отмершей верхушечной почкой, то различия статистически высоко значимы ($\chi^2=11,38$; $v=2$; $P<0,005$).

Имматурные парциальные кусты на второй вегетационный период могут остаться в этом же онтогенетическом состоянии либо перейти в другое. В основном другим онтогенетическим состоянием является виргинильное и только лишь два имматурных побега перешли в молодое генеративное не цветущее онтогенетическое состояние. Исходно имматурные парциальные кусты различались по жизненности и наличию верхушечной почки. Анализ показал, что вероятность имматурного парциального куста с живой или погибшей верхушечной почкой остаться на второй год в этом же онтогенетическом состоянии не зависит от жизненности парциального куста в прошлом году ($\chi^2=0,39$; $v=2$; $P=0,83$ и $\chi^2=2,08$; $v=1$; $P=0,15$, соответственно).

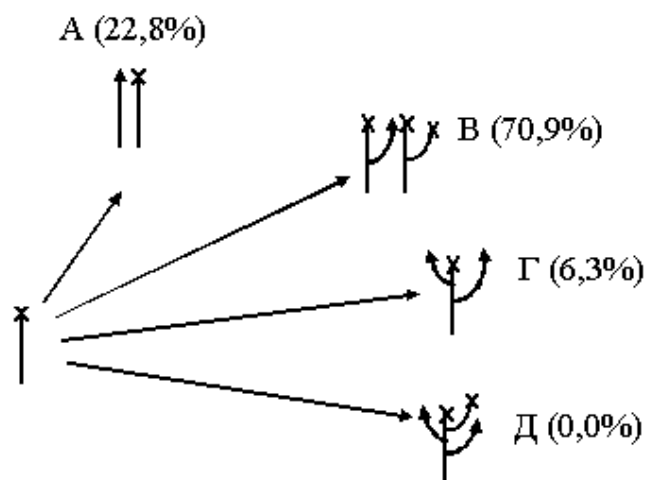


Рис. 2. Основные варианты морфоструктуры парциальных побегов брусники на второй год наблюдения для побегов с отмершей верхушечной почкой в первый год жизни (обозначения как на рис. 1)

Анализ распределения парциальных кустов по онтогенетическим состояниям в 2006 г. в зависимости от структуры побега в 2005 г. (с живой или отмершей верхушечной почкой) показал, что имматурные парциальные побеги с живой верхушечной почкой чаще остаются в этом же онтогенетическом состоянии (71,6%), а побеги с поврежденной верхушечной почкой чаще переходят в виргинильное онтогенетическое состояние (76,6%) ($\chi^2=70,78$; $v=1$; $P<10^{-20}$).

В 2006 г., кроме определения морфоструктуры и онтогенетического состояния парциальных кустов, определяли их жизненность. Жизненность имматурных парциальных кустов в 2006 г. зависит от их жизненности в 2005 г. незначительно ($\chi^2=10,46$; $v=4$; $P=0,034$). Имматурные парциальные кусты с низким баллом жизненности более чем в половине случаев не изменяют свою жизненность – это парциальные кусты, сформировавшие на следующий год небольшой годичный побег. Около 50% парциальных кустов повышают показатель своей жизненности с 1 до 2 баллов. Это связано с тем, что на второй год формируются более мощные годичные побеги по сравнению с первым годом. Имматурные парциальные кусты, имеющие в 2005 г. баллы жизненности 2 и 3, на следующий год могут понижать или повышать свою жизненность. Понижение жизненности связано с тем, что побеги не дают никакого прироста, при этом может повреждаться верхушечная почка, опадать листья. Повышение жизненности связано либо с тем, что побег не изменяет свою структуру, либо побег на следующий год формирует более мощный годичный побег.

Жизненность виргинильного парциального куста также зависит от того, какую жизненность он имел в прошлом году ($\chi^2=20,37$; $v=2$; $P=0,00004$). Можно отметить, что парциальные кусты с баллом жизненности 1 в 65% случаев переходят в виргинильное онтогенетическое состояние с этим же баллом жизненности. Лишь около 32% парциальных кустов повышают жизненность благодаря формированию более мощных побегов второго порядка. 70,5% виргинильных парциальных кустов балла жизненности 2 на следующий год переходят в виргинильное онтогенетическое состояние с баллом жизненности 1, что связано с небольшими приростами, повреждением верхушечной почки. Всего лишь 26% парциальных кустов остаются на этом же уровне жизненности.

В обоих случаях образование парциальных кустов виргинильного онтогенетического состояния высокой жизненности составляет единичные случаи. Имматурные парциальные кусты высокого балла жизненности 3 на следующий год в виргинильном онтогенетическом состоянии снижают жизненность до низкого 1 или среднего 2 уровня в большинстве случаев. Только 14,3% сохраняют жизненность на высоком уровне 3.

При накоплении данных за последующие годы можно будет получить характеристики онтогенетической судьбы разных морфотипов и оценить их роль в структуре популяций брусники.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ (06-04-49191-а) и гранта МарГУ (задание Минобразования РФ).

Литература

Прокопьева Л. В., Большунова М. А. Жизненность парциальных кустов брусники *Vaccinium vitis-idaea* L. // Популяции в пространстве и времени. Сб. материалов VIII Всероссийского популяционного семинара. Н. Новгород, 2005. С. 335-338.

Савиных Н. П., Прокопьева Л. В. Структура полицентрических особей брусники // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Сб. материалов II Всероссийской научной конференции. Йошкар-Ола, 2006. С. 275-277.

Цыганов Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойно-широколиственных лесов. М., 1983. 197 с.

Янко Я. Математико-статистические таблицы. М., 1961. С. 85-87.

ПОБЕГОВАЯ СИСТЕМА НЕКОТОРЫХ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ С ПОЗИЦИЙ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ

Савиных Н. П., Мальцева Т. А.

Киров, Вятский государственный гуманитарный университет

Структура растений в последнее время все чаще рассматривается с позиций модульной организации (Антонова и др., 1999; Марфенин, 1999; Савиных, 2000, 2007).

Изученные виды *Ranunculus sceleratus* L., *Caltha palustris* L., *Oenanthe aquatica* L., *Cicuta virosa* L. – кистекорневые травы, гигрогелофиты, обитающие на низких уровнях береговой зоны затопления, в зоне контакта берега и водного тела, прибрежных отмелях с глубиной до 20, иногда до 40 см (Папченков и др., 2003). Основные представители таких кистекорневых трав – растения поликарпические. Среди них есть и монокарпики с похожим строением подземных органов. Изучению и сравнению побеговых систем таких видов с целью выделения общих структурно-морфологических адаптаций к жизни в своеобразных условиях побережий посвящено данное сообщение.

Ranunculus sceleratus – яровой или озимый травянистый вегетативно-неподвижный моноцентрический монокарпик с ортотропными полурозеточными моноциклическими или дициклическими моноподиально нарастающими побегами.

Caltha palustris – поликарпический летне-зеленый коротко-корневищный вегетативно-неподвижный или вегетативно-малоподвижный моноцентрический малолетник (двулетник) с ортотропными полурозеточными дициклическими симподиально нарастающими монокарпическими побегами (МК), с возможной полной нормальной неспециализированной морфологической дезинтеграцией; гемикриптофит.

Oenanthe aquatica существует в виде двух жизненных форм: летне-зеленый коротко-корневищный вегетативно-неподвижный моноцентрический двулетник с ортотропными полурозеточными воздушными или водно-воздушными дициклическими МК или олигокарпический летне-зеленый коротко-корневищный вегетативно-малоподвижный малолетник с лежащими полурозеточными олигоциклическими воздушными или водно-воздушными МК, полной нормальной неспециализированной морфологической дезинтеграцией; гемикриптофит.

Cicuta virosa – олигокарпический летне-зеленый коротко-корневищный вегетативно-неподвижный многолетник с ортотропными полурозеточными воздушными или водно-воздушными симподиально нарастающими олигоциклическими МК, с полной нормальной неспециализированной морфологической дезинтеграцией; гемикриптофит.

Модель побегообразования многолетних видов, согласно терминологии Т. И. Серебряковой (1977), – полурозеточная симподиальная (рис. 1, Г). Нарастание побеговой системы монокарпиков (*Ranunculus sceleratus*, *Oenanthe aquatica*), олиго-, и поликарпических растений до первого цветения моноподиальное, определяет образование базального розеточного участка побега (рис. 1, А, Б, Ж). У побегов генеративных растений образуется удлинённая дистальная вегетативно-генеративная часть (Рис. 1, Б-З). Степень ветвления ее у рассматриваемых видов семейства лютиковые достигает V-VI порядков, зонтичных – до III-IV. Листорасположение очередное. В пазухах листьев образуются соцветия, вегетативно-генеративные побеги (параклади), либо почки, из которых впоследствии могут сформироваться подобные побеги. Моноподиальное нарастание после первого цветения у олигокарпических и поликарпических видов сменяется базисимподиальным.

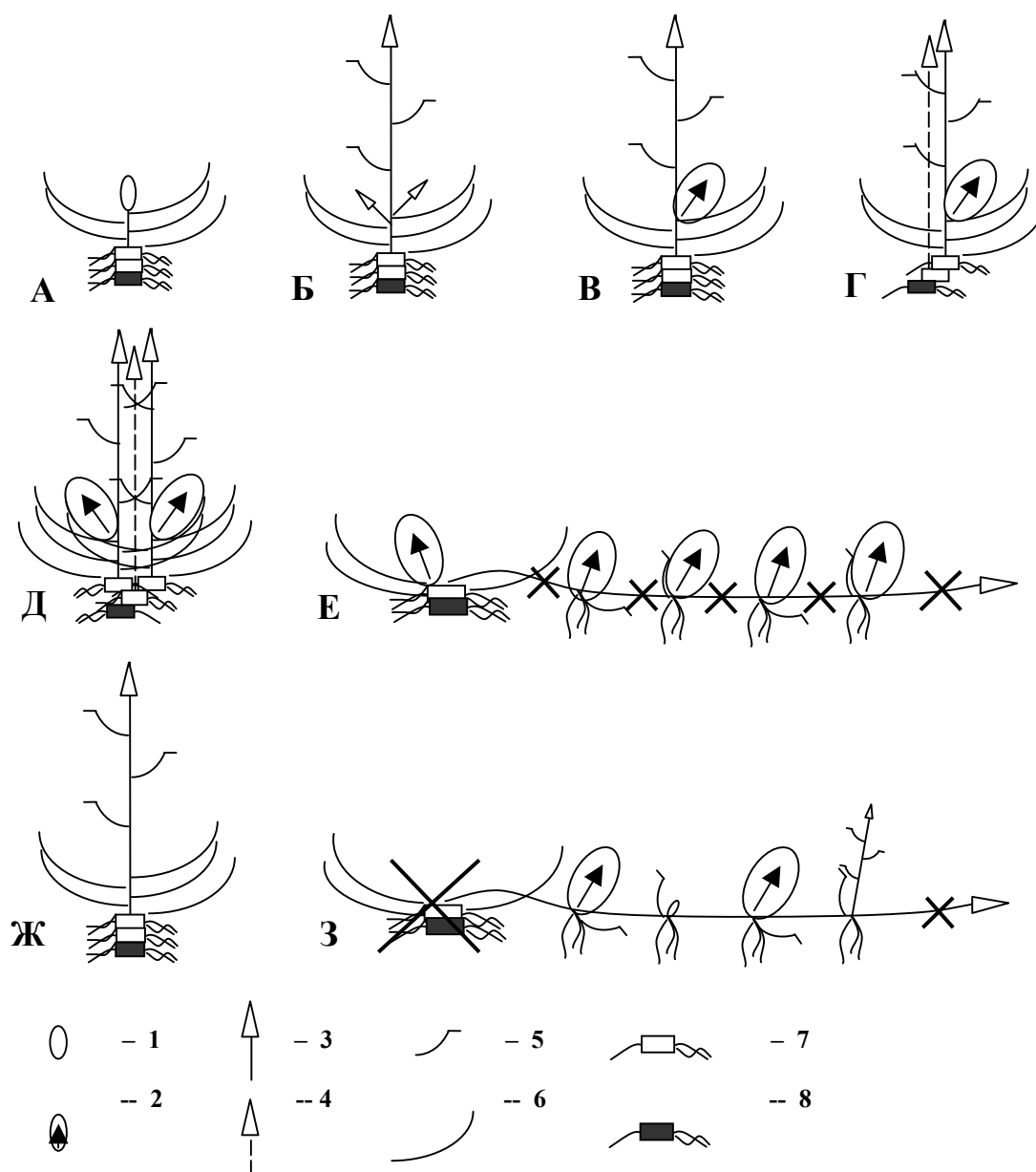


Рис. 1. Варианты строения и модели побегообразования модельных видов:

А – особь прегенеративного периода; Б – генеративная особь *Ranunculus sceleratus*; В, Г – генеративные особи *Caltha palustris*, *Cicuta virosa*; Д – образование компактного клона *Caltha palustris*; Е – образование диффузного клона *Caltha palustris*; Ж – монокарпическая форма *Oenanthe aquatica*; 3 – образование диффузного клона при полегании вегетативно-генеративной части побега олигокарпической формы *Oenanthe aquatica*;

1 – почка; 2 – розеточный побег с терминальной почкой возобновления; 3 – вегетативно-генеративный побег с терминальным соцветием; 4 – прошлогодний отмерший вегетативно-генеративный побег; 5 – лист удлиненной части побега; 6 – лист розеточной части побега; 7 – участок корневища одного года; 8 – отмерший участок корневища. Пазушные структуры на рисунке не показаны.

В строении побегового тела растения, согласно нашим представлениям (Савиных, 2000), выделяются модули трех категорий: элементарный (ЭМ), универсальный (УМ) и основной (ОМ). Категории модулей подобны таксономическим категориям, используемым традиционно в систематике. Категория «модуль» подразумевает не реальный структурный элемент, а определенный ранг или уровень их (структурных элементов) классификации и представляет собой одну из групп соподчиненных единиц, ступень определенной иерархии элементов тела растения. Поэтому любая категория модулей обычно представлена разными структурными образованиями. При этом каждое из них имеет пространственные и особенно временные характеристики. ЭМ закладывается в течение одного пластохрона и представ-

лен участком побега из нижележащего междоузлия, узла, листа или его производного, пазушной почки или сформированных из нее силлептических побегов. У изученных видов обнаружено 9 типов ЭМ, различных в зависимости от места расположения, а именно – структурно-функциональной зоны побега¹ (табл.).

Строение элементарных модулей

№	Характеристика элементарного модуля	1*	2	3	4	5
1.	Короткое междоузлие, лист срединной формации, не реализующаяся почка	НЗТ	+	+	+	+
2.	Короткое междоузлие, лист срединной формации, почка возобновления	ЗВ	–	+	–	+
3.	Короткое междоузлие, лист срединной формации, вегетативно-генеративный побег паракладий	ЗО	+	–	–	–
4.	Короткое междоузлие, лист срединной формации, вегетативный розеточный побег	ЗВ	–	+	–	+
5.	Длинное междоузлие, лист срединной формации, вегетативный розеточный побег	СЗТ	–	+	+	–
6.	Длинное междоузлие, лист срединной формации, вегетативно-генеративная почка	СЗТ	+	+	+	+
7.	Длинное междоузлие, лист срединной формации, одиночный цветок	ЗО	+	+	–	–
8.	Длинное междоузлие, лист срединной формации, вегетативно-генеративный побег (паракладий)	ЗО	+	+	+	+
9.	Длинное междоузлие, лист срединной формации, сериальный комплекс из двух пазушных структур одного порядка ветвления одного или нескольких типов: вегетативный, генеративный побег или паракладий	ЗО	+	+	–	–

* – Структурно-функциональная зона побега; 2 – *Ranunculus sceleratus*; 3 – *Caltha palustris*; 4 – *Oenanthe aquatica*; 5 – *Cicuta virosa*.

Очевидно, что число вариантов ЭМ невелико. Строение и порядок заложения ЭМ определены генетически, время заложения и число их регулируется условиями среды (Савиных, 2007). Типы их в составе отдельного растительного организма тесно связаны также с периодом его индивидуального развития.

Разнообразные сочетания ЭМ образуют структуру следующей категории – УМ – это одноосный побег, образованный в результате деятельности одной апикальной меристемы. У всех рассматриваемых видов это МК (в смысле И. Г. Серебрякова, 1952) или вегетативный ассимилирующий розеточный (на начальных этапах онтогенеза особи и в первый год развития монокарпического побега).

МК ортотропные полурозеточные дициклические у *Caltha palustris*, олигоциклические у *Oenanthe aquatica*, полициклические у семенных особей *Caltha palustris*, *Cicuta virosa*, *Oenanthe aquatica*; анизотропные полурозеточные дициклические у *Oenanthe aquatica* и *Caltha palustris*; у *Oenanthe aquatica* – еще и удлинённые моноциклические.

УМ в виде вегетативных розеточных побегов – МК в фазе вегетативного ассимилирующего побега (терм.: Серебряков, 1952), побег с неполным циклом развития или побег постгенеративных особей.

ОМ – пространственно-временная структура, формирующаяся на основе целого УМ или его части и закономерно повторяющаяся в строении зрелых генеративных особей – третья категория модулей. ОМ у изученных видов представлен побегами последовательных порядков. У *Ranunculus sceleratus*, *Cicuta virosa* это всегда МК. УМ в этом случае совпадает с ОМ. Это связано с ежегодной морфологической дезинтеграцией особей и вертикальным расположением побегов. У *Caltha palustris* и *Oenanthe aquatica* основной модуль может быть таким же. Но у ряда особей после цветения побег полегают и формируется недолговечная (из-за отмирания поздним летом части междоузлий) система полурозеточного анизотропного МК с боковыми ортотропными вегетативными розеточными и удлинёнными моноциклическими МК (рис. 1, Е, 3). Это обеспечивает вегетативное размножение и разрастание особей. Соответствие ОМ и УМ у кистекорневых гигрогеллофитов подтверждает еще раз высокую автономность последних.

Кистекорневые гигрогеллофиты наряду с типичными многолетниками поликарпиками, однолетниками и двулетниками-монокарпиками представлены особой биоморфой: двулетники вегетативного происхождения. С типичными многолетниками их сближает и отличает от типичных двулетников постоянное ежегодное формирование дициклических МК из почек возобновления. Многолетние части растений недолговечны, сохраняются только 2–3 года, поэтому их нельзя признать ни многолетниками, ни однолетниками вегетативного происхождения. Возобновление семенных особей в популяции сопровождается отмиранием большей части прошлогоднего побега. Несмотря на партикуляцию только трехлетних особей, можно утверждать, что связь между прошлогодним резидом и МК текущего года, видимо, только морфологическая. Способствует сохранению моноцентричности множество придаточных корней. Поэтому они значительно приближаются к группе однолетников вегетативного происхождения.

¹ Структурно-функциональные зоны монокарпических побегов выделены в соответствии с представлениями W. Troll (1964), Л. С. Мусиной (1977), И. В. Борисовой, Г. А. Поповой (1990): НЗТ – нижняя зона торможения; ЗВ – зона возобновления; СЗТ – средняя зона торможения; ЗО – зона обогащения; верхушечное соцветие.

Литература

- Антонова И. С., Лагунова Н. Г. О модульной организации некоторых групп высших растений // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 49-59.
- Борисова И. В., Попова Г. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 10. С. 1420-1426.
- Марфенин Н. Н. Концепция модульной организации в развитии // Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 6-17.
- Мусина Л. С. Эколого-морфологические взаимоотношения стержнекорневых и кистекорневых жизненных форм трав в некоторых группах сложноцветных: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1977. 14 с.
- Папченков В. Г., Щербаков А. В., Лапиров А. Г. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины // Тез. докл. на Всесоюз. конф. по высш. вод. и прибреж.-вод. растениям. Борок, 2003. С. 27-38.
- Савиных Н. П. Биоморфология вероник России и сопредельных государств: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2000. 450 с.
- Савиных Н. П. Модульная организация растений // Онтогенетический атлас растений: научное издание. Йошкар-Ола, 2007. Т. V. С. 15-34.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 391 с.
- Серебрякова Т. И. Об основных «архитектурных моделях» травянистых многолетников и модусах их преобразования // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1977. Т. 82. Вып. 2. С. 112-128.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. 1. Jena, 1964. 615 S.

ОНТОГЕНЕЗ И ФАЗЫ МОРФОГЕНЕЗА СПОРОФИТА *POLYPODIUM VIANEI* SCHMAKOV

Силаева Ж. Г., Державина Н. М., Ковынева С. В.

Орел, Орловский государственный университет

Polypodium vianei Schmakov – папоротник эндемик Алтая, гибрид между *P. vulgare* и *P. sibiricum* (Флора Алтая, 2005). Его сборы проведены в Чемальском р-не Республики Алтай в окр. с. Усть-сема, дол. р. Катунь, на правом берегу (51°38' с.ш., 85°46' в.д.). Растение ведет преимущественно петрофитный образ жизни, чаще встречается как обитатель плоских поверхностей скал, крупных обломков горных пород и крупных камней – платилитофит (Державина, 2005), реже – в щелях и нишах под камнями (хазмофит). Как и другие виды рода *Polypodium*, обитающие в России, он строго связан с определенными моховыми синузиями.

Растения для морфологических и анатомических исследований – спорофиты разных онтогенетических состояний и гаметофиты фиксированы в 70-80° этаноле, использован собственный гербарный материал и образцы SSBG (Барнаул).

Мы исходили из принципов периодизации онтогенеза растений, предложенных Т. А. Работновым (1950) для цветковых растений, дополненных А. А. Урановым (1975) и его учениками (Ценопопуляции..., 1976, 1988) и уточненных применительно к папоротникам Н. И. Шориной (1994) и И. И. Гуреевой (1997). Критериями выделения возрастных состояний спорофитов были форма и размеры вайи, их расположение, особенности строения ризомы, его ветвление, способность растения к споровому и вегетативному размножению, соотношение процессов новообразования и отмирания. Наименования спороносящих растений — *sp*₁, *sp*₂, *sp*₃ приведены по Н. Н. Лашинскому и Н. И. Шориной (1985). При определении длинно- и короткокорневищности использовали критерии, предложенные Е. Л. Любарским (1963) и М. А. Гуленковой (1976). Тонкими называли ризомы диаметром до 0,5 см, толстыми – диаметром 0,8–1,0 см и более, с хорошо выраженной запасающей функцией (Шорина, 1994).

Пререпродуктивный период включает возрастные состояния: зародыша, проростка, ювенильного, им-матурного и виргинильного спорофита. Репродуктивный период – молодого, средневозрастного и стареющего спороносящего спорофита. Пострепродуктивный период включает онтогенетические состояния субсенильных и сенильных спорофитов.

Учитывая гибридную природу этого папоротника, мы попытались обнаружить признаки, дополнительные к тем, которые используют систематики для различения этого и родительских видов в разных возрастных состояниях.

В связи с гетерофазной репродукцией зародыш спорофита (*em*) начинает формироваться на гаметофите с момента деления зрелой зиготы, проходит эмбриогенез и образует полярную структуру, готовую к органо-генезу или уже начавшую формировать корень на абаксиальной и бугорок (зачаток вайи и оси ризомы) на адаксиальной стороне заростка. Питание гетеротрофное.

Проростки (р), по И. И. Науялису (1979) – это молодые спорофиты, еще связанные с гаметофитами. От зародыша спорофита отличаются развитой одной вайей с дихотомирующей жилкой. В отличие от *P. vulgare*, проросток которого имеют цельную обратояйцевидную или линейную пластинку вайи (Державина, Шорина, 1985), этот вид обнаруживает сходство с *P. sibiricum*, образуя дважды – раздельную вайю (длиной до 30 мм) и корень (длиной до 25 мм), начинающий ветвиться до 2-го порядка. Черешок вайи значительно вы-

тянут в связи с ростом в моховом покрове. Хорошо развитый филлоподий и отделительный слой на границе с черешком еще не сформированы. Опушение дуговидными трихомами, характерными для вайий *P. sibiricum* (Гуреева, 2001) не обнаружено. Питание миксотрофное.

Ювенильные растения (*j*) – маленькие (высотой до 25 мм) розеточные растения с ортотропным ростом, иногда связанные с остатками гаметофита. Ризом выражен слабо. Пластинки вайий в числе 1–2 от дважды- до тройчато-раздельных как и у *P. sibiricum* (Гуреева, 2001); каждая доля, как правило, имеет две лопасти. Реже встречаются тройчато-лопастные вайи. Черешок уплощен. Соотношение длины пластинки и черешка – 3:8. От основания каждой вайи отходит по корню. У *P. vulgare* в этом возрастном состоянии описаны (Державина, Шорина, 1985) вайи в числе 1–5 цельные, обратноузколанцетные, и возрастная подгруппа ползучерозеточных (*j*₂) растений с полегающим ризомом. Нами ювенильные спорофиты с таким числом вайий и с полегающим ризомом не обнаружены. Можно предположить, что *P. vianei* быстрее проходит это возрастное состояние. Питание автотрофное.

Имматурные растения (*im*). Имеют плагиотропный ризом диаметром 1–2 мм на дорзальной стороне которого в 2 ортостихах (дистихоидный филлотаксис) располагаются вайи (от 1 до 4) длиной до 100 мм. Дистальный конец ризома уже выступает впереди от развернувшихся вайий, проксимальный заканчивается ортотропным участком, присущим ювенильному спорофиту. Годичные приросты достигают 10 мм. По всей длине ризом одет продолговато-треугольными чешуями. В основании они светло-коричневые, в средней части начинает формироваться участок темно-коричневого цвета, ближе к верхушке чешуи светло-желтые. Пластинки вайий от тройчато-раздельных до перисто-рассеченных с 2–7 парами слабо пильчатых перьев (сегментов). Жилкование открытое дихотомическое. Жилки заканчиваются в верхней эпидерме гидатодами. Филлоподий вайи уже выражен. Кладогенные корни располагаются двумя рядами на вентральной стороне ризома, ветвятся до 2-го порядка, формируя бахромчатую первично гоморизную корневую систему.

У взрослых неспороносящих растений (*v*) диаметр ризома достигает 2–4 мм, годичные приросты до 20 мм в длину. Ризом густо покрыт чешуями. Они также продолговато-треугольные, реже – яйцевидные, темно-коричневая полоса достигает середины. Пластинки вайий длиной до 200 мм, перисто-рассеченные. Число пар перьев – до 12. Перья продолговатые или продолговато-ланцетные, слабо пильчатые, расположены под углом к средней жилке и их верхушки слегка загнуты в направлении верхушки вайи. Жилкование открытое, вторичные жилки дважды-вильчатые, заканчиваются гидатодами. Соотношение длины пластинки и черешка – 1:1. Уже хорошо видны филлоподии от опавших вайий. Междоузлия выражены нечетко. Корневая система продолжает усиливаться, корни густо переплетаются, их ветвление достигает трех порядков. Остатки ортотропной части ризома начинают разрушаться или уже разрушились.

У молодых спороносящих растений (*sp*₁) ризом имеет длину до 100–150 мм и диаметр до 4–5 мм. Годичные приросты достигают 30 мм, что позволяет считать эти растения длиннокорневищными. На главной оси, как и у *P. vulgare*, выявляются зачатки боковых ризомов, закладывающиеся не регулярно. Они возникают ниже зачатка вайи, между вайями одной ортостихи и напротив вайи другой ортостихи. Чешуи на ризоме приобрели узко-ланцетную форму и стали по всей длине двуцветными (светло-коричневыми – по краю и темно-коричневыми – в средней части) – это диагностический признак. Ризом в изломе, как и у *P. vulgare* и в отличие от *P. sibiricum*, на вкус сладкий (диагностический признак). Процессы отмирания охватывают те участки ризома, которые сформировались не только в *j*, но и в *im* возрастных состояниях. Старые участки теряют чешуи и темнеют.

Вайи достигают длины 400 мм, число перьев – до 20. Они продолговатые, слабо пильчатые, их верхушки слабо заострены. Общая форма вайи – ланцетная с перьями, слегка загнутыми в сторону верхушки пластинки вайи. Как и у *P. vulgare* верхушка вайи оттянута. В верхней трети пластинки вайи развиваются сорусы, по 1–2 на каждом пере между средней жилкой и краем. У *P. sibiricum* они занимают положение ближе к краю пера. Пластинки вайий с нижней стороны по главной жилке и в основании средней жилки перьев покрыты узколинейными одноцветными (светлокоричневыми) чешуями. Вторичные жилки 2–3 вильчатые. Отношение длины пластинки к длине черешка – 1,2:1.

Корни ветвятся до третьего порядка и располагаются в 3 рядах: 1 ряд – на дорзальной поверхности ризома, 2 других – по бокам, ниже зачатков боковых ризомов. Максимальная длина корней – 210 мм.

У средневозрастных спороносящих растений (*sp*₂) происходит полное становление жизненной формы. Растения имеют максимальный диаметр ризома – 5 мм, в длину они достигают 200 мм и более (годичные приросты – 30–40 мм – длиннокорневищные растения). Трогаются в рост зачатки боковых ризомов, ветвление идет по типу бази- или мезотонии до второго порядка. Боковые оси соподчинены главной, благодаря апикальному доминированию. Их длина не превышает размеров материнской оси. Ризом одет типичными для вида двуцветными чешуями.

Вайи имеют максимальную длину – до 450–500 мм, форма их, как и в у *sp*₁ растений, ланцетная, чешуи по рахису и жилкам сохраняются. Число вайий на ризоме – от 6 до 8 (включая развернувшиеся на осях второго порядка) с обильным спороношением, охватывающим $\frac{3}{4}$ их длины. Сорусы округлые, без индузия, в двух рядах между

средней жилкой сегмента и его краем. Среднее их число на сегменте – 12–13. Вторичные жилки 3-х вильчатые. Отношение длины пластинки к длине черешка сохраняется. На ризоме имеются не только вайи, развернувшиеся в текущем году, но и те, которые разворачивались в прошлом году, т.е. трофоспорофиллы живут более года. Это дает основание считать эти растения, как и другие виды *Polypodium*, вечнозелеными. Кроме этого нами обнаружены в текущем году одиночные развернувшиеся вайи на позапрошлогодных приростах среди филлоподиев уже опавших вайий. Вероятно, некоторые зачатки вайий ведут себя по типу спящих почек у семенных.

Корневая система мощная, наблюдается густое переплетение корней.

На старых участках ризома продолжают процессы отмирания.

У старых спороносящих (*sp*₃) процессы отмирания явно преобладают над процессами новообразования. В тех случаях, когда отмирание достигает места разветвления ризома, происходит партикуляция с частичным омоложением возникающих партикул и куртина уступает место клону. Размеры годичных приростов (до 30 мм) позволяют считать эти растения длиннокорневищными.

Ризомы еще длинные – до 140 мм, диаметром в 4 мм, ветвление достигает 2–3 порядков. Развернувшиеся вайи находятся не только на оси 1-го порядка, но и на осях 2-го, реже – 3-го порядков. Старые участки ризома лишаются чешуй, его покровные ткани приобретает темно-коричневый цвет.

Форма пластинки вайи и ее размеры приблизительно такие же, как у молодых спороносящих растений. Спороношение захватывает только несколько верхних сегментов вайи. Отношение длины пластинки к длине черешка сохраняется.

Субсенильные и сенильные растения (*ss*, *s*) представлены небольшими партикулами (длина ризома – 30–55 мм, диаметр – 2–3 мм), ветвящимися до 2-го порядка.

Растения короткорневищные. Чешуи покрывают только верхушки ризомов.

Вайи по размерам и форме напоминают вайи имматурных растений, максимальное число сегментов – 7–8, спороношение отсутствует. Жилкование сегментов происходит до 2-го порядка. Черешок по длине превышает пластинку вайи.

Корневая система представлена несколькими корнями, ветвящимися до 2-го порядка.

Как видно из изложенного, в онтогенезе *P. vianei*, как и у *P. vulgare* (Державина, Шорина, 1985), прослеживаются следующие фазы морфогенеза: 1. Фаза первичной вертикальной розетки. Соответствует ювенильному возрастному состоянию. 2. Фаза диффузорозеточного ползучего неветвящегося короткорневищного растения. Соответствует имматурному и виргинильному возрастным состояниям. 3. Фаза диффузорозеточного ползучего неветвящегося длиннокорневищного растения. Соответствует возрастному состоянию молодых спороносящих растений. 4. Фаза диффузорозеточного ползучего ветвящегося длиннокорневищного растения. Соответствует возрастным состояниям зрелых и старых спороносящих растений. 5. Фаза диффузорозеточной ползучей ветвящейся длиннокорневищной партикулы. Соответствует возрастному состоянию старых спороносящих растений. 6. Фаза диффузорозеточной ползучей короткорневищной партикулы. Соответствует возрастным состояниям субсенильных и сенильных растений. Представлена обособленными ветвящимися и неветвящимися участками ризомов.

Таким образом, в онтогенезе *P. vianei* наблюдается смена биоморф: от розеточной ортотропной к безрозеточной плагитропной короткорневищной, затем – к длиннокорневищной. Кроме этого, вайи в онтогенезе существенно отличаются друг от друга вследствие усложнения формы. Это позволяет говорить о гетеробластии у этого вида. Словом, наиболее резкую трансформацию биоморфа *P. vianei* испытывает на первых этапах развития спорофита, в ювенильном возрастном состоянии. Имматурные растения уже приобретают черты, характерные для взрослых спорофитов.

Средневозрастное спороносящее растение *P. vianei* представляет собой длиннотонкорневищный, диффузорозеточный, дорсивентральный, ползучий, вечнозеленый, неявнополицентрический (с учетом выраженности и долговечности центров фитоценотической активности спорофита по Н. И. Шориной, 1994), травянистый многолетник, гемикриптофит, неэффективно вегетативно размножающийся, слабо вегетативно разрастающийся.

Литература

- Гуреева И. И. Равноспоровые папоротники Южной Сибири (систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Новосибирск, 1997. 33 с.
- Державина Н. М. Адаптации папоротников-эпилитов к экстремальным условиям обитания // Проблемы изучения растительного покрова Сибири. Матер. III междунар. конф., посв. 120-летию Гербария им. П. Н. Крылова. Томск, 2005. С. 128.
- Державина Н. М., Шорина Н. И. Об особенностях онтогенеза и сезонного ритма развития многоклетки обыкновенной (*Polypodium vulgare* L.) в разных эколого-фитоценотических условиях // Экологические и популяционно-онтогенетические исследования растений. Саратов, 1985. С. 76–98.
- Флора Алтая. Том.1 / Отв. ред. Р. В. Камелин. Барнаул, 2005. 340 с.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. 1975. №2. С. 7–34.

СТРОЕНИЕ ВТОРИЧНОЙ КСИЛЕМЫ ЭПИГЕОГЕННЫХ КОРНЕВИЩ НЕКОТОРЫХ ТРАВЯНИСТЫХ ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

Степанова А. В., Оскольский А. А.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Анализ строения вторичной ксилемы (древесины) широко используется в разных областях ботаники, в том числе для целей систематики и филогении. Традиционно объектами ксилотомии были преимущественно голокисильные (с высокой степенью лигнификации ксилемы) деревья и кустарники, и лишь в последние десятилетия внимание анатомов древесины стали привлекать растения других жизненных форм. Несмотря на это, ксилотомические исследования многолетних побегов травянистых растений остаются крайне немногочисленными; кроме того, они малоинформативны для целей систематики и филогении, так как в них анализируются лишь единичные виды. При этом признаки вторичной ксилемы травянистых растений часто выглядят как «аномальные», труднообъяснимые с позиций традиционной ксилотомии. Применение и модификация анализа вторичной ксилемы к многолетним побегам травянистых растений способны существенно расширить как круг объектов анализа, так и его возможности.

К многолетним травам в условиях сезонного климата относят растения, лишенные многолетних надземных побегов (Гатцук, 1976). Таким образом, у многолетних трав побеговая система состоит из однолетних надземных и многолетних подземных побегов; последние могут быть представлены, в соответствии с взглядами И.Г. Серебрякова и Т.И. Серебряковой (1965), эпигеогенными и гипогеогенными корневищами, клубнями или луковицами. Было показано, что анатомическое строение многолетних эпигеогенных корневищ двудольных обладает рядом существенных сходств с таковым многолетних надземных побегов древесных растений (Михайловская, 1980). В частности, эпигеогенные корневища характеризуются наличием активно действующего на протяжении ряда лет камбия, формирующего массивы вторичных тканей. Метаморфизированность клубней, луковиц и гипогеогенных корневищ затрудняет их сравнение с надземными побегами близкородственных древесных растений. Исследование анатомической структуры эпигеогенных корневищ с этой точки зрения могло бы значительно обогатить представления как о строении вегетативных органов, так и об эволюции жизненных форм.

В целях выявления специфики строения вторичной ксилемы эпигеогенных корневищ травянистых двудольных растений нами были проанализирована структура вторичной ксилемы у многолетних трав из родов *Bupleurum* L. (володушка, сем. *Apiaceae*) и *Potentilla* L. s.l. (лапчатка, сем. *Rosaceae*). Оба рода имеют хорошо очерченные границы и спорную внутривидовую систематику; включают небольшое количество древесных или полудревесных растений и многочисленные и разнообразные многолетние травянистые растения. И в роде *Potentilla*, и в роде *Bupleurum* кустарники предлагаются в качестве исходной жизненной формы (Шафранова, 1967; Neves, Watson, 2004; и др.). В настоящей работе изучено строение вторичной ксилемы многолетних подземных побегов 14 травянистых видов из рода *Bupleurum* и 19 видов из рода *Potentilla*. Также для сравнения исследованы надземные побеги кустарников *Bupleurum fruticosum* L. и *Potentilla fruticosa* (L.) Rydb.

Проведенное нами исследование показало, что в пределах обоих родов наблюдается широкое разнообразие признаков строения вторичной ксилемы. Большинство травянистых видов *Potentilla* и *Bupleurum* заметно отличаются по структуре вторичной ксилемы от кустарников, относящихся к тем же родам. Границы слоев прироста вторичной ксилемы в корневищах заметны у лапчаток чаще всего за счет кольца более крупных сосудов в ранней части прироста, у володушек – за счет обильной маргинальной паренхимы; полоска сплюснутых в радиальном направлении элементов, характерная для кустарников, у большинства травянистых видов лапчаток и володушек отсутствует. Тенденция к кольцесосудистости, отмеченная у обоих кустарников, прослеживается и у многих травянистых видов, но более слабо. У нескольких травянистых видов лапчаток и володушек слои прироста во вторичной ксилеме не выражены.

Сосуды у травянистых видов лапчаток и володушек, как правило, несколько уже, чем у кустарников из соответствующих родов (средняя ширина просветов сосудов равна 20 мкм у *Potentilla fruticosa* и 22 мкм у *Bupleurum fruticosum*), редко превышают 20 мкм в диаметре. Число просветов сосудов в ксилеме травянистых лапчаток и володушек может быть как меньше, так и больше, чем у кустарниковых видов; колеблется в диапазоне от 200 до 1000 на мм². Как правило, этот показатель имеет небольшие значения при сильной паренхиматизации вторичной ксилемы многолетнего побега. Сосуды обычно одиночные и в тангентальных и косотангентальных, реже радиальных цепочках; для образцов с сильной паренхиматизацией стебля характерно варьирование рисунка расположения просветов в пределах одного слоя прироста, и не имеют какого-либо закономерного типа распределения. Также для более паренхиматизированных древесин характерны округлые изодиаметрические очертания просветов сосудов, которые в древесинах, содержащих неперфорированные трахеальные элементы могут быть угловатыми и вытянутыми в радиальном направлении (у многих видов рода *Potentilla*).

Средняя длина члеников сосудов у травянистых лапчаток (от 92 до 211 μm) может быть как меньше, так и больше, чем у *Potentilla fruticosa* (162 μm). Среднее значение этого показателя у травянистых володушек (65 до 210 μm) меньше, чем у *Bupleurum fruticosum* (276 μm). Перфорации сосудов у всех изученных травянистых и видов кустарников простые. Поровость боковых стенок сосудов у многих видов травянистых лапчаток и володушек лестничная (вплоть до спиральной) или промежуточная между лестничной и точечной очередной, в то время как у кустарников она только точечная очередная. Особенности строения боковых стенок сосудов традиционно используются как надёжный показатель эволюционной примитивности – продвинутости голоксилных древесных двудольных; при этом лестничная поровость рассматривается как исходное, а точечная – как производное состояние (Frost, 1931; Яценко-Хмелевский, 1954 и др.). У многолетних же трав в родах *Potentilla* и *Bupleurum* имеет место обратный переход от точечной к лестничной поровости. По мнению Ш. Карлквиста, подобный переход, обычный во многих других травянистых таксонах, может быть обусловлен либо пролонгацией состояния признака из метаксилемы (педоморфозом), либо расширением и слиянием точечных пор. Такую вторично возникшую лесничную поровость Карлквист предлагает называть «псевдолестничной» (Carlquist, 1962, 2001).

Неперфорированные трахеальные элементы в древесине изученных травянистых растений представлены волокнами и трахеидами или только волокнами, у кустарников же – исключительно волокнами. У некоторых травянистых видов неперфорированные трахеальные элементы полностью отсутствуют; их вторичная ксилема образована только члениками сосудов и паренхимными клетками. Ширина просветов, толщина стенок и длина волокон и трахей сильно варьируют среди травянистых представителей в обоих изученных родах.

Аксиальная паренхима изученных нами травянистых растений двух типов – в тяжах из 2–3 относительно узкопросветных клеток с утолщенными лигнифицированными оболочками и в виде тонкостенных веретеновидных клеток, иногда образующих значительные массивы. У некоторых видов представлена только веретеновидная или тяжевая паренхима, у других видов – оба этих типа. Веретеновидные клетки могут полностью замещать все элементы вторичной ксилемы, кроме широких лучей и члеников сосудов.

Лучи у травянистых растений могут быть узкие (1–4 ряда клеток) и широкие (от 5 до 10 и более рядов). Широкие лучи, как правило, образованы клетками с тонкими нелигнифицированными стенками. Клетки узких лучей могут быть как лигнифицированными, так и нелигнифицированными. У некоторых видов травянистых лапчаток и володушек узкие лучи (как и неперфорированные трахеальные элементы и тяжевая аксиальная паренхима) отсутствуют, вся вторичная ксилема образована тонкостенными паренхимными клетками и члениками сосудов. Клетки как узких, так и широких лучей квадратные и близкие по форме к квадратным стоячие и лежащие, иногда встречается преобладание той или иной формы клеток.

В клетках сердцевины и широких лучей травянистых лапчаток обычны друзы; иногда их содержат и веретеновидные паренхимные клетки. В некоторых случаях по наличию друз хорошо заметны границы между широким лучом и массивами веретеновидной паренхимы. Для всех изученных видов группы *Rectae* рода *Potentilla* (*P. recta* L., *P. transcaspia* Th. Wolf, *P. taurica* Willd. ex. Schlecht) и только для них характерны веретеновидные кристаллоносные клетки, поделенные перегородками на отдельные камеры, каждая из которых содержит по одной друзе.

В широких лучах большинства видов травянистых володушек имеются лизигенные вместилища. У единичных видов травянистых лапчаток и володушек отмечено образование внутренней перидермы и явления, сходные с ядрообразованием (закупорка сосудов).

Таким образом, строение вторичной ксилемы многолетних побегов травянистых двудольных весьма разнообразно. Разнообразие комбинаций проводящих, запасующих и механических элементов в подземных органах травянистых растений было отмечено еще О.Н. Радкевич (1926).

Полученные нами данные позволяют проследить следующие ряды трансформации признаков вторичной ксилемы при переходе от кустарников к многолетним травам в изученных нами таксонах:

1. Исчезновение границ слоев прироста (тангентальных полос из сплюснутых утолщенных элементов, а также колец из более широких просветов сосудов).
2. Переход от точечной поровости сосудов к вторичной лестничной («псевдолестничной» по S. Carlquist (2001)).
3. Изменение очертаний просветов сосудов от угловатых к округлым.
4. Появление широких лучей, составленных крупными тонкостенными неодревесневающими паренхимными клетками.
5. Замещение неперфорированных трахеальных элементов, клеток узких лучей и тяжевой паренхимы веретеновидными клетками паренхимы.

Вывявленные ряды, включающие переходные состояния признаков, позволяют с определенной долей уверенности предполагать направленность эволюционных изменений указанных признаков вторичной ксилемы и, следовательно, возможность их использования для целей систематики и филогенетики тех таксонов, в

которых, как у *Potentilla* и *Bupleurum*, имел место переход от кустарников к травам. Очевидно, однако, что имеющийся материал недостаточен для широких обобщений, и сравнительное изучение строения вторичной ксилемы кустарников и трав в других группах растений представляет несомненный интерес.

Отмеченные нами особенности вторичной ксилемы характерны не только для корневищ многолетних трав. Они описаны также для многолетних побегов растений других жизненных форм: розеточных деревьев и кустарников, стеблевых суккулентов, подушек, полудревесных растений (Carlquist, 2001 и др.). Вероятно у этих побегов, как и у изученных нами корневищ, закономерности строения, в том числе направления эволюционных преобразований могут определяться балансом функций, отличным от такового у удлинённых побегов (усилением запасающей функции при ослаблении проводящей и механической).

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 06-04-48003.

Литература

- Гатцук Л. Е. Содержание понятия «травы» и проблемы их эволюционного положения // Проблемы экологической морфологии растений. Труды МОИП. 1976. Т. 42. С. 55–130.
- Михайловская И. С. Анатомические особенности корневищ некоторых многолетних трав. // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1980. С. 141–161.
- Радкевич О. Н. Развитие склеренхимы в осевых органах средне-азиатских гелофитов // Бюлл. САГУ. 1926. № 14. С. 145–160.
- Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И. О двух типах формирования корневищ у травянистых многолетних растений // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1965. Т. 70, Вып. 2. С. 67–81.
- Шафранова Л. М. О некоторых возможных путях перехода от кустарников к травам на примере рода *Potentilla* L.s.l. // Научн. докл. высшей школы. Биол. науки. 1967. Вып. 7. С. 70–76
- Яценко-Хмельевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.-Л., 1954. 337 с.
- Frost F. H. Specialization in secondary xylem of Dicotyledons. III. Specialization of lateral wall of vessel segment // Bot. Gaz. 1931. Vol. 91. N 1. P. 88–96.
- Carlquist S. A theory of the paedomorphosis in dicotyledonous woods // Phytomorphology. 1962. Vol. 12. P. 30–45.
- Carlquist S. Comparative wood anatomy. 2nd ed. Berlin, Heidelberg, 2001. 600 p.
- Neves S. S., Watson M. F. Phylogenetic Relationship in *Bupleurum* (Apiaceae) Based on Nuclear ribosomal DNA ITS Sequence Data // Ann. Bot. 2004. Vol. 93. P. 379–398.

РАЗВИТИЕ ФОРМЫ КРОНЫ *DIOSPYROS LOTUS* L. НА ОСНОВЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ РАЗНЫХ ТИПОВ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ

Фатьянова Е. В., Антонова И. С.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский Государственный Университет

Выделение стадий формирования пространственной структуры кроны хурмы кавказской проведено на основании современных представлений об онтогенезе древесных растений (Заугольнова, 1968; Чистякова, 1979; Попадюк и др., 1994). Временная продолжительность стадий устанавливалась для растений, произрастающих в естественных условиях на Черноморском побережье Кавказа в районе Большого Сочи и поселка Гагра. Исследовано порядка 1000 экземпляров от имматурной до старой генеративной стадии, а также более 2000 проростков. Местобитания характеризуются как открытые, светлые, воздушно-сухие, хорошо прогреваемые склоны вблизи постоянных и временных водотоков, некоторые – сильно нарушенные. На конусах выноса количество взрослых экземпляров особенно велико. Здесь хурма находится в первом ярусе, крона ее хорошо освещена. В сообществах с присутствием значительного количества хурмы развиваются кустарники *Paliurus spina-christi*, *Cornus mas*, виды рода *Crataegus*, деревья *Celtis australis*, *Ulmus campestris*, реже *Tilia caucasica*. Эти сообщества нередко развиваются между скалистыми крутыми склонами с *Pinus pitysua*. В данных местобитаниях хурма кавказская обильно плодоносит, там присутствуют растения разных возрастных стадий.

Выделены и описаны формы кроны растений от проростка, крона которого представлена одним побегом, до старого генеративного растения, форма кроны которого приближается к зонтиковидной (рис.1).

Проростки *Diospyros lotus* имеют высоту $84,8 \pm 1,5$ мм и развивают 4–6 листьев (рис.1, а). В условиях Черноморского побережья Кавказа к ювенильной стадии (рис.1, б) растения переходят на второй год жизни. Прирост их в этот период незначителен – $39,0 \pm 3,6$ мм, что связано с переходом молодых растений от питания запасами семени к самостоятельному существованию. В возрасте 2–3-х лет происходит отмирание более 99% молодых растений. В дальнейшем приросты оси особей увеличиваются. Начиная с 3–4 (5) года жизни, хурма кавказская образует боковые побеги в количестве 1–3. Эти побеги существуют недолго и отмирают через 1–2 года, выполнив функцию энергетического обеспечения роста. К концу ювенильной стадии развития (4–5–6 лет) хурма кавказская достигает высоты 40–50 см.

Продолжительность ювенильной стадии сильно варьирует у разных экземпляров в зависимости от светообеспеченности места обитания. Сравнение данных Т.И. Славкиной (1954) с нашими наблюдениями показывает, что развитие молодых растений хурмы кавказской протекает однотипно, но в более теплых условиях Средней Азии растения уже в первый год жизни достигают размеров и облика, соответствующих концу ювенильной стадии, наблюдаемой на Кавказе.

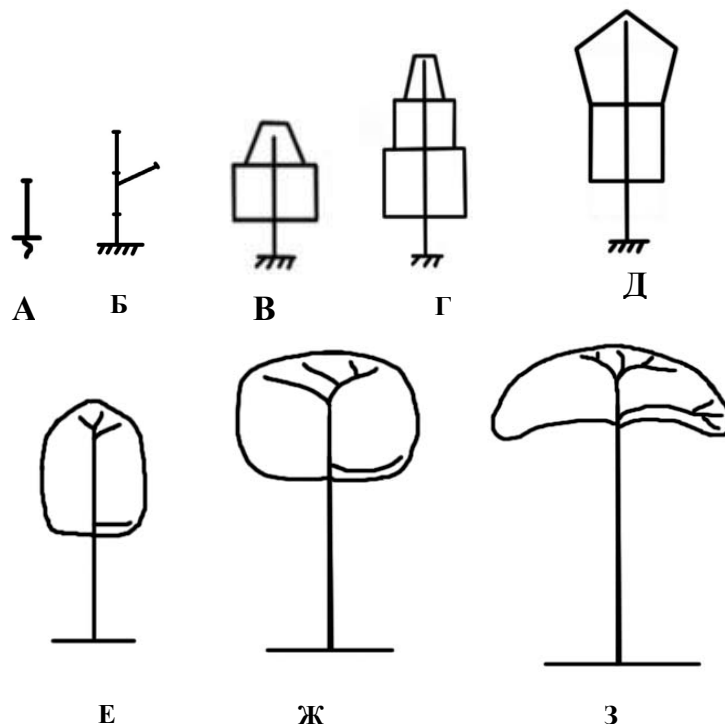


Рис. 1. Форма кроны хурмы кавказской на разных стадиях онтогенеза:

а – проросток, б – ювенильная (2–4–6 лет), в – имматурная (5–6–7–9 лет), г – виргинильная (7–9–10–12 лет), д – середина ранней генеративной (11–13 лет), е – конец ранней генеративной (20–25 лет), ж – средняя генеративная (20–25–60–80 лет), з – старая генеративная (80–120 лет и более)

Начиная с имматурной стадии (с 4–6 года жизни) хурма кавказская переходит к регулярному упорядоченному ветвлению, что приводит к формированию цилиндрической кроны с верхушкой в виде усеченного конуса (рис.1, в). Особенности ветвления осевого побега приведены на рис.2. Ежегодно за счет работы верхушечной почки ствол дерева имеет 2–3 периода роста за вегетационный сезон. В конце каждого из периодов образуются силлептические боковые побеги, образующие ярусы. При этом в первом периоде роста образуется самый длинный прирост и самые длинные силлептические боковые побеги. Второй прирост уступает первому по длине в 1,5–2 раза, соответственно меньше и его боковые побеги. Верхушечная почка у завершившего рост осевого побега слабо возвышается над последним ярусом боковых ветвей. Цилиндрическая форма кроны обеспечивается закономерно неравным приростом боковых осей на второй год жизни (рис.2). Все боковые побеги нарастают симподиально, формируя плоские побеговые системы (термин по Антонова, Азова, 1999), захватывающие пространство и энергетически обеспечивающие ростовые процессы (рис.3).

Имматурная стадия завершается в возрасте 7–9 лет. К этому моменту растение достигает высоты 4–6 м.

На виргинильной стадии (от 8–9 до 10–12 лет) сохраняется общий абрис кроны, которая выглядит как цилиндр с плавным переходом к верхушке (рис.1, г), что связано с разницей в длине боковых ветвей разного возраста. В начале ранней генеративной стадии растение сохраняет форму кроны, свойственную виргинильным особям. Однако уже на второй–третий год плодоношения крона расширяется в верхней части за счет интенсивного роста боковых ветвей (рис.1, д). При этом верхушечная почка стволового побега в течение нескольких лет образует все более короткие побеги, а затем отмирает. Ось переходит к симподиальному нарастанию. Трехмерная побеговая система на вершине дерева сменяется совокупностью плоских образований. Высота растения достигает 8–12 м. К концу ранней генеративной стадии (20–25 лет) дерево не имеет четко выраженной верхушки, лидерную позицию занимают несколько крупных ветвей в верхней части кроны (рис.1, е). На средней генеративной стадии (от 20–25 до 60–80 лет) крона продолжает расширяться, приближаясь к полушаровидной и шаровидной (рис.1, ж). Размеры дерева – 15–20 м. Среди побеговых комплексов

подавляющее большинство приходится на плоские, размер которых варьирует в связи с функцией в кроне. Основную листовую массу несут побеговые системы, живущие 2–4 года. Для хурмы кавказской характерен естественный ежегодный веткопад, связанный не только со старением ветвей кроны, но и с процессом плодоношения. Небольшие плоские побеговые системы регулярно опадают вместе с плодами после их созревания. Необходимое для кроны омоложение осуществляется пробуждением спящих почек. Развитие крупных ветвей взрослого дерева (с конца ранней генеративной стадии) происходит циклически, по единому плану. Молодая ростовая ветвь в верхней своей части формирует крупные (до 1,5 м) боковые побеги, что обеспечивает активный захват пространства. С возрастом размеры крупных ветвей и их количество уменьшается, начинают все более преобладать плодоносящие системы. По мере их отмирания и опадания вместе с созревшими плодами ветвь оголяется. Одновременно происходит систематическое пробуждение спящих почек в разных частях ветви. Большинство из них формируют некрупные короткоживущие плоские побеговые структуры с аналогичными функциями – генеративной и пластической. Эти структуры, в свою очередь, стареют, отмирают и опадают. Однако периодически в разных участках ветви пробуждаются спящие почки, формирующие крупные ростовые побеги (до 1,5 м длиной). На их основе образуются трехмерные побеговые структуры. Они сходны с системой осевого побега молодого растения по пространственному строению, но боковые побеги системы формируются пролептически по всему побегу. Их длина зависит от положения на материнском побеге. На этих новых направлениях роста цикл повторяется. Регулярная значительная потеря древесной биомассы – черта тропических предков хурмы кавказской (Яценко-Хмелевский, 1981).

На старой генеративной стадии разрастание кроны в боковом направлении приводит к зонтиковидной или близкой к ней форме (рис. 1, 3). Дерево имеет высоту до 18–25 м. В кроне продолжают циклические процессы старения и омоложения ветвей.

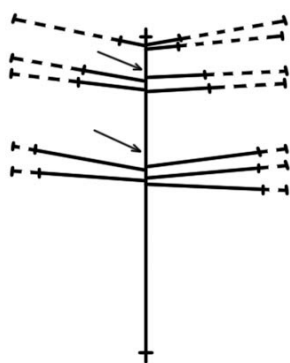


Рис. 2. Схема годичного прироста ствола молодых растений хурмы кавказской.

Стрелками показаны границы периодов роста. Пропорции периодов роста и размеров боковых ветвей сохранены. Пунктиром показано развитие боковых осей на второй год жизни

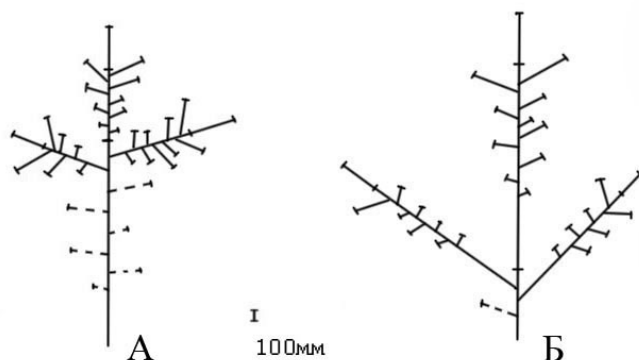


Рис. 3. Схема строения боковых ветвей хурмы кавказской в молодом возрасте

Приведены трехлетние ветви, сформированные на основе боковых побегов А – первого периода роста оси; Б – третьего периода

Таким образом, в формировании кроны *Diospyros lotus* на протяжении жизни растения наблюдаются две тенденции. В молодом возрасте, до потери лидерной оси (в возрасте 15–20 лет) форма кроны тяготеет к цилиндрической. Это определяется трехмерной побеговой структурой, которая образуется в результате деятельности апикальной меристемы осевого побега. У зрелых растений крона округлая: полушаровидная, шаровидная и впоследствии зонтиковидная. Это является результатом перехода функции кронообразования ко второму основному типу побеговых систем – плоским перьевидным ветвям. Крона взрослого растения хурмы кавказской существует в динамическом равновесии процессов старения и омоложения, где важную роль играет сбрасывание побеговых систем разного уровня, связанное с плодоношением и пробуждением спящих почек.

Литература

- Антонова И. С., Азова О. В. Архитектурные модели кроны древесных растений // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 3. С. 10–32.
 Попадюк Р. В., Чистякова А. А., Чумаченко С. И. и др. Восточно-европейские широколиственные леса. М., 1994. 364 с.
 Заугольнова Л. Б. Возрастные этапы в онтогенезе ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) // Вопросы морфогенеза цветковых растений и строения их популяций. М., 1968. С. 81–102.
 Славкина Т. И. Материалы к биологии хурмы (*Diospyros lotus* L., *D. virginiana* L., *D. kaki* L.). Ташкент, 1954. 104 с.
 Чистякова А. А. Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 1979. Т. 84. Вып. 1. С. 85–97.
 Яценко-Хмелевский А. А. Семейство эбеновые (*Ebenaceae*) // Жизнь растений. М., 1981. С. 101–103.

СТАНОВЛЕНИЕ БИОМОРФЫ *HIPPOCREPIS EMERUS* (L.) LASSEN SUBSP. *EMEROIDES* (BOISS. ET SPRUNER) LASSEN В ПРОЦЕССЕ ОНТОГЕНЕЗА

Цуцупа Т. А.

Орел, Орловский государственный университет

Изучение закономерностей становления биоморф в процессе онтогенеза, сравнительный анализ их организации помогают установить тенденций в структурной эволюции вегетативных органов у представителей отдельных таксонов. Преобразование микроструктуры органов растения в ходе его индивидуального развития является необходимым для выявления адаптационно значимых особенностей строения, способствующих приспособлению растительного организма к специфическим условиям среды.

В связи с этим нами исследовано изменение анатомической структуры вегетативных органов и формирование биоморфы *Hippocrepis emerus* (L.) Lassen subsp. *emeroides* (Boiss. et Spruner) Lassen, распространенного в Краснодарском крае, в Крыму, Албании, Югославии, Венгрии, Словакии, Чехии, Австрии, Швейцарии, Германии, Франции, Италии, (Ball, 1968). Данный вид произрастает в зарослях ксерофильных кустарников и редколесьях, смешанных лесах, арчовниках и можжевельниковых кустарниках, а так же в дубовых и сосновых лесах, на щебнистых склонах. Приурочен он к нижнему горному поясу (Васильева, 1987; Чернова, 1972).

Семена этого вида относительно крупные, коричневые, палочковидные, слегка сплюснутые в латеральном направлении. В зрелых семенах крупный зародыш, окруженный эндоспермом, дифференцирован на осевую часть, представленную гипокотилем и зародышевым корешком, и две мясистые семядоли, между которыми располагается почечка с одним листовым примордием.

Свежесобранные семена в лабораторных условиях прорастают плохо через 80-90 дней. Всхожесть низкая. Прорастание надземное, гипокотиллярное (Рис.1, I). Семядоли безчерешковые, узкообратнояцевидные (6-7 мм длиной, 1,3-1,5 мм шириной) с перисто-петлевидным жилкованием. Пластинки их дорзивентральные, амфистоматические, с 10-слойным мезофиллом, включающим два слоя вытянутых, плотно сомкнутых палисадных клеток, и 8-9 слоев округлых клеток с небольшой системой межклетников. Эпидермис с многочисленными крупными слегка погруженными устьицами. Покровные клетки многоугольные с ровными антиклинальными стенками. Черешки семядолей в поперечном сечении широкоседловидные, двупучковые. Пучки обособленно входят в основание пластинки, где и сливаются в одну срединную жилку. Семядольный след двупучковый, узел однолакунный. Семядоли в основании срастаются, образуя семядольную трубку длиной 1,0-1,5 мм. Эпикотиль главного побега от 5 до 15 мм длиной. Гипокотиль и корень у всхода достигают длины 15 мм и 10 мм соответственно. Главный корень – тетрархный.

Ювенильные растения (Рис.1, II) характеризуются развитием 4-6 тройчатосложных короткочерешковых (5-7 мм) дорзивентральных, амфистоматических, обратнояцевидных, цельнокрайних листьев с перисто-петлевидным жилкованием. Эпидермальные клетки адаксиальной и абаксиальной сторон пластинок распластанные, с извилистыми антиклинальными стенками. Устьица крупные, длина замыкающих клеток достигает до 60 мкм. Эпидермис включает членисто-головчатые волоски. Однослойная столбчатая хлоренхима представлена относительно короткими клетками. Губчатая ткань состоит из 3-4 слоев округлых клеток, с системой небольших межклетников. К нижней эпидерме примыкает слой из лопатных относительно мелких клеток, расположенных параллельно поверхности листа. Отдельные клетки мезофилла содержат флорафены. Средняя жилка армирована тяжем лубяных волокон. Клетки мезофилла прилистников заполнены дубильными веществами.

Рахисы ювенильных листьев в поперечном сечении седловидные, трехпучковые. Пучки с протофлоэмными одревесневшими волокнами. Под эпидермой расположены три слоя клеток хлорофиллоносной паренхимы. В центральной части рахиса основная паренхима представлена крупными округлыми клетками. Над медианным пучком располагается участок уголкового колленхимы. Выше прилистников происходит слияние всех пучков в один, который вновь разбивается на три тяжа в основании черешка, где формирует трехпучковый след. Узлы всех листьев трехлакунные.

Прилистники боковые, буро-коричневые, охватывающие базальную часть черешка с адаксиальной стороны. При опадании листьев, рахис отделяется выше места прикрепления прилистников, которые прикрывают собой пазушные почки. В течение первого вегетационного периода развивается от 6 до 9 метамеров главного побега. Семядоли, в пазухах которых закладываются одиночные боковые почки, отмирают через 30-35 дней от начала прорастания. В середине июля опадают нижние 5-6 листьев, верхние же листья остаются зелеными до конца вегетационного периода. Длина побега достигает 65-70 мм. Стебель покрыт многоклеточными волосками, особенно обильны они в верхней его части и полностью покрывают верхушечную почечку. Главный корень однолетнего растения достигает длины 80 мм и ветвится до корней второго порядка. Обладая контрактильной способностью, он полностью втягивает в почву гипокотиль, имеющий на большем своем протяжении корневое строение. На границе его первичной коры и флоэмы очень рано формируется пробка. Клетки феллодермальной паренхимы заполнены запасным крахмалом.



Различные стадии онтогенеза *Hippocrepis emerus* (L.) Lassen subsp. *emeroides* (Boiss. et Spruner) Lassen

I – проросток; II – ювенильное растение; III – побег, развившийся из терминальной почки корневища: А – базальная часть; Б – верхняя часть; IV – подземная часть побеговой системы многолетнего растения: крн. – гипогейное корневище, п.вз – побег возобновления, пч.вз – почки возобновления.

Зимой большая часть побега остается прикрытой лесной подстилкой, под защитой которой успешно перезимовывают почки возобновления. Весной следующего года, наряду с моноподиальным ростом главного побега, раскрываются в его основании несколько боковых почек. Одноосная особь переходит в фазу кущения и соответственно в иматурное возрастное состояние, длящееся один-два года. Высота растения в этот период достигает 50-60 см. Кроме главной оси развивается несколько боковых скелетных осей – побегов формирования. У двух- и трехлетних растений формируется от 2 до 4 скелетных осей с большим количеством метамеров и перистосложными многопарными листьями.

Листья иматурных растений содержат от 2 до 4 пар листочков. Пластинки их обратнойцевидные, цельнокрайние, с округлыми верхушками и округло-клиновидными основаниями толще ювенильных в ре-

зультате увеличения слоев столбчатой (до 2) и губчатой (до 4) паренхимы. Размеры клеток эпидермиса и извилистость их антиклинальных стенок уменьшаются, но увеличивается толщина наружных стенок и кутикулы. Несколько возрастает плотность устьиц в нижней эпидерме, в верхней эпидерме они расположены в основном вдоль средней жилки. Средняя жилка представлена одним пучком, армированным тяжем протофлоэмных волокон и колленхимой, образующейся со стороны нижней эпидермы. Клетки столбчатого мезофилла узкие, вытянутые, плотно сомкнутые, некоторые из них накапливают флорафены. Последние встречаются и в отдельных клетках губчатого мезофилла, большей частью тех, что примыкают к жилкам. Часть клеток граничащих с нижней эпидермой накапливают дубильные вещества.

Черешки листьев в поперечном сечении седловидные. Наружные стенки эпидермальных клеток сильно утолщены и покрыты складчатой кутикулой. Под эпидермисом дифференцируются два-три слоя хлоренхимы, прерывающейся на абаксиальной стороне в области медианной жилки тяжем колленхимы. На всем протяжении черешка три пучка: крупный – медианный и два мелких – латеральных, расположенных широкой дугой. Все пучки армированы тяжами склеренхимных волокон. Со стороны первичной ксилемы имеются группы клеток, заполненных дубильными веществами.

В верхней части побега формирования образуются побеги обогашения, несущие от 2 до 4 листьев, в пазухах которых закладываются боковые почки. К концу вегетационного периода листья опадают, верхушки боковых побегов отмирают. На следующий год роль почки возобновления берет на себя самая верхняя боковая почка, обеспечивая тем самым симподиальное нарастание боковых побегов. Скелетные побеги, сохраняя жизнеспособную верхушечную почку, продолжают моноподиальное нарастание.

С возрастом увеличивается мощность годичных побегов и длина многолетних осей. У взрослого вегетативного растения насчитывается до 6 скелетных стволиков. Побеги ветвления первого порядка развиваются мезотонно, длиной от 15 до 20 см, второго порядка – от 10 до 15 см.

Междоузлия верхней части однолетних побегов в поперечном сечении ребристые или четырехгранные. Снаружи имеется эпидерма обычного строения. Глубже расположена 7-слойная первичная кора. Три наружных слоя коры представлены тонкостенными клетками с хлоропластами, а в ребрах колленхимой. К последней примыкают протофлоэмные волокна крупных коллатеральных пучков, число которых колеблется от 4 до 9, крупные из них чередуются с более мелкими. Со стороны первичной ксилемы расположены группы клеток с дубильными веществами. Сердцевина состоит из округлых паренхимных клеток. Вторичное утолщение центрального цилиндра сопровождается заложением феллогена. В базальной части скелетных осей, к концу вегетативного периода, в слое паренхимы, отделяющей тяжи склеренхимных волокон от участков проводящей флоэмы, закладывается второй слой феллогена, возникает корка.

Уже в этом возрастном состоянии развивается мощная разветвленная система главного корня, углубляющегося до 50–80 см. Боковые корни в основном сосредоточены на глубине 10–20 см. В апикальной части ветвление слабое, боковые корни короткие, несут бактериальные клубеньки.

На четвертый год вегетации *H. emerus* subsp. *emeroides* переходит к репродукции. Как на скелетных, так и на побегах первого, второго и третьего порядков образуются открытые терминальные кисти из зонтиков. Период цветения длится 2 месяца. Ветвление систем побегов формирования достигает пятого-шестого порядков. В основании старых ветвей появляются недолговечные побеги дополнения, формирующие от 2 до 3 метамеров. Главный побег материнского куста достигает в этот период 150–200 см.

Ежегодно во флоэмной паренхиме базальной части многолетних побегов закладывается феллоген и формируется корка. Ксилема кольцесосудистая. Первичные сердцевинные лучи 2–4-рядные, кроме них во вторичной ксилеме формируются и вторичные лучи. В древесине прослеживаются крупные участки волокон, расположенные между кольцами сосудов. Все живые паренхимные клетки многолетних стеблей содержат крахмальные зерна.

Переход растения в генеративный период развития сопровождается образованием из добавочных почек заглубленных в почву аксиллярных комплексов семядолей подземных побегов с отчетливо развитой горизонтальной корневищной зоной. Гипогеогенные корневища, длиной до 40 см, включают небольшое число метамеров с удлинненными междоузлиями, чешуевидными или редуцированными листьями, почками и придаточными корнями, расположенными как в узлах, так и на междоузлиях (Рис. 1, IV). Однолетние молодые корневища, возникающие в генеративный период развития растения, в качестве первичной покровной ткани имеют эпидермис. Первичная кора (9–10 слоев) выполняет функцию запасаания крахмала. Система проводящих тканей относительно слабо развита и представлена 12–13 открытыми проводящими пучками. Клеточные стенки межпучковой паренхимы подвергаются раннему одревеснению. Вторичное утолщение стелы вызывает заложение на границе первичной коры и флоэмы феллогена и образование пробки. Прирост проводящих тканей в последующие годы незначителен, работа васкулярного камбия в основном ограничена первым годом жизни органа. Сердцевина выполнена округлыми крупными клетками, содержащими крахмальные зерна. Продолжительность жизни корневища 3–4 года. Придаточные корни, отходящие от корневищ, ди-, три- и тетраархные, со слаборазвитой системой проводящих тканей.

В первый же год развития терминальная почка корневища меняет направление роста с горизонтального на вертикальный и дает начало надземному олиственному побегу, формирующему парциальный куст (Рис, III).

При разрушении горизонтальных гипогеегенных корневищ происходит обособление парциальных кустов от материнского, что способствует вегетативному размножению и расселению растений. Рост надземных осей продолжается 5–8 лет, после чего они отмирают. Общую продолжительность онтогенеза особей с долговечными корневищами с учетом всего вегетативно возникшего потомства определить не удалось.

В зрелом генеративном состоянии *H. emerus subsp. emeroides* – геоксильный вегетативно-подвижный (посредством развития горизонтальных корневищ), стержнекорневой кустарник с прямостоячими удлиненными побегами и мономорфными корнями; фанерофит. По ритму сезонного развития ассимилирующей поверхности вид относится к весенне-летнезеленым растениям. По особенностям микроструктуры вегетативных органов он может быть отнесен к экологической группе мезофитов.

Литература

- Васильева Л. И. Род Вязель – *Coronilla* L. // Флора европейской части СССР. Л., 1987. Т. 6. С. 15–24.
 Чернова Н. М. Определитель высших растений Крыма. Л., 1972. 550 с.
 Ball P. W. *Dorycnium* Miller, *Tetragonolobus* Scop., *Hymenocarpus* Savi, *Securigera* DC., *Ornithopus* L., *Coronilla* L., *Hippocrepis* L., *Hammatolobium* Fenzl, *Scorpiurus* L. // Flora Europaea. Cambridge, 1968. Vol. 2. P. 172–173, 176–177, 182–185.

ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ У ВОДНОЙ ФОРМЫ *RORIPPA AMPHIBIA* (L.) BESS.

Шабалкина С. В., Савиных Н. П.

Киров, Вятский государственный гуманитарный университет

Rorippa amphibia (L.) Bess. (*Nasturtium amphibium* R. Br., *Sisymbrium amphibium* L., *Cochlearia amphibia* Ledeb.) – жерушник земноводный – голарктический вид с европейско-североафрикано-западно среднеазиатским умеренным ареалом (Цвелев, 2000), распространенный в Европе, Прибалтике, во всех районах Европейской части России, Западной и Восточной Сибири, Предкавказье и Южном Закавказье (Васильченко, 1939).

В связи со степенью погружения растения в воду и формой плодов в пределах вида выделено несколько форм (Васильченко, 1939). Водная форма *R. amphibia* f. *variifolia* DC, особенностям побегообразования которой посвящено данное сообщение, обитает на глубине 0,1–1,0 м в стоячих и проточных водоемах. Жерушник земноводный часто встречается в ручьях, канавах, в неглубоких озерах, по берегам небольших речек (Мавевский, 1964), на зарастающих мелководьях прудов, по окраинам болот, на заливных лугах у воды и в воде (Лисицына, Папченков, 1993).

R. amphibia f. *variifolia* это гигрогелофит (Папченков, 1985; Лапиров, 2003), травянистый поликарпический вегетативно-подвижный явнополицентрический малолетник вегетативного происхождения, с ранней полной специализированной морфологической дезинтеграцией.

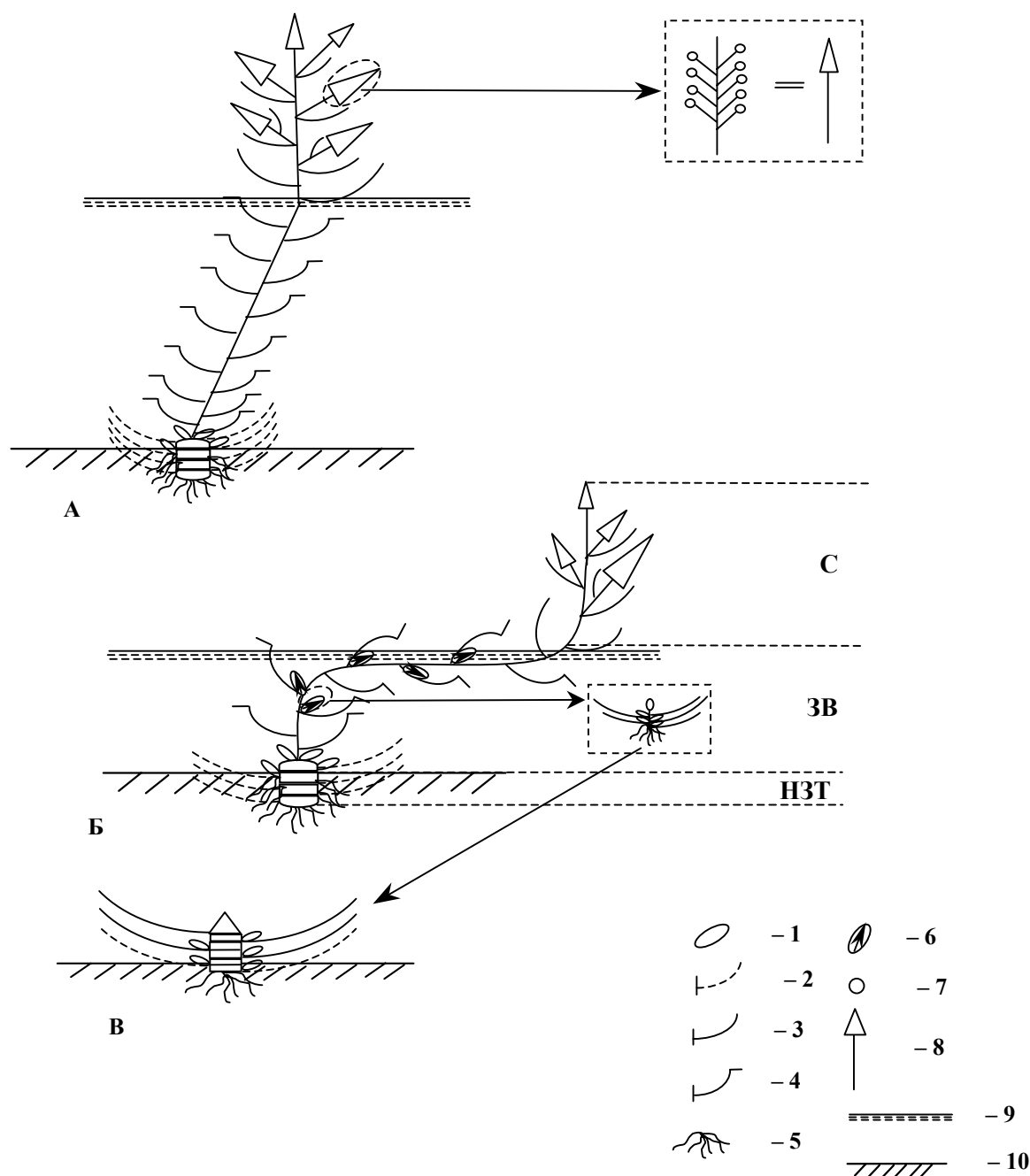
Вегетативно-генеративный побег *R. amphibia* f. *variifolia* – удлиненный озимый или дициклический монокарпический моноподиально нарастающий – состоит из геофильной и водно-воздушной части. Ортотропное направление роста позднее сменяется на анизотропное, растение как бы наплывает на открытую воду (рис. А, Б).

Геофильная часть побега в виде клубня продолговатой или округлой формы, имеет побеговую природу, выполняет закрепительную и запасную функции. Она образуется из укороченных нижних метамеров осеннего розеточного побега, располагается в донном грунте, закрепляя растение системой придаточных корней, которые отличаются по размеру и количеству. Первые – многочисленные тонкие разной длины. Корней второго типа – утолщенных с диаметром 3–7 мм и удлиненных – меньше.

На дистальном участке располагаются 4–6 почек, которые начинают развиваться при повреждении водно-воздушной части побега или при изъятии растения из воды и сохранении его в комнате во влажных условиях в течение 1–2 недель.

О способности геофильной части побега к сохранению более одного астрономического года и образованию побегов замещения из его почек пока не выяснено, поэтому при характеристике жизненной формы *R. amphibia* f. *variifolia* мы применяем термин малолетник, хотя, скорее всего, его нужно характеризовать даже как однолетник.

Водно-воздушная часть побега *R. amphibia* f. *variifolia* представлена однолетним участком длиной от 60 до 160 см, причем длина водной превышает часто таковую воздушной в 2–3 раза. В такой же закономерности изменяется и число метамеров. Вероятно, это связано с адаптацией к выносу соцветий в воздушную среду.



Побегообразование у *Rorippa amphibia f. variifolia*:

вегетативно-генеративный побег в конце мая – начале июня (А), в июне – июле (Б); дочерняя особь в сентябре (В): 1 – почка; 2 – отмерший лист; 3 – лист воздушной части побега; 4 – лист водной части побега; 5 – система придаточных корней; 6 – боковой силлептический вегетативный розеточный побег; 7 – цветок; 8 – кисть; 9 – уровень воды; 10 – уровень грунта; остальные обозначения в тексте

Число метамеров отличается не значительно, а разная длина побега связана с удлинением междоузлий водной части побега.

В строении монокарпического побега *R. amphibia f. variifolia* в соответствии с терминологией W. Troll (1964), Л. С. Мусиной (1976), И. В. Борисовой и Г. А. Поповой (1990) выделяем 3 структурно-функциональные зоны: нижняя зона торможения, зона возобновления, соцветие (рис. Б). Нужно отметить, что выделение средней зоны торможения у водной формы жерушника земноводного нецелесообразно, поскольку в этой части побега из пазушных почек без периода покоя образуются розеточные побеги. Также любая пазушная почка вегетативно-генеративного монокарпического побега потенциально способна к образованию силлептических укороченных розеточных побегов (рис. Б), что говорит о высокой регенерационной способности.

Нижняя зона торможения (НЗТ) – геофильная клубневидная часть побега округлой или продолговатой формы, имеющая до 8 метамеров с почками и корнями.

Зона возобновления (ЗВ) – разнородна, включает дистальный конец геофильного участка и фрагмент водно-воздушной части побега. Первый – длиной 1–2 см – образован обычно 6–9 метамерами, на котором развиваются вегетативно-генеративные и вегетативные побеги.

Фрагмент водно-воздушной части побега, включает 15–25 метамеров, составляя более 2/3 побега. Метамеры этой зоны с двумя типами листьев: нижние подводные листья гребенчато-непарно-перисторассеченные с линейными или нитевидными длинными долями; верхние – плавающие и воздушные – короткочерешковые или сидячие перисто-раздельные или цельные, продолговатые, по краю крупно-зубчатые, неравномерно зубчатые или почти цельнокрайние. Функции: ассимилирующая, вынос тела растения в воздушную среду и вегетативное размножение.

Соцветие (С) до 20 см длиной включает до 8 метамеров. В пазухах сидячих перисто-раздельных или цельных листьев развиваются отдельные соцветия и немногочисленные (1–3) параклады. В рамках универсального подхода всё соцветие будет синфлоресценцией (гетеротеическая кисть из кистей).

Флоральная единица – открытая простая щитковидная кисть, цветки которой распускаются в акропетальной последовательности. Междоузлия ее удлиняются по мере созревания плодов.

По мере роста и полегания побега, вследствие изменения условий или повреждения, в узлах ЗВ из пазушных почек развиваются силлептические укороченные розеточные побеги с системой придаточных корней.

Сначала в узлах появляются 3–4 придаточных корня белого цвета, длиной до 2 см. Обычно первые 2 листа дочерних особей, которые развиваются позднее, цельные, линейно-шиловидные, следующие (2–4 листа) – черешковые, цельные, продолговатые, цельнокрайние.

К моменту соприкосновения с грунтом они чаще всего желтеют, в нижней части стебля откладываются запасные вещества, базальные метамеры становятся составной частью геофильного участка побегов следующего года (рис. 1 В). В течение лета развиваются черешковые лировидные (2–4 листа) и перистораздельные листья с разной долей расчлененной листовой пластинки, похожие на листья срединной формации вегетативно-генеративного побега наземной формы *R. amphibia*.

В пазухе каждого листа обособленного розеточного побега закладываются открытые почки с системой побегов $n+1$ порядка. На данный момент нами обнаружены только вегетативные почки с листовыми зачатками.

С июля и в течение осени осуществляется полная дезинтеграция вегетативного или вегетативно-генеративного побега текущего года за счет фрагментации междоузлий с обособлением укороченных, ортотропных моноподиально нарастающих розеточных побегов с мощной системой стеблеродных однородных придаточных корней (рис. 1 В). В результате происходит вегетативное размножение, благодаря чему растение захватывает большую площадь за короткий срок, и постоянное омоложение *R. amphibia* f. *variifolia* путем распада материнского растения на несколько дочерних.

Розеточный побег такого типа с 7 листьями был выкопан в сентябре 2006 года. Наблюдения за ним проводили до конца марта 2007 года. В течение осени часть листьев базальной части побега пожелтели и отмерли. С ноября до конца января он оставался в виде двух листьев. В феврале начался интенсивный рост с образованием 6 побегов $n+1$ порядка, включающих 11, 15, 16, 18, 21 метамеров. Длина междоузлий изменяется от 5–7 мм в базальной части побега до 2–3 мм в дистальной. Вновь появившиеся листья – непарно-перисторассеченные, короткочерешковые, похожие на водные листья удлиненного вегетативно-генеративного побега.

Вероятно, в природе на период зимы также сохраняются несколько листьев розеточного побега. Также возможно, что растение перезимовывает в виде базального участка с укороченными метамерами, приобретая тем самым признаки гемикриптофита. Растения в виде выше описанных особей являются своеобразными вегетативными диаспорами.

Весной такие особи оказываются под водой, где продолжается дальнейшее их развитие. При этом в одних случаях формируются удлиненные верхнерозеточные вегетативные побеги с функциями расселения и вегетативного размножения; в других – вегетативно-генеративные с вышеперечисленными и семенного размножения функциями. У первых растений боковые розеточные побеги образуются раньше.

Таким образом, в развитии монокарпического озимого или дициклического побега можно выделить следующие фазы: почки (1), вегетативного розеточного побега с запасующим участком (2), вегетативно-генеративного полурозеточного побега (3), системы вегетативно-генеративного полурозеточного побега с развитыми боковыми силлептическими вегетативными розеточными побегами (4). В природе особи существуют в разных фазах развития и особи, и монокарпического побега: осенью – они в виде вегетативных розеточных побегов, летом особи с вегетативно-генеративными полурозеточными побегами или системой на его основе.

После морфологической дезинтеграции раметы развиваются по схеме: 2→3→4→морфологическая дезинтеграция→2 и т.д. Таким образом, поддержание популяции *R. amphibia* f. *variifolia* в основном вегетативное в виде полной ранней специализированной морфологической дезинтеграции.

Литература

- Борисова И. В., Попова Г. А. Разнообразие функционально-зональной структуры побегов многолетних трав // Ботанический журнал. 1990. Т. 75. № 10. С. 1420–1426
- Васильченко И. Т. Род 587. Жерушник – *Rorippa* Scop. // Флора СССР. М. –Л., 1939. Т. 8. С. 135–141
- Лапиров А. Г. Экологические группы растений водоемов // Гидробиотика: методология, методы: Материалы Школы по гидробиотике (п. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск, 2003. С. 5–22
- Лисицына Л. И., Папченко В. Г., Артеменко В. И. Флора водоемов Волжского бассейна: Определитель цветковых растений. СПб., 1993. 200 с.
- Маевский П. Ф. Флора средней полосы Европейской части СССР. Л., 1964. 880 с.
- Мусина Л. С. Побегообразование и становление жизненных форм некоторых розеткообразующих трав // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1976. Т. 81. Вып. 6. С. 123–132.
- Папченко В. Г. О классификации макрофитов водоемов // Экология. 1985. № 6. С. 8–13
- Цвелев Н. Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская обл.). СПб., 2000. 781 с.
- Troll W. Die Infloreszenzen. Bd. 1. Jena, 1964. 615 s.

ПОДСЕКЦИЯ

ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ

ОСОБЕННОСТИ МОРФОСТРУКТУРЫ КРОНЫ ДЕРЕВЬЕВ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ГОР ЮЖНОЙ СИБИРИ

Бажина Е.В.

Красноярск, Институт леса им. В. Н. Сукачева СО РАН

Форма кроны лесных древесных растений является результатом коррелятивного роста наземных органов и определяется генотипом дерева. При значительном морфологическом расчленении тела у растений наблюдается сложная иерархия морфогенетических циклов (Шафранова, 1990). Качественная специфика индивидуального развития древесных растений как модульных объектов определяется циклическим морфогенезом – наиболее важной их функциональной особенностью (Нотов, 1999). Цикличность их функционирования и развития находит структурное выражение и легко выявляется на макроморфологическом уровне.

Различия деревьев по форме кроны создаются неоднородностью признаков, отражающих характер роста побегов. В онтогенезе вследствие изменения морфогенеза побегов форма кроны постоянно и неуловимо меняется, отражая генотипические свойства тканей и действие экологических факторов (Минина, Третьякова, 1983). По мере развития дерева при переходе к женской и затем мужской сексуализации происходит постепенное снижение показателей вегетативного роста, что обуславливает изменения формы кроны (Горошкевич, 2004). Характер роста и формообразовательная активность растений изменяется также в зависимости от экологических условий, что приводит к формированию различных экотипов и рас.

Поливариантность онтогенеза свидетельствует о большой детерминирующей роли среды. В частности, на биометрические характеристики хвойных насаждений достоверное влияние оказывают рельеф и аэропромышленные загрязнения (Фомин, Шавнин, 2002). Установлено, что при любом фитоценотипе реакция на стресс и нарушения связана прямым или косвенным образом с изменением формообразовательной активности (Нотов, 1999). Факторы внешней среды оказывают как прямое, так и опосредованное влияние на формирование кроны, определяя показатели адаптивных признаков морфогенеза и роста дерева (Минина, Третьякова, 1983). Большое значение в создании формы кроны имеет угол отхождения ветки от центральной оси (Кондратьев, 1961, Третьякова, Бажина, 1995, Moorby, Wareing, 1963). Этот показатель тесно связан с возрастом дерева и также отражает его реакцию на условия среды. Показано, что у различных видов хвойных в условиях экологического стресса резко выраженный геотропически положительный рост может свидетельствовать об ослаблении адаптации особей (Третьякова, Бажина, 1995, Kagamimori et al., 1978, Morikawa et al., 1990).

Целью данного исследования являлось выявление особенностей морфоструктуры деревьев пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) в различных высотных поясах хр. Западный Саян.

Исследования проводили на модельных деревьях пихты в низкогорном (450 над у.м.), а также в среднегорном (700–900 м ур.м.) и в высокогорном поясе (1450–1500 м ур.м и выше). По климатическому районированию, районы проведения исследований принадлежат к Алтае-Саянской климатической области умеренного пояса (Алисов, 1956), которая характеризуется общим континентальным умеренно холодным климатическим режимом. Измерялись следующие показатели морфоструктуры дерева: высота, диаметр, проекция и протяженность кроны, локализация и протяженность женского, мужского и вегетативного ярусов, расстояние между мутовками, число и длина веток в мутовке, число и длина межмутовочных ветвей, угол отхождения веток от ствола. Кроме того, в каждом поясе с 25 деревьев в возрасте 150–200 лет проведен сбор 20–25 побегов различной сексуализации последних пяти-десяти лет. В лабораторных условиях проводился анализ побегов по следующим показателям: длина, диаметр, охвоенность, ветвление побегов женской и мужской сексуализации, длина, толщина и масса воздушно-сухой хвои, повреждения (некрозы и хлорозы) хвои (% и характер). Математическая обработка данных проводилась с использованием программы Microsoft Excel 2000.

Исследования показали, что деревьям пихты сибирской, растущим в горах Западного Саяна, присущи все специфические видовые особенности. Прежде всего, это узкопирамидальная форма кроны, которая создается строго отрицательным геотропизмом ствола, ярко выраженной апикальной доминантностью и плагитропизмом (диагеотропизмом) ветвей, а также четкая ярусность кроны по типам сексуализации (Третьякова, Бажина, 1995). Пирамидальная крона пихты сибирской создается мутовчатым ветвлением со значительным количеством межмутовочных ветвей, число которых у отдельных деревьев достигает 8–9 на метр по длине оси. Верхние ветви обычно растут под острым углом к оси дерева, средние и нижние – под прямым. Верхнюю часть кроны дерева (0,5–2,5 м) занимает женский генеративный ярус. Мужской генеративный ярус составляет большую часть протяженности кроны дерева и занимает до 77,8 м (80,2% от общей протяженности кроны). Таким образом, относительная протяженность мужского генеративного и вегетативного ярусов у пихты сибирской намного больше, чем женского.

Внешний вид и морфологические показатели деревьев пихты, растущих в низко- и среднегорном поясах, достоверно не отличаются. Результаты измерений среднегодового прироста свидетельствуют о снижении показателей вегетативного роста, по мере старения дерева (табл. 1). Минимальный среднегодовой прирост (13,7 см) по оси ствола отмечен в верхней части кроны (женский генеративный ярус), тогда как нижняя вегетативная часть кроны характеризуется максимальным приростом (23,7 см). У деревьев, растущих в высокогорном поясе, внешний вид и форма кроны значительно изменяются. Прирост по оси ствола у них снижается почти в два раза, менее значительно уменьшается длина ветвей и диаметр кроны. В тоже время, средние значения и размах варьирования одного из основных показателей, определяющих морфоструктуру кроны – угла отхождения ветвей от оси ствола в высокогорном поясе были несколько меньше, чем в низко- и среднегорном поясах хр. Западный Саян.

Таблица 1

Ростовые показатели модельных деревьев пихты сибирской по генеративным ярусам
(в числителе – крайние значения признаков, в знаменателе средние)

Местопроизрастания	Средний годичный прирост, см			Угол отхождения ветвей, °		
	в женском	в мужском	в вегетативном	в женском	в мужском	в вегетативном
низко- и среднегорный пояс	9,9-22,0	13,2-34,0	11,7-37,8	44-78	67-100	86-109
	13,7±1,97	18,8±3,17	23,7±3,40	65±5,1	83±5,7	96±3,9
высокогорный пояс	4,3-10,1	6,3-11,7	8,0-19,0	55-64	76-78	88-97
	7,2±2,92	9,0±2,68	13,5±5,48	59±4,4	77±1,2	93±4,6

Морфологические параметры побегов деревьев пихты сибирской, растущих в разных горных поясах также различаются (табл. 2, 3). С увеличением высоты местности происходит закономерное уменьшение прироста, диаметра и охвоения побегов, а также длины хвои. Это явление, очевидно, объясняется уменьшением вегетационного периода (в высокогорье начало вегетации сдвинуто приблизительно на 1-2 недели позже, а конец вегетационного периода раньше, чем в низкогорье). Наиболее сильно уменьшаются линейный прирост побегов, а также длина и степень повреждения хвои. При этом максимальное снижение этих показателей наблюдается у побегов и хвои женской сексуализации.

Увеличение степени повреждения хвои (хлорозы и некрозы) в верхнем поясе Западного Саяна (до 3,9-37,4%) может свидетельствовать о повышении уровня загрязнения среды. По мнению Н.П. Поликарпова с соавторами (Поликарпов и др., 1986), в связи с особенностями переноса воздушных масс и перехвата осадков горами следует ожидать концентрированного осаждения токсикантов в верхних частях горных систем избыточно влажных районов гор Южной Сибири. Характер повреждений практически не изменяется в разных экологических условиях. В основном это некрозы точечного, пятнистого и мозаичного характера.

Таблица 2

Характеристика побегов пихты сибирской в различных поясах хр. Западный Саян

Прирост, мм	Диаметр, мм	Ветвление, шт.	Число хвоинок на 10 см побега, шт.
низкогорье			
4,5±0,11	4,4±0,15	1±0,11	233±0,8
среднегорье			
2,9±0,50	3,7±0,43	1±0,11	213±48,3
высокогорье			
2,3±0,01	3,4±0,05	1,3±0,08	186±0,03

Таблица 3

Морфометрические показатели хвои пихты сибирской

Сексуализация побегов	Длина, мм	Ширина, мм	Повреждения	
			%	характер
низкогорье				
Женские	<u>15,4±2,1</u> 1,3	<u>1,3±0,03</u> 5,4	<u>1±0,1</u> 5,5	точечный пятна, мозаика
Мужские	<u>17±0,06</u> 45,9	<u>1,4±0,02</u> 7,69	<u>3,3±0,5</u> 121,4	
Вегетативные	<u>23,3±4,1</u> 30,4	<u>1,5±0,04</u> 66,6	<u>0,6±0,03</u> 77,4	
высокогорье				
Женские	<u>12,3±0,11</u> 4,2	<u>1,3±0,14</u> 6,1	<u>37,4±22,8</u> 9,8	точечный пятна, мозаика
Мужские	<u>14,2±0,17</u> 8,8	<u>1,4±0,20</u> 0,1	<u>17,6±12,72</u> 6,6	
Вегетативные	<u>19,7±0,49</u> 12,42	<u>1,6±0,20</u> 13,3	<u>3,9±0,31</u> 11,2	

Полиморфизм пихты сибирской по форме кроны исследован недостаточно. Ранее показано лишь уменьшение диаметра кроны у деревьев пихты с увеличением высоты местности (Киргизов, 1979). В горах Южной Сибири выделены три вариации по ширине кроны: пирамидальная (ширина кроны 2–3 м); ширококронная (3–4 м) и многовершинная (Кокорин, Милютин, 2003). Авторы отмечают, что эти вариации представляют по существу результат воздействия экологических факторов. Проведенные исследования свидетельствуют о возможности выделения в популяциях пихты сибирской «высокогорного» экотипа, характерного для горных растительных сообществ (900м над ур.м. и выше).

Работа выполнена при финансовой поддержке Красноярского краевого фонда науки и РФФИ, грант 08-04-00211, Енисей-2007, № 07-04-96810.

Литература

- Горошкевич С. Н. Связь роста и сексуализации в развитии ветвей как фактор половой дифференциации популяций кедрового // Лесоведение. 2004. № 6. С. 42–48.
- Киргизов Н. Я. Внутривидовая изменчивость и семеноводство пихты сибирской в Восточном Казахстане: Автореф. дис. ... канд. с.-х. наук: 06.03.01. Рига, 1979. 20 с.
- Кондратьев П. С. Закономерности формирования отдельных вегетативных органов дерева в разных типах леса и в разных зонах европейской части СССР: Автореф. дис. докт. степ. 1961. 32с.
- Кокорин Д. В., Милютин Л. И. Формовое разнообразие пихты сибирской в южных районах Средней Сибири// Лесоведение 2003, № 4, с. 32–35
- Минина Е. Г., Третьякова И. Н. Геотропизм пол у хвойных. Новосибирск, 1983. 198 с.
- Нотов А. А. О специфике функциональной организации и индивидуального развития модульных объектов// Журн. общ. биол. 1999. Т. 60. № 1. С. 60–79.
- Поликарпов Н. П., Чебакова Н. М., Назимова Д. И. Климат и горные леса Южной Сибири. Новосибирск, 1986. 226 с.
- Третьякова И. Н., Бажина Е. В. Морфоструктура кроны и состояние генеративной сферы у пихты сибирской в нарушенных лесных экосистемах близ озера Байкал // Известия РАН. Сер. Биол. 1995. № 6. С. 685-692.
- Фомин В. В., Шавнин С. А. Влияние горного рельефа и агропромышленных загрязнений на биометрические характеристики сосновых древостоев // Экология. 2002. № 3. С. 170–174.
- Шафранова Л. М. Растение как жизненная форма (К вопросу о содержании понятия «растение») // Журн. общ. биол. 1990. Т. 51. № 1. С. 72–89.
- Kagamimori S., Akira O., Takashi S. A plant indicator of air pollution and human health in Japanese rural communities // Environm. Res. 1978. Vol. 17. N 1. P. 33.
- Moorby J, Wareing Ph. F. Ageing in woody plant // Ann. Bot. 1963. Vol. 27. N 106. P. 291–308.
- Morikawa Y., Marujama Y., Tanaka N., Jnoie T. Forest declines in Japan: mature Cryptomeria japonica declines in the Kanto plains // 19th World Congr. Sci Forest: JUFROs 2nd Century. Montreal, 5–11 Aug. 1990. P. 397.

ЭФФЕКТ ЗАЩЕЛАЧИВАНИЯ НА СТРУКТУРНУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ЯДЕР И ЯДРЫШЕК КЛЕТОК ПОБЕГОВОЙ И КОРНЕВОЙ МЕРИСТЕМЫ ПШЕНИЦЫ ПРИ ПРОРАСТАНИИ

Баранова Е. Н., Гулевич А. А.

Москва, Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной биотехнологии РАСХН

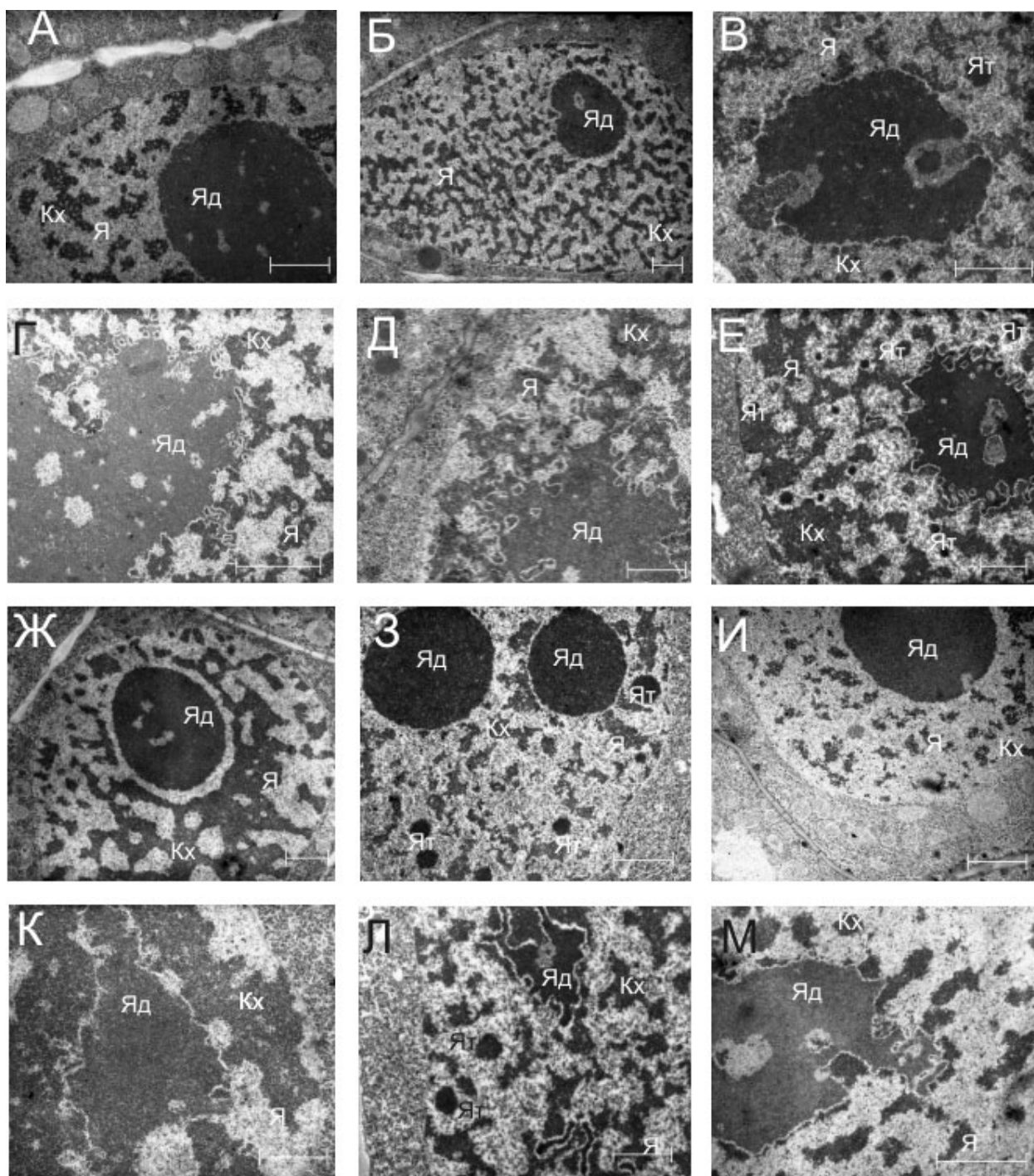
Верхушечная (побеговая) и корневая меристематические ткани – это недифференцированные растительные ткани, клетки которых способны многократно делиться. В меристематической ткани происходят как обычные для делящихся клеток процессы, связанные с клеточным циклом, так и специфические процессы, связанные с реакцией на вызовы окружающей среды, которые могут, в конечном счете, приводить даже к наследуемым эпигенетическим изменениям адаптивного характера (Finnegan et al., 2005; Sheldon et al., 2008), связанным с метилированием, ацетилированием гистонов и другими, регулируемыми экспрессию механизмами (He et al., 2003).

Одной из реакций на действие абиотических факторов может быть замедление или полное блокирование делений, путем задержки клеточного цикла на определенной стадии, вероятнее всего профазе. Следствием этого является накопление клеток в G₂ фазе, а также нарушение митоза – аномальный митоз и другие нарушения. Другим проявлением должно быть изменение экспрессии генов, вызванных сигнальным ответом, связанным с генетически детерминированными ответами на воздействия. И, наконец, изменения, проявляющиеся в эпигенетических изменениях хроматина, структурных или регуляторных компонентах ядра. В верхушечной меристеме могут проявляться также изменения, связанные с блокированием FLC (Sheldon et al., 2008) и вызывающие изменения, индуцирующие переход к генеративному развитию.

В литературе описаны изменения ультраструктуры ядерного компартмента и ядрышек под действием абиотических воздействий. Так, описано увеличение количества необычных ядрышек «амебоидной» формы в апикальной меристеме побега пшеницы при яровизации. Также этот тип ядрышек был описан в побеговом апексе яровой пшеницы на ранних этапах замачивания (Аветисова, 1985, 1988). Выявление ультраструктурных параметров в ядерных компартментах апикальных меристем побега и корня на фоне действия факторов имитирующих природные абиотические стрессоры, в частности щелочной pH, позволит ответить на некоторые вопросы, связанные с отличиями ядер клеток этих двух активно пролиферирующих зон и происходящих в них преобразованиях. Воздействие pH на различные физиологические и биохимические параметры тщательно проанализированы в работе Э.Л. Климашевского (1991). Неоптимальные значения pH предположительно могут индуцировать ряд сигнальных путей, аналогичных проявляющимся при холодном стрессе (токсическом и оксидативным), однако, вероятнее всего, не вызывает действия осмотического компонента характерного для многих абиотических стрессоров, таких как холод, засуха, засоление (Баранова, Гулевич, 2006).

Зерновки озимой пшеницы *Triticum aestivum* L. проращивали на влажной фильтровальной бумаге в чашках Петри. Для замачивания и проращивания использовали растворы следующего состава: 0,1 М натрий калиевый фосфатный буфер pH 6,0 и 8,0, вода. Температура проращивания 18–22°C. На 3 сутки часть растений перемещали с pH 8,0 в чашки с буфером pH 6,0. Отпрепарированные под световым микроскопом апексы побега и кончики корня фиксировали через 4 суток после замачивания 2,5% глутаровым альдегидом на фосфатном буфере с добавлением сахарозы (pH 7,2) 4 ч с последующей дофиксацией 1% OsO₄ в течение 2 ч, заливали в смесь эпон-аралдит. Ультратонкие срезы контрастировали уранилацетатом и цитратом свинца и фотографировали в электронном микроскопе Хитачи Н-500 (Япония).

Клетки апикальных меристем побега и корня, пророщенных в условиях оптимума pH 6,0, имеют типичное для меристематической ткани строение. Наблюдается множество клеток на различных стадиях митотического цикла. Интерфазные и профазные клетки имеют крупное ядро с хорошо развитым ядрышком, расположенное в центре клетки. В цитоплазме содержится множество рибосом, как в свободном состоянии, так и прикрепленных к шероховатому эндоплазматическому ретикулуму. Наблюдается также незначительное количество пропластид и митохондрий. Крупные округлые ядра занимают около половины объема клеток. Диспергированный хроматин и глыбки и тяжи конденсированного хроматина равномерно распределены по всему объему ядра. В некоторых ядрах встречаются участки локальной деконденсации – микропуффы, вблизи которых отмечаются скопления интерхроматиновых гранул в виде кластеров. Ядрышки имеют типичное строение и содержат фрагменты гранулярного и рыхлого и плотного фибриллярного компонента. В единичных клетках латеральной зоны побеговой меристемы и в ряде клеток корневого апекса можно отметить ядрышковый организатор и примыкающий к нему приядрышковый хроматин. Ядерные тельца и светлые участки ядрышек, так называемые ядрышковые вакуоли, встречаются только в единичных клетках периферической зоны меристемы и в ряде начавших дифференциацию клеток, примыкающих к меристематической зоне. Атипичные «амебоидные» ядрышки с вытянутыми, разветвляющимися отростками отмечаются в периферической зоне меристем и в примыкающих молодых тканях, соответственно, 1–2% в корне и 3–5% в меристематической зоне побега.



Ядерный компартмент апикальных меристем побега (А,Г,В,Е,З,Л) и корня (Б,Д,Ж,К,И,М) пшеницы, пророщенных при pH 6,0 (А,Г,Б,Д), 8,0 (В,Е,Ж,К) и через сутки после переноса с pH 8,0 на pH 6,0 (З,Л,И,М)

Условные обозначения: я – ядро, яд – ядрышко, кх – конденсированный хроматин, ят – ядерные тельца

В корневой меристеме проросшей при pH 8,0 пшеницы отмечаются замедление утилизации крахмала в пропластидах. Делящихся клеток нет. Наблюдаются клетки имеющие сформированные конденсированные хромосомы расположенные в упорядоченной форме в светлой неструктурированной нуклеоне с сохранением ядерной оболочки, в норме при подобной компактизации хромосом ядерная оболочка отсутствует. Ядерный компартмент интерфазных и профазных клеток также имеет значительные отличия от нормы. Крупные ядрышки имеют типичную форму выраженные фибриллярные центры и развитый гранулярный компонент. Хроматин имеет резкое деление на светлую и темные зоны с высокой степенью конденсации гетерохромати-

на. Конденсированный хроматин имеет форму тяжей или сетки имеет четко выраженное отделение от ядрышка, часть глыбок конденсированного хроматина ассоциирована с ядерной оболочкой. В ряде клеток наблюдается наличие конденсированного хроматина подобного собранным хромосомам с одновременным сохранением фрагментов атипичного амeboидного ядрышка.

Апикальная меристема побега растений проросших при pH 8,0 не содержит делящихся клеток и находится предположительно на стадии средней и поздней профазы митотического цикла. Структура ядер и их форма имеет значительные отличия от нормы.

Хроматин имеет участки диспергированного хроматина, а также тяжи и разветвленную сеть конденсированных участков с ячеистой структурой. В различных участках ядра наблюдается большое число ядерных телец неизвестной этиологии, представляющих собой структурированные образования различного размера шаровидной формы, окруженные светлым ореолом нуклеомемы. Рядом с частью этих телец можно отметить микропуффы и интерхроматиновые гранулы. Ядрышки имеют тонкую светлую окантовку, отделяющую их от приядрышкового хроматина. Количество «амeboидных» ядрышек и их разветвленность несколько увеличены по сравнению с контролем.

Ядра клеток корневого апекса проростков, помещенных на pH 6,0 после проращивания на pH 8,0, содержат крупные гранулярные ядрышки с сильно деконденсированным хроматином и глыбками равномерно распределенного конденсированного хроматина не ассоциированного с ядерной мембраной. Ряд клеток сохраняет нарушенную морфологию ядра с длинными параллельными тяжами, часть конденсированного хроматина ассоциирована с атипичными ядрышками, что свидетельствует о невозможности выхода клетки из блока одной из фаз клеточного цикла. Наблюдаются отдельные клетки с аномальным митозом. Цитоплазма более светлая и содержит свободные рибосомы гладкий эндоплазматический ретикулум, светлые митохондрии и пропластиды.

Меристема побега проростков пшеницы, помещенных на pH 6,0 после проращивания на pH 8,0, содержит ядра с сохранившиеся изменениями, возникшими при прорастании при pH 8,0. Наблюдаются отдельные клетки с аномальным митозом, вероятно свидетельствующем о нарушении цитоскелета при делении. Структура хроматина в профазе и интерфазе соответствует норме: представлена глыбками конденсированного хроматина, равномерно распределенными в ядре, однако часть клеток сохраняет ядерные тельца, наблюдаемые до перемещения из pH 8,0. Ядрышки сохраняют тонкую светлую окантовку. Количество «амeboидных» ядрышек также несколько превышает контрольный показатель.

Обнаруженные изменения позволяют впервые: 1. идентифицировать различия в реакции ядер корневой и верхушечной апикальных меристем растения; 2. идентифицировать «амeboидные» ядрышки в корневой меристеме и прилегающих формирующихся тканях; 3. подтвердить увеличение количества и разветвленности «амeboидных» ядрышек в ответ на абиотический стрессор; 4. установить специфические изменения в ультраструктуре ядра, выражающиеся в изменении структуры конденсированного хроматина, образовании ядерных телец, ассоциированных с участками конденсированного хроматина в верхушечной меристеме; 5. отметить нарушения митотического цикла, вызывающие появление аномальных митозов и блокировку клеток в одной из фаз клеточного цикла, предположительно поздней профазе в верхушечной меристеме и разных уровнях профазы и анафазе в корневой меристеме, вызванные вероятно повреждением цитоскелета, в ряде случаев необратимом; 6. при повреждениях ядер в корнях наблюдалось сохранение ядерной оболочки при полностью сформированных хромосомах, что связано либо с нарушением деконденсации хромосом после образования ядра и замедлении G1 фазы, либо с нарушением процесса выхода удвоенного набора конденсированных хромосом с цитоплазму по окончании профазы, что также может быть вызвано нарушением цитоскелета.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 07-08-00610-а.

Литература

- Аветисова Л. В., Шапошников Я. Д., Кадыков В. А. Изменения ультраструктуры ядер клеток апекса побега пшеницы в процессе прорастания // Онтогенез. 1988. Т. 19. № 2. С. 181–190
- Аветисова Л. В., Кадыков В. А. Ультраструктура клеток апикальной меристемы пшеницы, развивающаяся при низких положительных температурах 1. Структура ядра // Цитология. 1985. Т. 27. С. 28–32
- Баранова Е. Н., Гулевич А. А. Проблемы и перспективы генно-инженерного подхода в решении вопросов устойчивости растений к засолению // С.-х. биология. 2006. № 1. С. 39–56.
- Климашевский Э. Л. Генетический аспект минерального питания растений. М., 1991. 416 с.
- Finnegan J. E., Kovac K. A., Jaligot E., Sheldon C. C., Peacock J. W., Dennis E. S. The downregulation of *Flowering Locus C* (FLE) expression in plants with low levels of DNA methylation and by vernalization occurs by distinct mechanisms // Plant J. 2005. Vol. 44. P. 420–432.
- Sheldon C. C., Hills M. J., Lister C., Dean C., Dennis E. S., Peacock W. J. Resetting of *Flowering Locus C* expression after epigenetic repression by vernalization // PNAS. 2008. Vol. 105. N 6. P. 2214–2219.
- He Y., Michaels S. D., Amasino R. M. Regulation of flowering time by histone acetylation in *Arabidopsis* // Science. 2003. Vol. 302. P. 1751–1754.

ИНТЕГРИРОВАННЫЙ ПОДХОД К ПРОЦЕССУ МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ

Бойко Т. А.

Пермь, Пермская государственная сельскохозяйственная академия

Для представителей семейства сосновые (*Pinaceae*) характерным типом микориз является эумицетная хальмофаговая эктомикориза по классификации И.А.Селиванова (1981). Микориза этого типа образуется преимущественно агарикоидными базидиомицетами, реже гастеромицетами, сумчатыми и несовершенными грибами. Эктомикориза характеризуется метаморфизированными корнями, которые превращаются в микоризные окончания различной формы: булабовидные, четковидные, вильчатые, папоротниковидные, коралловидные. Для микоризных окончаний характерно отсутствие корневых волосков, их функцию выполняет грибной мицелиальный чехол, сплошным слоем покрывающий поверхность сосущего корешка.

У семян, отобранных для анализа из постоянных лесных питомников Пермского края, имелись микоризы, которые располагались по всей корневой системе. Во всех проанализированных выборках не оказалось ни одного безмикоризного растения. Этот факт подтверждает облигатный характер микосимбиотрофии у хвойных деревьев и указывает на присутствие микоризообразующих грибов в почвах лесных питомников.

Для оценки качества посадочного материала измерялись высота стволика, а также мощность развития корневой системы. Биометрические показатели семян из разных лесных питомников указывают на разнокачественность посадочного материала (рис. 1).

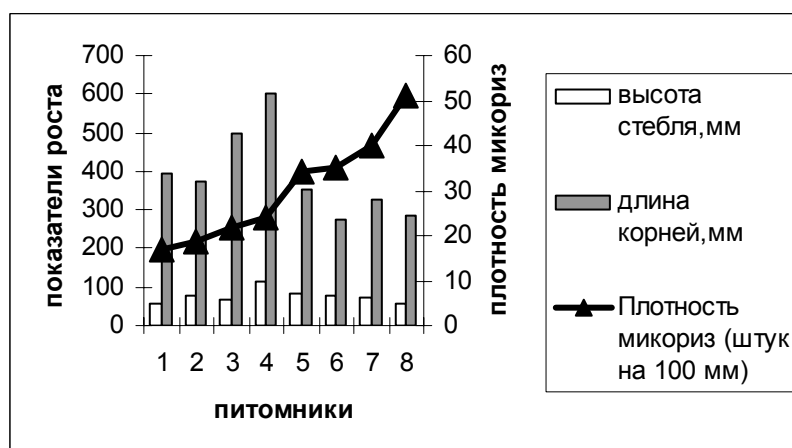


Рис. 1. Отношение показателей роста и микоризообразования двухлетних сеянцев ели (1 – Кудымкарский, 2 – Чайковский, 3 – Осинский, 4 – Кишертский, 5 – Соликамский, 6 – Красновишерский, 7 – Лысьвенский, 8 – Березниковский)

Положительная корреляция, проявляющаяся в средних показателях роста и плотности микориз, прослежена в питомниках (5, 6, 7). В питомниках (1, 3) низкие показатели роста стебля коррелировали с низкой интенсивностью микоризообразования. Сеянцы из питомника (8) отличались низкорослостью и высокой плотностью микориз. Обратная зависимость выявлена в питомниках (2, 4), где крупномерные сеянцы имели слабо развитые микоризы. Ни в одном питомнике не выявлена прямая зависимость между количеством микориз и мощностью корневой системы. Столь большой разброс вызван разнообразными причинами. Лесные питомники были заложены на почвах, различных по гранулометрическому составу и плодородию, поэтому на каждом из них изначально имелись неодинаковые условия для роста и образования микориз. Впоследствии эти различия усугубились проводимым комплексом агротехнических мероприятий в каждом конкретном хозяйстве.

Сравнительный анализ сеянцев хвойных пород, выращенных в разных хозяйствах, убеждает в недостаточности метрических критериев для их качественной оценки. При одинаковых показателях роста надземных органов растения могут существенно различаться по мощности корневой системы и обилию микориз. Доказано, что интенсивность микоризообразования является важным показателем состояния сеянцев хвойных пород, для которых микосимбиотрофизм является обязательным (Лобанов, 1971; Шубин, 1983).

При изучении анатомических срезов боковых окончаний корней, не преобразованных в микоризы, прослежено их быстрое опробкование. Только единичные корневые окончания не имели признаков опробкования экзодермы, были физиологически активными, и несли немногочисленные корневые волоски. Напрашивается вывод, что поглощательная способность корней двухлетних сеянцев ели определяется преимущественно количеством микоризных окончаний, которые остаются физиологически активными в течение всей жизни.

Количественная оценка интенсивности микоризообразования сопряжена с целым рядом методических трудностей. Для древесных растений с эктомикоризой традиционно используется показатель плотности микориз, который выражается количеством микоризных окончаний на определенной длине отобранных для анализа корней (Шемаханова, 1962; Лобанов, 1971). У взрослых деревьев для этого откапывается часть боковых корней, и расчет плотности микориз ведется обычно на 100 мм длины корня (Селиванов, 1981; Логинова, 1970). Применительно к сеянцам хвойных пород с относительно небольшой суммарной длиной корней, имеется возможность оценивать микоризность всей корневой системы. Для широкого использования в лесном хозяйстве В. И. Шубин (1983) предложил определять микоризность сеянцев по соотношению сформировавшихся микориз к числу сосущих окончаний по четырехбалльной системе: 0 – микоризы отсутствуют; 1 – микоризы составляют меньше четверти корневых окончаний; 2 – микоризы составляют от четверти до половины всех корневых окончаний; 3 – микориз больше половины всех корневых окончаний.

Анализ показал, что для интегрированной оценки микоризообразовательного процесса крайне важно учитывать количество образовавшихся коротких боковых окончаний, которые представляют собой потенциальные микоризы. Следовательно, по количеству коротких боковых окончаний, образовавшихся на корневой системе сеянцев, можно судить о потенциальных возможностях микоризообразования в конкретных лесных питомниках. По данному показателю в обследованных питомниках выявлены значительные различия.

Примечательно, что не прослеживается зависимость между мощностью корневой системы и количеством коротких боковых окончаний. Например, при одинаковой суммарной длине корневой системы сеянцы ели одной возрастной группы из Осинского и Чайковского питомников более чем в 3 раза различаются по количеству потенциальных микориз. Таким образом, по результатам анализа потенциального микоризообразования выделяется три группы питомников:

1) с низким уровнем потенциального микоризообразования – менее 100 сосущих боковых окончаний на корневой системе одного растения (1, 2); 2) со средним уровнем потенциального микоризообразования – от 100 до 200 окончаний (3, 4, 5); 3) с высоким уровнем потенциального микоризообразования – более 200 окончаний (6, 7, 8) (рис. 2).

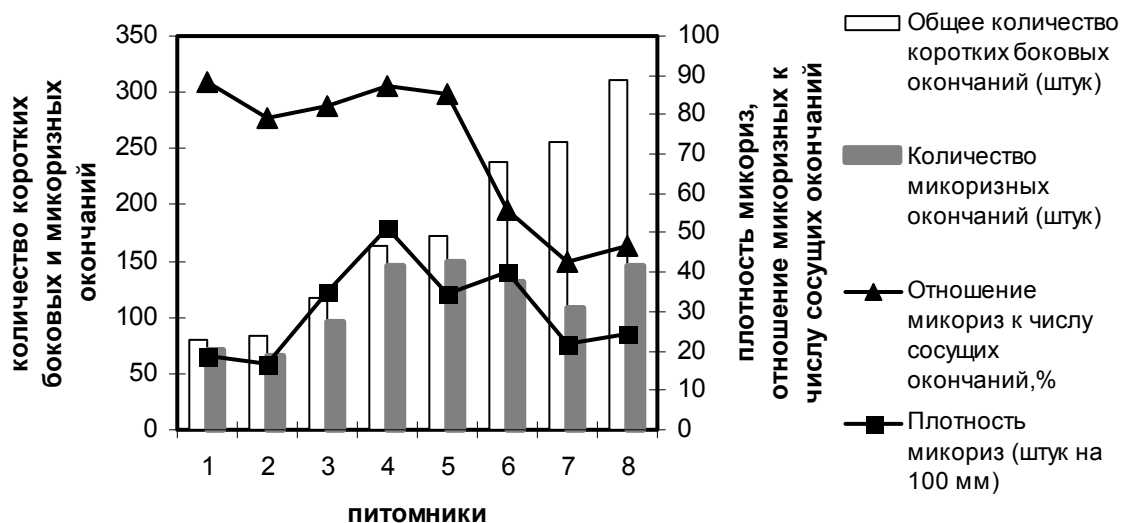


Рис. 2. Интегрированная оценка микоризообразования двулётних сеянцев ели в лесных питомниках

(1 – Чайковский, 2 – Кудымкарский, 3 – Красновишерский, 4 – Березниковский, 5 – Соликамский, 6 – Лысьвенский, 7 – Осинский, 8 – Кисертский).

Одним из показателей реального микоризообразования является количество микоризных окончаний на корневой системе. Если принять к числу микоризных окончаний те же градации, что и к сосущим корешкам, то исследованные питомники распределятся между первой и второй группами: 1) с низким уровнем реального микоризообразования – менее 100 микоризных окончаний; 2) со средним уровнем реального микоризообразования – от 100 до 200 микоризных окончаний.

Очевидно, что реальное микоризообразование не может быть высоким при низких потенциальных возможностях, поэтому вполне закономерно, что в первую группу вошли те же питомники (1, 2). Остальные питомники составили вторую группу с разбросом от 100 до 150 микориз в среднем на один сеянец (рис. 2). Выраженное в процентном отношении количество микориз к числу сосущих окончаний, отражает взаимосвязь между потенциальными

ми и реальными возможностями микоризообразовательного процесса в лесных питомниках. Данный показатель вскрывает резервы микоризообразования и возможные направления оптимизации этого процесса. В то же время данный параметр не может быть использован для оценки обилия микориз, в отличие от плотности микориз, которая является показателем интенсивности микоризообразования и отражает взаимосвязь между мощностью развития корневой системы и реальным микоризообразованием. Низкая плотность микориз (менее 30 микоризных окончаний на 100 мм длины корня) обнаружена в питомниках (1, 2, 3, 4), которые, в то же время, сильно различаются уровнем потенциального образования микориз. Если в двух первых питомниках низкая интенсивность микоризообразования обусловлена угнетением развития потенциальных микориз в виде сосущих боковых окончаний, то в питомниках (3, 4) наиболее вероятной причиной является низкая активность микоризообразующих грибов. В том и в другом случаях налицо нарушение микоризообразования и, как следствие, снижение его интенсивности. Однако различие факторов, вызывающих это нарушение, предполагает использование различных приемов оптимизации. В питомниках, где в микоризы преобразовалось менее половины сосущих корешков, можно ожидать положительный эффект от применения дополнительной микоризации. Слабое развитие сосущих корешков указывает на необходимость активизации микосимбиотрофии за счет использования агротехнических приемов, усиливающих ветвление корней и образование сосущих корешков. Имеются данные о влиянии почвенной микрофлоры на процесс образования сосущих корешков. Установлено, что при высоком содержании в почве микроскопических грибов у сеянцев ели и сосны подавляется развитие сосущих окончаний, ускоряется опробкование тканей коры, и, как следствие этого, ухудшается рост растений (Шубин, 1983). По мнению того же автора, анализ морфологических изменений сосущих окончаний на корневой системе сеянцев позволяет судить о трансформации состава почвенной микрофлоры, не прибегая к специальным микробиологическим исследованиям.

Предпринятый анализ показал, что интегрированную оценку микоризообразовательного процесса можно получить при использовании нескольких оценочных параметров. Количество сосущих боковых окончаний на корневой системе сеянцев хвойных пород указывает на потенциальные возможности образования микориз, отношение количества образовавшихся микориз к общему числу сосущих окончаний иллюстрирует успешность микоризообразования, в то время как плотность микориз позволяет оценить его интенсивность (рис. 2).

Имеются данные, что обработка почвы снижает активность и подавляет жизнедеятельность микоризообразующих грибов, которые характеризуются медленным ростом, низкой конкурентной способностью в сравнении с почвенными микромицетами (Шубин, 1983).

Применение нескольких критериев для оценки микоризообразования позволяет не только определить его интенсивность, но также выявить резервы и основные направления оптимизации этого процесса, исходя из конкретных условий. В питомниках, где в микоризы преобразовалось менее половины сосущих корешков, можно ожидать положительный эффект от применения дополнительной микоризации. Слабое развитие сосущих корешков указывает на необходимость активизации микосимбиотрофии за счет использования агротехнических приемов, усиливающих ветвление корней и образование сосущих корешков.

Литература

- Лобанов Н. В. Микотрофность древесных растений. М., 1971. 216 с.
 Логинова В. Г. Влияние влажности почвы на микоризообразование у сеянцев хвойных пород. // Учен. зап. Пермского гос. пед. ин-та. Пермь., 1970. Т. 80. С. 67–71.
 Селиванов И. А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М., 1981. 232 с.
 Шепаханова Н. М. Микотрофия древесных пород. М., 1962. 376 с.
 Шубин В. И. Пути использования древесных пород в лесном хозяйстве таежной зоны: Препринт доклада на заседании ученого совета Института леса 26 декабря 1983г. Петрозаводск, 1983. 40 с.

ОНТОГЕНЕЗ РАСТЕНИЙ КАК ОБЪЕКТ МОНИТОРИНГА ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ В АРИДНОЙ ЗОНЕ

Бутник А. А., Нигманова Р. Н.

Ташкент, Научно-производственный центр «Ботаника» АН Республики Узбекистан

Интенсивное развитие глобальных депрессивных явлений на планете (опустынивание, обезлесование, сокращение биофонда, кислотные дожди) сопровождаются в последние годы появлением новых отрицательных фактов (истощение озонового слоя, загрязнение радиоактивными отходами, изменение баланса газов в атмосфере). Наибольшему воздействию подвержены легкоуязвимые экосистемы, каковыми являются пустыни.

Растения, как элемент биогеоценоза, более подвержены влиянию изменений окружающей среды ввиду их закрепленности на определенном субстрате. С их изменениями коррелированы изменения других компо-

нентов биогеоценоза (микроорганизмов и животных). А. И. Северцов (1914); И. И. Шмальгаузен (1968), сформулировали идею: полный жизненный цикл растений – то есть онтогенез – является объектом адаптивного отбора. Прохождение всех этапов и фаз онтогенеза, завершающееся плодоношением является показателем биологической стабильности экосистемы и отражением нормы реакции вида. В настоящее время выделяют 4 периода и 11 возрастных состояний или этапов онтогенеза (Жукова, 1988). Каждый период и этап имеет свою продолжительность и признаки-радикалы, отражающие адаптацию организма на данном этапе к условиям среды, в которых проходит этот этап. Исходя из определений И. Г. Серебрякова (1962) мы рассматриваем биоморфу как внешний облик (габитус) генеративных растений, формирующийся в онтогенезе в результате генетически закрепленного соотношения процессов роста, органогенеза и отмирания, адаптированного к определенным условиям среды. Б. А. Юрцев (1976) назвал жизненную форму «морфологическим выражением онтогенеза в целом, включая основные законы развития растения». Таким образом, жизненная форма (биоморфа) – экологическая категория, эколого-биологическая система, отражающая поведение растений в определенных условиях среды (Серебряков, 1962, Серебрякова, 1980).

Были изучены онтогенезы 64 видов пустынных растений: 19 видов древесных биоморф (деревья, кустарники, кустарнички) из родов *Haloxylon*, *Ammodendron*, *Calligonum*, *Salsola*, *Tamarix*, *Nanophyton*, *Halimiphyllum*; 17 видов полудревесных биоморф (полукустарники, полукустарнички) из родов *Kochia*, *Ceratoides*, *Halothamus*, *Anabasis*, *Salsola*, *Arthophytum*; 12 видов многолетних трав из родов *Ferula*, *Prangos*, *Rheum*, *Rindera*; 16 видов длительновегетирующих однолетников. Для сравнения использован материал Г. Бегбаевой и собственные наблюдения по эфемерам.

Онтогенез пустынных древесных и полудревесных растений имеет ряд общих черт. Это короткий (5-7 дней) этап проростка и быстрое развитие стержневого корня в этом этапе. Исключением является род *Tamarix*, биология прорастания которого связана с потребностью в затоплении. Древесные и полудревесные растения рано (в 1 год) переходят в иматурный этап онтогенеза. Расположение побегов преимущественно базитонное, почки закладывается с семядольного узла.

На основе вегетативных пазушных почек в процессе открытого роста у этих биоморф формируются 5 типов побегов: вегетативные, ростовые, брахибласты, генеративные специализированные и генеративные неспециализированные. Побег (кроме ростовых) короткомерный. Интенсивный органогенез при замедленном росте является характерной чертой пустынных древесных и полудревесных растений и особенно выражен у кустарничков и полукустарничков (*Nanophyton erinaceum*, *Halocnemum strobilaceum*). Микрофиллия и редукция листьев (афиллия), которая сопровождается формированием ассимилирующей коры побегов, приводит к значительному сокращению испаряющей поверхности. Глубокая, преимущественно универсальная, корневая система значительно преобладает над надземными органами. Всё это позволяет древесным и полудревесным видам значительно удлинять малый жизненный цикл. Их основные биологические процессы: цветение, плодообразование, плодоношение растянуты до сентября-октября и приходятся на самые жаркие месяцы. В результате, на протяжении всего жизненного цикла растения находятся в тесной зависимости от окружающей среды.

Группа полудревесных растений очень не однородна: одни виды (*Kochia prostrata*, *S. orientalis*) обнаруживают в определенных условиях сходство с кустарниками, другие (*Anabasis eriopoda*) – с каудексовыми травами. Для полудревесных растений характерно сокращение периода роста главной оси до 1 года, более значительное отмирание годичных побегов (60-90% длины). Годичные побеги представлены 2-3 типами: неспециализированные генеративные, вегетативные, брахибласты. Структура всех вегетативных органов древесных и полудревесных растений направлена на защиту от испарения и содержания влаги в ксеротермический период. Это также осуществляется путем микрофиллии и редукции листьев, утолщения наружных стенок эпидермальных клеток, погруженности и немногочисленности устьиц. В семядолях и листьях многих видов *Chenopodiaceae*, *Polygonaceae* развита Kranz-обкладка, обеспечивающая типы фотосинтеза C₄ и CAM, позволяющие растениям фотосинтезировать в более широком экологическом диапазоне. Различное расположение палисадной, губчатой, водоносной паренхимы, Kranz-обкладки проводящих пучков создает разнообразные высокоспециализированные типы мезофилла, встречающиеся в суккулентной и склероморфной модификациях. Для осевых органов древесных и полудревесных растений типична значительная склерификация за счёт обилия либриформа. В семействе *Chenopodiaceae* этот признак сочетается с аномальным (поликамбиальным) вторичным утолщением. Поликамбиальная структура очень адаптивна и, видимо, полифункциональна. Анастомозирующая система хорошо защищенных, действующих в течение ряда лет проводящих пучков, дает значительные преимущества пустынным растениям. (Fahn, Schori, 1967). Клетки промежуточной склеренхимы, являясь живыми, могут выполнять функцию запасаения влаги (Арциховский, 1928). Система изолированных склеренхимой проводящих пучков обеспечивает локализацию некротических процессов, создает дискретность оси. В целом структуре всех органов древесных и полудревесных видов присуща стабильность и поливариантность. Основным вектором их адаптации является специализация структуры и тесная коррелированность с функциями. По стратегии адаптации к этой группе приближаются длительно-вегетирующие однолетние солянки. Естественно, их морфогенез имеет соответствующую специфику однолетников.

СТРАТЕГИЯ АДАПТАЦИИ РАЗЛИЧНЫХ БИОМОРФ ПУСТЫННЫХ РАСТЕНИЙ

Вектор – СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ

М о д у с ы

Онтогенез	Структура
Древесные и полудревесные биоморфы Длительно-вегетирующие однолетники	
1. Наличие всех этапов онтогенеза. 2. Короткий этап Р. 3. Интенсивный рост корня в этапе Р. 4. Быстрое наступление J этапа. 5. Удлиненный малый жизненный цикл. 6. Универсальная корневая система. 7. Сокращение испаряющей поверхности. 8. Совмещение или замещение редуцированных листьев ассимилирующей корой. 9. Длительная зависимость от среды обитания.	1. Стабильность, поливариантность. 2. Суккулентная и склероморфная модификация листа. 3. Поливариантность структуры в зависимости от модификации листа. 4. Кранц-структура ассимилирующих органов. 5. Осевые органы: склерификация, аномальное вторичное утолщение.

Вектор – РИТМОГЕНЕЗ

М о д у с ы

Онтогенез	Структура	Онтогенез	Структура
Геоэфемероиды		Эфемеры	
1. Длительный период Р. 2. Удлинение этапа J. 3. Выпадение этапа im. 4. Крупные листья. 5. Погруженные почки. 6. Контрактильность корней. 7. Видоизменение корней, полифункциональность. 8. Сокращение малого жизненного цикла. 9. Короткометражность вегетативных побегов. 10. Интенсивные рост и отмирание годичных побегов. 11. Значительная автономность от внешней среды.	1. Неспециализированная структура ассимилирующих органов. 2. Гелиоморфность листьев. 3. Осевые органы: паренхиматизация, специализация строения (полицентриа), смоляные ходы, идиобласты.	1. Длительный период S. 2. Короткий онтогенез. 3. Морфологическая лабильность. 4. Сильно варьирующий рост побегов (аккомодация роста). 5. Значительная автономность от среды обитания.	1. Неспециализированные семядоли. 2. Ксерофитные гелиоморфные листья. 3. Осевые органы: паренхиматизация, слабое развитие проводящего комплекса.

Совершенно иную жизненную стратегию имеют геоэфемероиды (р. *Ferula*, *Prangos*, *Rheum*). Для онтогенеза геоэфемероидов характерен длительный латентный период ввиду раннего созревания семян (май-июнь). Этап проростка более длинный, иногда занимает весь вегетационный сезон (*Rheum*). У геоэфемероидов часто отсутствует иматурный этап. После длительного (до 2–8 лет) моноподиального роста короткометражной главной оси формируется цветочес. Основными морфологическими признаками геоэфемероидов являются: погруженные почки, контрактильность и видоизменение (полуфункциональность) корней. Все эти признаки коррелируют с укорочением малого жизненного цикла, приуроченного к весеннему периоду. Структура ассимилирующих органов геоэфемероидов гелиоморфна и менее специализирована. Семядоли преимущественно дорсивентральные, листья крупные изолатерально-палисадные. Их защитные признаки: опушение, рассеченность пластинки, толстая наружная стенка и кутикула. Осевые органы в значительной мере специализированы за счет расширения функции (запасание), что обеспечивается обильной паренхимой. Проводящая система представлена коллатеральными и биколлатеральными проводящими пучками, образующими различной формы круги (полицентриа). Все эти признаки обеспечивают значительную автономность растения от окружающей среды за счёт диаспор и покоящихся подземных органов. Адаптацию осуществляют путем изменения ритма онтогенеза, сокращения малого жизненного цикла.

Эфемеры обнаруживают ряд общих закономерностей с геоэфемероидами. Это длительный латентный период, гелиоморфность ассимилирующих органов, паренхиматизация осевых органов. Спецификой эфемеров является короткий онтогенез, а также морфологическая лабильность.

Полная реализация всех этапов онтогенеза, завершающаяся плодоношением, является показателем нормы реакции на экологическую среду. Определение типов онтогенеза, характеристика его этапов по структурным и физиологическим показателям, выделение признаков-индикаторов изменения окружающей среды – являются направлениями экологического мониторинга. Векторы изменения продолжительности этапов онтогенеза в связи с изменением экологии у растений различных биоморф имеют разную направленность. Многолетние растения (древесные, полудревесные, геоэфемероиды) реагируют на неблагоприятные условия удлинением вегетативных этапов онтогенеза и сокращением или полным отсутствием генеративной сферы. Однолетние травы (особенно эфемеры) реагируют на стресс сокращением вегетативных этапов, вплоть до их полного выпадения и переходом в генеративный период даже на стадии проростка.

Эти данные позволяют прогнозировать поведение растений как в условиях естественного, так и антропогенного экофона. Отклонения продолжительности этапов онтогенеза растений от нормы позволяют выявить стрессовую ситуацию. Эти исследования следует развивать и использовать в экологическом мониторинге и при сохранении генофонда растений.

Работа поддержана Фондом фундаментальных исследований Республики Узбекистан (проект № ФА-ФЗ-Т154).

Литература

- Арицховский В. М. О строение ствола саксаула // Дневник Всес. съезда ботаников. Л., 1928. С. 68–110.
 Жукова А. Л. Некоторые аспекты изучения онтогенеза семенных растений // Вопросы онтогенеза растений. Йошкар-Ола, 1988. С. 3–14.
 Северцов А. Н. Современные задачи эволюционной теории. М., 1914. С. 155.
 Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 377 с.
 Серебрякова Т. И. Еще раз о понятии «жизненная форма» у растений // Бюлл. МОИП. отд. биол. 1980. Т. 85. В. 6. С. 75–86.
 Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора. М., 1968. 451 с.
 Юрцев Б. А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976. С. 9–44.
 Fahn A., Schori G. The organization of the secondary conducting tissues in some species of the Chenopodiaceae // Phytomorphology. 1967. Vol. 17. N 1-4. P. 147–154.

СТРОЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТА *ABELMOSCHUS CAILLEI* (A. CHEV.) STEVELS В ГВИНЕЕ

Васильев Б. Р.¹, Диалло Т. И.², Васильева В. А.¹, Телепова-Тексье М. Н.^{3, 4}

¹Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

²Республика Гвинея, Конакри, университет

³Франция, Париж, Национальный Музей Естественной Истории

⁴Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Гомбо или окра – однолетнее травянистое растение рода *Abelmoschus* Medik. сем. *Malvaceae* L., плоды и листья которого широко используются населением тропических и субтропических областей как пищевое и лекарственное средство.

Мы исследовали выборки растений *Abelmoschus*, полученных из семян различного местообитания, но выращенных в одинаковых условиях, чтобы снять ненаследственную составляющую их изменчивости. Семена были собраны в 10 префектурах республики Гвинея в 2002 году, и затем высажены на опытном участке Конакрийского университета. Определение гербарных образцов этих растений, проведенное в Музее Естественной Истории Парижа показало, что в республике Гвинея встречаются лишь три вида рода *Abelmoschus*: *A. esculentus* Moench., *A. caillei* (A. Chev.) J.M.C. Stevels и *A. manihot* (L.) Moench. (Diallo et al., 2003; Teleпова-Техьер, 2004).

В отличие от наших предыдущих исследований по строению листа у древесных растений различных климатических зон (Васильев, 1988), в данной работе мы изучили анатомическое и морфологическое строение листа у травянистого растения тропической зоны на примере наиболее распространенного в Гвинее вида гомбо – *A. caillei*. Для сравнения собранных популяций мы использовали закончившие рост листья из средней части главной оси растений. Были проанализированы 24 признака размера, формы и внутреннего строения листа, с целью определить пределы и уровень изменчивости его признаков, оценить их адаптивную значимость, выявить видоспецифичные признаки и систему их корреляций. Каждая выборка включала от 10 до 20 растений. Это позволило сопоставить уровень внутривидовой, межпопуляционной и межвидовой изменчивости листа гомбо. При обработке данных использовались классические методы математической статистики (Герентьев, Ростова, 1977) и факторный анализ по методу главных компонент.

Степень сходства между изученными видами и популяциями мы оценили количественно с помощью коэффициента дивергенции (величины среднего значения критерия t-Стьюдента по всем исследованным признакам листа для каждой пары сравниваемых выборок).

Анатомическая структура листа (толщина мезофилла, размера эпидермальных клеток, плотность распределения устьиц и сети жилкования) у всех трех видов *Abelmoschus*, из одной и той же климатической зоны (например, префектуры Маму) оказалась очень сходной. Напротив, признаки морфологического строения листа (длина центральной лопасти, ее относительная ширина, относительная глубина выреза пластинки), позволяет достаточно надежно идентифицировать любой из гвинейских видов *Abelmoschus* (Васильев и др., 2008). Эти признаки, безусловно, следует рассматривать в качестве систематических в пределах данной группы видов. Таким образом, *A. caillei* достоверно отличается от других видов рода более мелкими листьями, менее глубокой рассеченностью пластинки, наибольшим числом лопастей и относительно длинным черешком.

Листья *A. caillei* достаточно крупные, что характерно для растений тропического влажного климата (Васильев, 1988). Они пальчато-лопастные (от 5 до 9 лопастей). Пластинка в среднем около 260 мкм толщины, мезофилл относительно плотный, дорзовентральный и насчитывает 4-5 слоев губчатой ткани и 1 слой палисады, которая занимает более половины листовой пластинки. Жилкование плотное (в среднем -1600 мм/см^2). Эти показатели, так же как многочисленные устьица, расположенные на обеих сторонах пластинки, сближают структуру листа гомбо со структурой типичных растений Африканской саванны. Крупноклеточная эпидерма подчеркивает тенденцию растения к суккулентности. Все это указывает на значительную гидрофильность и терморезистентность листа рода *Abelmoschus*.

Сопоставление образцов *A. caillei*, различающихся местом сбора (географического происхождения) позволяет утверждать, что наибольшую значимость для их различения приобретают показатели анатомического строения листа. Особую роль начинают играть структурные признаки, определяющие водный режим растения – плотность жилкования и распределения устьиц. Впрочем, абсолютные размеры листа (так же определяющие интенсивность транспирации) и рассеченность пластинки сохраняют свое дискриминирующее значение. Все вышеназванные признаки имеют экологическую окраску, в то же время они обусловлены генетически (поскольку при посадке мы практически убрали экологическую составляющую изменчивости). Таким образом, они могут быть использованы для построения внутривидовой системы *A. caillei* и создания ключа для определения локальных гвинейских таксонов.

Изменчивость признаков строения листа оценивалась нами с помощью коэффициента вариации (CV). Морфологическое и анатомическое строение листа у исследованных культиваров *A. caillei* оказалось относительно стабильным. Только площадь листа, плотность жилкования и число устьиц на верхней эпидерме имеют $CV > 20\%$. Наиболее константными признаками являются показатели формы листа и строение мезофилла. Отметим, что форма листа в 3 раза устойчивее его размеров, так же как строение мезофилла по сравнению с плотностью жилкования и распределения устьиц. При этом строение верхней эпидермы изменчивее нижней.

Использование факторного анализа по методу главных компонент позволило уже на предварительном этапе отобрать наиболее значимые признаки листа *A. caillei* и рассмотреть их взаимосвязи. Удовлетворительно интерпретируются 4 фактора, суммарная факторная дисперсия которых составляет 74,1%. Первая факторная плеяда включает 7 признаков. На долю первого фактора (F1) приходится 34,5% общей факторной дисперсии (FD). Его индикатором является плотность жилкования и его можно интерпретировать как «фактор водного режима». Чем плотнее жилкование листа у культивара, тем меньше относительное число устьиц на верхней эпидерме, тоньше губчатая ткань и толще палисада, меньше рассеченность пластинки и угол между лопастями. Второй фактор (F2) определяет 22,5% общей изменчивости. Это – фактор относительной ширины центральной лопасти пластинки листа. Чем она шире у растения, тем меньше рассеченность пластинки и больше устьиц на верхней эпидерме. Третий фактор (FD=17,1) показывает, что увеличение относительной длины черешка сопряжено с уменьшением относительной длины лопастей второго порядка и сокращением объема палисадной ткани. Наконец F4, включающий всего 12% суммарной FD, определяет зависимость относительной длины черешка от абсолютной длины пластинки листа. Таким образом, в изученной группе гвинейских культиваров вида *A. caillei*, адаптивные (экологические) признаки, определяющие интенсивность транспирации и фотосинтеза листа коррелированы с показателями формы листа. В тоже время, практически независимо от прочих рассматриваемых признаков, изменяются длина пластинки, относительная ширина центральной лопасти и плотность распределения устьиц на нижней эпидерме.

Распределение изученных образцов *A. caillei* в факторном пространстве F1 и F2 позволило сделать следующие выводы:

– Строение листа *A. caillei* хорошо согласуется с особенностями водного режима той климатической зоны, в которой шел естественный и/или искусственный отбор данной формы. Возрастание плотности жилкования и соответствующее изменение коррелированных с ней признаков (значение F1) сопряжено с увеличенным количеством годовых осадков в префектуре, из которой были получены семена (например, Конакри и Боффа).

– Сходство в строении листа у образцов *A. caillei* из одной и той же префектуры иногда оказывается слабее, чем у образцов из разных префектур, различающихся климатическими условиями (например, Киндия,

Фарана, Маму). По-видимому, в этих случаях причинами их различия или сходства являются не климатические факторы, но факторы наследственные, отражающие историю и географию распространения культуры. В ряде случаев различия (межпопуляционные) между образцами *A. caillei* превышают различия между изученными видами *Abelmoschus*. Все это указывает на необходимость ревизии данного рода.

— Строение листа *A. caillei* достаточно консервативно. Изменчивость его признаков (CV) низкая. Изученные нами показатели, приобретенные растениями в ходе естественного и/или искусственного отбора и адаптирующие их к условиям определенной климатической зоны, являются наследственными, и они сохраняются при выращивании растений в измененных экологических условиях.

— Морфологическое строение листа позволяет надежно различать гвинейские виды *Abelmoschus*, эти признаки, безусловно, следует использовать для систематических целей. Признаки анатомического строения пластинки листа гомбо, отражая в большей степени адаптивные, экологические особенности растений, но будучи закрепленными, генетически, могут быть использованы для выделения внутривидовых таксонов *A. caillei*. Разделение признаков на систематические и экологические представляется относительным и условным.

Литература

- Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л., 1988. 206 с.
 Васильев Б. Р., Диалло Т. И., Телепова-Тексье М. Н. Некоторые систематические и экологические аспекты строения листа рода *Abelmoschus* Medik. // Вестн. ТвГУ, 2008. Сер. Биология и Экология (в печати).
 Терентьев П. В., Постова Н. С. Практикум по биометрии. Л., 1977. 152 с.
 Diallo T. I., Vassiliev B., Telepova-Texier M., Laberche J. C. Biodiversite du gombo cultive en Guinee: Etude de la variabilite du pouvoir germinatif des cultivars du genre *Abelmoschus* Medik. (*Malvaceae*) // Rev. Cyt. Biol. – Le Botaniste. 2003. Vol. 26, N 3/4. P. 3–13.
 Telepova-Texier M. Role de l'herbier dans l'etude des graines du gombo guineen (*Abelmoschus* Medik., (*Malvaceae*) // Les herbiers: un outil d'avenir. 2004. Tradition et modernite. Actes du coll. AFCEF de Lyon 2002, Nancy, P. 337–340.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СОПРЯЖЕННОСТЬ МЕЖДУ МОРФОЛОГИЧЕСКИМИ ПРИЗНАКАМИ И УРОВНЕМ МИКОРИЗАЦИИ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ВСХОДОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

Веселкин Д. В.

Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

Подземные органы древесных растений изучены с несравненно меньшей полнотой, чем надземные. Спектр качественных модификаций корней деревьев давно и хорошо известен – он в практически неизменном виде воспроизводится в разных источниках. Однако о видовой, возрастной и экологической изменчивости корней и корневых систем деревьев известно несравненно меньше, чем о сопоставимых составляющих изменчивости надземных органов. Нами осуществлено выявление ключевых – информативных – признаков строения подземных органов всходов сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) и исследован характер их взаимосвязи в масштабе различий между отдельными особями (условно – «физиологический» уровень) и между разными местообитаниями (условно – «экологический» уровень).

Материал – всходы *P. sylvestris*, собранные в 5 группах типов местообитаний. Лесные питомники – 8 выборки; не горелые леса – 2 участка, 7 выборки; лесные гари – 1 участок, 7 выборки; осушенный низинный торфяник – 1 участок, 3 выборки; глиняный карьер – 1 участок, 3 выборки. Всего около 900 одно-двулетних всходов *P. sylvestris* сгруппированных в 29 выборки (объем каждой – 20–50 всходов). Корневые системы всех особей охарактеризованы по комплексу признаков, перечень которых дан в подписи к рисунку 1.

Три группы признаков характеризуют, соответственно: 1) развитие проводящих корней (рис. 1, А; обозначения признаков обведены рамками с простыми линиями); 2) абсолютное и относительное количество коротких поглощающих корней (жирные линии); 3) успех микоризации поглощающих корней (без линий). Направления и амплитуды изменчивости признаков каждой группы на уровне отдельных особей относительно не связаны с изменчивостью признаков, входящих в другие группы, поскольку признаки каждой группы формируют отдельные комплексные переменные – главные компоненты. Анализ изменчивости подземных органов всходов в экологическом масштабе – между разными местообитаниями – выявил всего две комплексных переменных, которые удовлетворительно описывают совокупность данных (рис. 1, Б). Первый вектор формируется характеристиками архитектоники корневых систем и характеристиками развития немикоризных поглощающих корней (с положительными нагрузками) и интегральным показателем успешности развития эктомикоризного симбиоза (с отрицательной нагрузкой). Независимо от первого комплекса признаков варьируют характеристики абсолютного и относительного количества симбиотических поглощающих органов всходов.

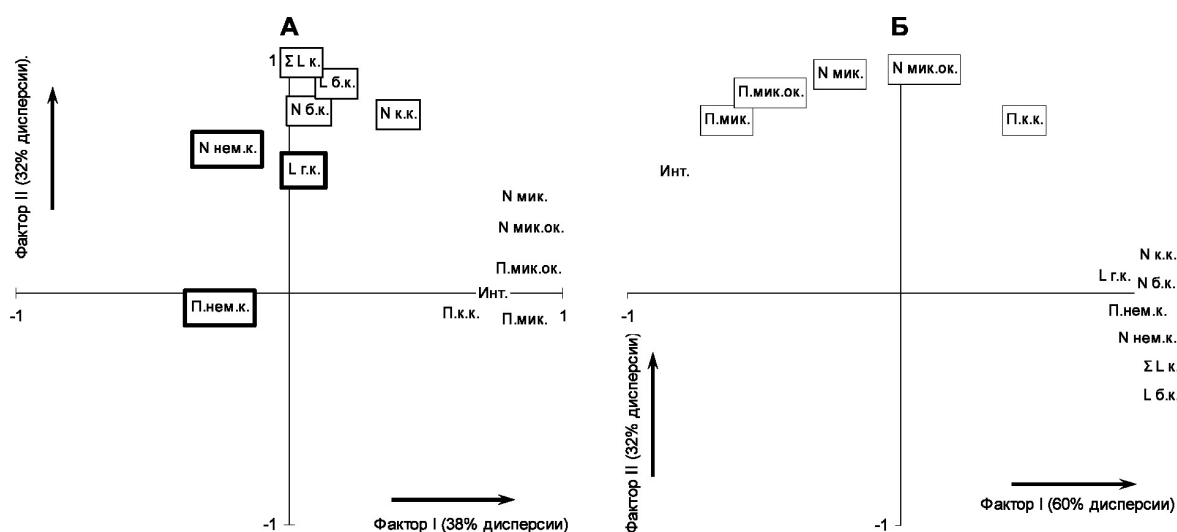


Рис. 1. Факторные нагрузки признаков архитектуры и микоризации корневых систем одно- и двулетних всходов *P. sylvestris* (метод главных компонент; варимаксимальное вращение).

Учетные единицы: А – отдельные особи (различия средних значений признаков между выборками устранены путем их стандартизации в каждой выборке); Б – средние значения признака в местообитании.

Признаки: L.г.к. – длина главного корня; N.б.к. – количество боковых проводящих корней; L.б.к. – длина боковых проводящих корней; Σ L.к. – длина всех проводящих корней; N.к.к. и П.к.к. – количество и плотность коротких поглощающих корней (общее – немикоризных и микоризных); N.нем.к. и П.нем.к. – количество и плотность немикоризных коротких корней; Инт. – интенсивность микоризации; N.мик. и П.мик. – количество и плотность микориз; N.мик.ок. и П.мик.ок. – количество и плотность микоризных окончаний.

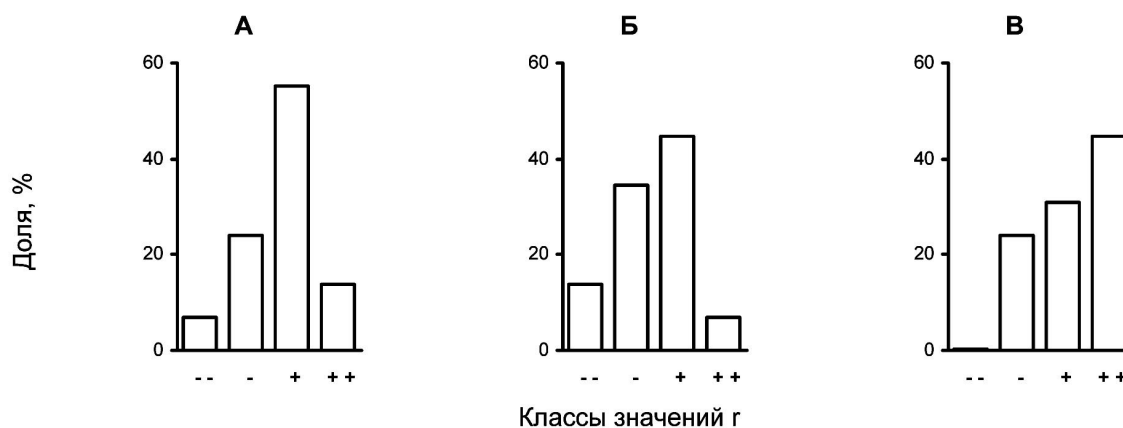


Рис. 2. Частотные распределения значений коэффициентов корреляции (r) между признаками «длина проводящих корней» и «интенсивность микоризации» (А), «длина проводящих корней» и «плотность коротких поглощающих корней» (Б) и «интенсивность микоризации» и «плотность коротких поглощающих корней» (В).

Классы значений r : «-» – отрицательные значимые; «<» – отрицательные незначимые; «+» – положительные незначимые; «++» – положительные значимые.

Легко интерпретируемыми ключевыми признаками, удовлетворительно описывающими основные особенности строения подземных органов всходов *P. sylvestris*, являются: 1) длина проводящих корней – характеризует объем почвы, эксплуатируемый особью; 2) плотность расположения коротких поглощающих корней на проводящих – характеризует интенсивность использования ресурсов в эксплуатируемом объеме почвы; 3) интенсивность микоризации поглощающих корней – характеризует симбиотическую составляющую интенсивности использования почвенных ресурсов.

На уровне отдельных особей в конкретных местообитаниях три указанных признака варьируют в значительной степени независимо друг от друга. Развитие проводящих корней в большинстве проанализированных выборок не связано с успешностью микоризообразования (рис. 2, А) и, в противоположность ожиданиям, в большинстве случаев также не связано с частотой заложения поглощающих корней (рис. 2, Б). Однако почти в половине выборок наблюдается значимая положительная связь между интенсивностью микоризации корневых систем и частотой возникновения поглощающих корней (рис. 2, В). Возможно, наличие подобной со-

пряженности отражает стимулирующее влияние гормональной активности эктомикоризных грибов на частоту закладки боковых корней.

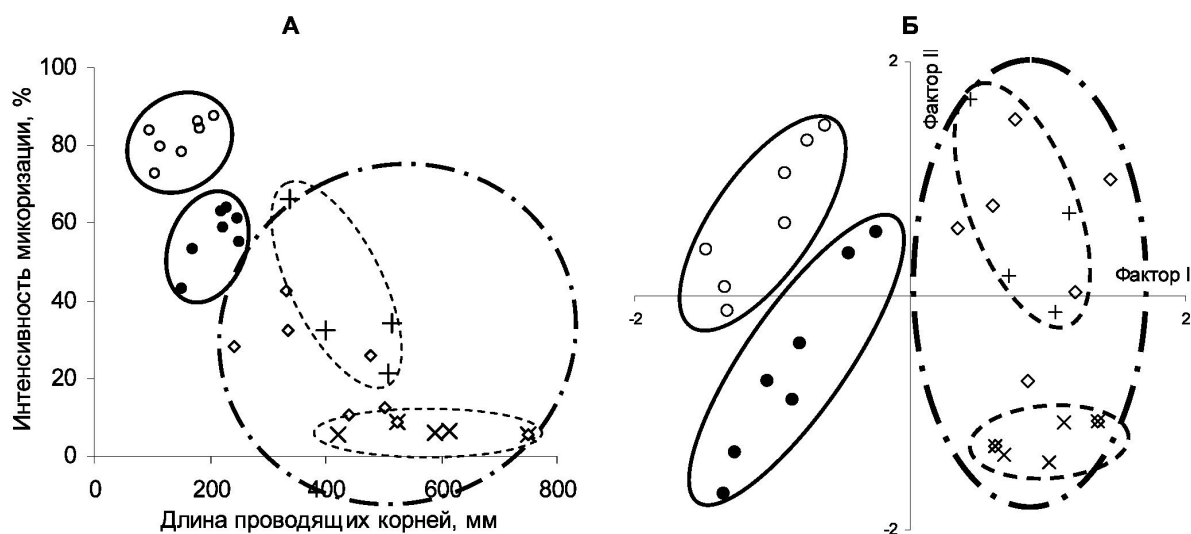


Рис. 3. Дифференциация выборок всходов *P. sylvestris*, охарактеризованных по двум ключевым признакам строения поглощающего аппарата (А) и по полному комплексу признаков строения и микоризации корневых систем (Б; в пространстве I и II главных компонент; факторные нагрузки признаков отражены на рис. 1, Б).

Обозначения: незалитые кружки – одно- и двухлетние всходы под пологом не нарушенных лесов; залитые кружки – двухлетние всходы на горелых участках; прямые кресты – однолетние всходы с глиняного карьера; косые кресты – однолетние всходы с торфяника; ромбы – лесные питомники; наложение косых крестов на ромбы – лесные питомники с искусственным торфяным субстратом.

При сравнении средних характеристик всходов из разных местообитаний случаи максимального развития проводящих корней и активного микоризообразования можно интерпретировать как случаи реализации разных стратегий формирования поглощающего аппарата всходов, поскольку в экологическом масштабе признаки «длина проводящих корней» и «интенсивность микоризации» сопряжены отрицательно (рис. 3, А). Два данных признака дифференцируют друг от друга совокупности всходов, собранных в разных местообитаниях почти столь же надежно, как и комплексные переменные, учитывающие различия по всем признакам (рис. 3, Б). Экологическая «осмысленность» координат выборок в осях переменных «длина проводящих корней» и «интенсивность микоризации» указывает на обоснованность их выделения в качестве информативных. Правомочность выделения ключевых признаков подтверждается также при анализе их динамики в зависимости от плодородия почвы, осуществленном на ограниченном материале. Развитие проводящих корней не связано с уровнем обеспеченности почвы азотом, фосфором и калием, в то время как интенсивность микоризации с ростом плодородия почвы снижается.

Таким образом, будучи не связанными между собой на уровне отдельных особей, то есть, по всей видимости, будучи не связанными какими-либо механизмами взаимной физиологической регуляции, два ключевых признака строения поглощающего аппарата всходов сосны характеризуются выраженной отрицательной экологической сопряженностью. Это позволяет рассматривать их как индикаторные признаки преобладающей стратегии использования почвенных ресурсов. Эти стратегии можно обозначить как «автономную» и «симбиотрофную».

При автономной стратегии основная часть ресурсов особи в подземной сфере направляется на формирование разветвленной и протяженной системы проводящих корней при минимальном развитии симбиотных поглощающих органов – эктомикориз. При «симбиотрофной» стратегии формирования поглощающего аппарата, напротив, по всей вероятности, значительная часть ресурсов направляется на формирование эктомикориз при минимизации развития асимбиотической части корневых систем. Случаи крайнего проявления двух стратегий наблюдаются в резко контрастных по условиям местообитаниях. Автотрофная стратегия характерна для всходов, произрастающих на открытых безлесных участках, в почве которых отсутствуют сложившиеся комплексы эктомикоризных грибов – осушенный торфяник, находящийся на этапе заселения лесной растительностью и лесные питомники. Симбиотрофная стратегия формирования подземных органов максимально проявляется в лесах – при сильной асимметричной конкуренции со стороны взрослых деревьев и при устойчивых, контролируемых все почвенные локусы, группировках микоризообразующих грибов. Таким образом, степень автономности и симбиотрофности

подземных органов всходов регулируется экологически и факторы, ответственные за «переключение» всходов *P. sylvestris* с преимущественной реализации одной стратегии на другую, по всей вероятности, локализованы во внешней среде. Одним из наиболее вероятных таких факторов нам представляется состояние (видовой состав, обилие, уровень жизнеспособности и активности) группировок эктомикоризных грибов.

Исследования поддержаны РФФИ и Правительством Свердловской области (проект № 07-04-96121).

ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ХЛОРЕНХИМЫ И ЭКСПРЕССИЮ ОСНОВНЫХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ В СЕМЯДОЛЯХ C_4 ВИДОВ С РАЗНЫМ ТИПОМ АНАТОМИИ

Вознесенская Е.В.¹, Котеева Н.К.¹, Эдвардс Д.²

¹Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Россия

²Пулман, Вашингтонский Государственный университет, США

В настоящее время известно, что у C_4 растений все фотосинтетические ферменты как C_3 , так и C_4 цикла, за исключением большой субъединицы Рубиско, являются ядерно-кодируемыми (Matsuoka et al., 2001; Sheen, 1999). Исследования становления C_4 фотосинтеза и Кранц-анатомии у кукурузы, амаранта и *Flaveria trinervia* показали, что избирательная, характерная для определенного типа клеток продукция таких ферментов, как Рубиско, РЕРС (фосфоенолпируват-карбоксилаза) и PPDK (пируват-ортофосфат дикиназа), осуществляется путем построения многоуровневого контроля экспрессии гена, включая некоторые доказательства регуляции транскрипции (Berry et al., 1997; Sheen, 1999; Shu et al., 1999). Общей чертой в развитии C_4 фотосинтеза у растений с Кранц-типом анатомии является переход от первоначального C_3 состояния с экспрессией Рубиско во всех пластидах к последующему развитию C_4 фотосинтеза. Сходный путь развития наблюдался у видов с одноклеточным типом C_4 фотосинтеза.

Изучение развития семядолей у разных видов представляет особый интерес в связи с тем, что в данном случае происходит трансформация запасющего органа, имеющего мелкие пластиды и митохондрии, к фотосинтезирующему органу с крупными хорошо развитыми хлоропластами, которая включает как структурные, так и биохимические изменения в клетках. Обычно еще в семени в семядолях заложены все ткани, включая наружные слои будущей хлоренхимы, так что все последующие структурные и функциональные перестройки при переходе от запасющей к фотосинтетической функции происходят без формирования новых клеток, что существенно отличается от изменений, происходящих во время развития листа. Такая трансформация требует (после расходования запасных веществ на прорастание) ряда ультраструктурных и биохимических изменений в органеллах, пространственного размещения органелл в специфическом положении и постепенной экспрессии определенных C_4 генов. При этом у видов с Кранц-типом анатомии структурные и биохимические изменения происходят в двух отдельных клетках хлоренхимы, тогда как у видов с одноклеточным типом C_4 фотосинтеза постепенная экспрессия C_4 генов сопровождается доставкой mRNA этих генов в определенное место в одной клетке с последующей селективной компартиментацией соответствующих ферментов.

Свет является одним из наиболее важных сигналов, регулирующих развитие листа у растений, включая клеточную дифференциацию и экспрессию фотосинтетических генов как в C_3 , так и в C_4 растениях (Nelson, Dengler, 1992; Tobin, Silverthorne, 1985). Например, показано, что в листьях C_4 растения кукурузы свет играет важную роль в дифференциации клеток по C_4 типу, прямой активации генов C_4 фотосинтеза на уровне транскрипции, а также в установлении клеточной специфичности в экспрессии C_4 генов (Langdale et al., 1988; Maroco et al., 1998; Nelson et al., 1984; Sheen, Bogorad, 1987a; 1987b). Однако, роль света в процессах клеточной дифференциации и специфики экспрессии генов в листьях C_4 двудольных растений остается мало изученной. Имеются данные по особенностям экспрессии генов в зависимости от типа клеток в развивающихся листьях некоторых C_4 двудольных (Berry et al., 1997; Dengler et al., 1995; Ramsperger et al., 1996; Wang et al., 1993a; 1993b), но в них мало внимания уделялось непосредственно влиянию света.

Семядоли являются очень удобным модельным объектом для изучения действия разных факторов на их развитие и на процессы дифференциации тканей и их функций. Сравнительные исследования по выращиванию проростков в темноте и на свету показали, что у разных видов с Кранц-анатомией общий C_4 фотосинтетический метаболизм может развиваться по-разному у разных видов. Так, в семядолях *Flaveria trinervia* (Asteraceae) свет является необходимым сигналом для дифференциации клеток обкладки и мезофилла, а также клеточно-специфичной экспрессии генов малой субъединицы Рубиско (специфичной для клеток обкладки) и генов, кодирующих PPDK и РЕРС (специфичных для клеток мезофилла). При этом как дифференциация обоих типов клеток, так и специфичная экспрессия генов происходили на 7-ой день развития проростков, выращиваемых на свету, но эти процессы останавливались на уровне 4-го дня у проростков, растущих в темноте.

(Shu et al., 1999). Однако, свет не требовался ни для одного из перечисленных процессов при развитии семядолей у проростков другого C_4 растения с Кранц-типом анатомии, *Amaranthus hypochondriacus* (Wang et al., 1993a). Это может служить дополнительным доказательством независимого эволюционного происхождения C_4 фотосинтетического механизма у двудольных растений.

Нами было проведено изучение развития семядолей у видов семейства *Chenopodiaceae*, принадлежащих к разным структурным типам. *Salsola richteri* (подсемейство *Salsoloideae*) принадлежит к видам, имеющим Кранц-тип анатомии в листьях и семядолях. Даже после 15 дней роста в темноте семядоли этого вида находились в C_3 -состоянии и хлоропласты обоих слоев хлоренхимы, мезофилла и обкладки имели сходное строение и содержали Рубиско (Voznesenskaya et al., 2003). Напротив, на свету C_3 фаза развития семядолей была непродолжительной и к 15-му дню развития дифференциация хлоропластов между обкладкой и мезофиллом была ясно выражена, и оргanelлы в клетках обкладки уже имели четкое центрипетальное положение. Основные фотосинтетические ферменты показывали C_4 характер распределения, с Рубиско, в основном приуроченной к клеткам обкладки, и РЕРС – к клеткам мезофилла. Свет являлся необходимым фактором для развития C_4 синдрома, включая дифференциацию хлоропластов в клетках мезофилла и обкладки, развития утолщения у клеточных стенок обкладки, селективной локализации Рубиско в клетках обкладки и РЕРС в клетках мезофилла.

Исследование развития семядолей у двух видов с одноклеточным типом C_4 фотосинтеза, *Borszczowia aralocaspica* (Voznesenskaya et al., 2004) и *Bienertia sinuspersici*, принадлежащих к одному подсемейству *Suaedoideae* семейства *Chenopodiaceae*, показало сходные результаты несмотря на существенные различия в строении клеток хлоренхимы. Оба вида принадлежат к NAD-ME биохимическому подтипу C_4 растений, и у обоих видов семядоли имеют такое же уникальное строение клеток хлоренхимы, как и в листьях. Так, в зрелых клетках хлоренхимы борщовии структурно различающиеся хлоропласты располагаются в двух разных концах одной палисадообразной клетки хлоренхимы, причем многочисленные крупные митохондрии и гранальные хлоропласты, характерные для клеток обкладки видов данной биохимической группы, располагаются в проксимальном положении, тогда как менее многочисленные хлоропласты с редуцированной гранальной системой располагаются в дистальном конце клетки. Такое строение клетки хлоренхимы является аналогией двух-клеточной Кранц-системы C_4 растений с аналогичным распределением ферментов фотосинтеза: метка на Рубиско приурочена к гранальным хлоропластам проксимального конца клетки, тогда как метка на PPDK обнаружена в хлоропластах дистального конца клетки, соответствующего клеткам мезофилла видов с Кранц-строением хлоренхимы. О обоих видах с одноклеточным C_4 типом фотосинтеза РЕРС располагается в цитозоле по всей клетке. К 8-му дню развития семядолей на свету метка на Рубиско уже в основном преобладает в более многочисленных хлоропластах проксимального конца клетки хлоренхимы, а метка на РЕРС четко выражена в цитоплазме, тогда как в одновозрастных семядолях сеянцев, выращиваемых в темноте, метка на Рубиско отмечается во всех хлоропластах клетки хлоренхимы, которые равномерно распределены по клетке, а экспрессии ферментов C_4 фотосинтеза вообще не наблюдается. Таким образом, и в этом случае свет вызывает как структурную поляризацию органелл в клетках хлоренхимы, так и синтез C_4 ферментов вместе с их биохимической поляризацией и компартментацией в пределах одной клетки.

Bienertia sinuspersici обладает еще более уникальным строением зрелой клетки хлоренхимы с центральным цитоплазматическим компартментом (ЦЦК), содержащим многочисленные гранальные хлоропласты и крупные митохондрии, характерные для клеток обкладки видов с Кранц-анатомией, и хлоропластами с редуцированными гранами в тонком периферическом слое цитоплазмы. Изучение развития семядолей на свету показало, что ЦЦК хорошо различим в клетках хлоренхимы, начиная с третьего дня развития проростков, тогда как окончательное структурное обособление ЦЦК и полная структурная дифференциация хлоропластов происходит после 8 дней роста на свету. Экспрессия Рубиско и РЕРС ясно выражены в клетках хлоренхимы трех-дневных световых семядолей, однако пространственная компартментация Рубиско происходит только одновременно с окончательной структурной дифференциацией органелл. При выращивании проростков в темноте на начальных этапах развития в клетках хлоренхимы происходит формирование ЦЦК, прилегающего к клеточной стенке, который разрушается при дальнейшем росте без света. В 3х-дневных семядолях наблюдалась только довольно слабая экспрессия Рубиско в хлоропластах всех тканей, ферменты C_4 фотосинтеза не образовывались вообще. В этом случае свет необходим для поддержания структурной целостности клетки, для структурной дифференциации органелл и пространственной биохимической компартментации.

Таким образом, хотя исследованные нами C_4 виды принадлежат к разным структурным группам, они все проходят C_3 стадию экспрессии Рубиско при отсутствии ферментов C_4 фотосинтеза в молодых клетках хлоренхимы. Временные и количественные параметры экспрессии всех ферментов, в том числе и Рубиско, могут варьировать у разных видов. Однако, в отличие от данных по отсутствию влияния света на биохимическую специализацию у *Amaranthus hypochondriacus* (Wang et al., 1993a), у всех исследованных нами видов свет необходим для пространственного распределения органелл в клетках хлоренхимы, структурной специализации диморфных хлоропластов, а также окончательной биохимической компартментации всех фотосинтетических ферментов, и в особенности экспрессии и компартментации ферментов C_4 фотосинтеза.

Приведенные примеры демонстрируют удивительную пластичность, наследуемую растительной клеткой, и представляют пример полного контроля внутри- и межклеточных связей при выполнении сложных биохимических процессов.

Литература

- Berry J, McCormac D, Long J, Boinski J. J., Corey A. Photosynthetic gene expression in amaranth, an NAD-ME type C₄ dicot // Austr. J. Plant Phys. 1997. Vol. 24. P. 423–428.
- Dengler N. G, Dengler RE, Donnelly PM, Filosa MF. Expression of the C₄ pattern of photosynthetic enzyme accumulation during leaf development in *Atriplex rosea* (Chenopodiaceae) // American Journal of Botany. 1995. Vol. 82. P. 318–327.
- Langdale JA, Rothmel BA, Nelson T. Cellular pattern of photosynthetic gene expression in developing maize leaves // Genes and Development. 1988. Vol. 2. P. 106–115.
- Maroco JP, Ku MSB, Furbank RT, Lea PJ, Leegood RC, Edwards GE. CO₂ and O₂ dependence of PS II activity in C₄ plants having genetically produced deficiencies in the C₃ or C₄ cycle // Photosynthesis research. 1998. Vol. 58. P. 91–101.
- Matsuoka M, Furbank RT, Fukayama H, Miyao M. Molecular engineering of C₄ photosynthesis // Annual review of plant physiology and plant molecular biology. 2001. Vol. 52. P. 297–314.
- Nelson T, Dengler NG. Photosynthetic tissue differentiation in C₄ plants // International Journal of Plant Sciences. 1992. Vol. 153. P. S93–S105.
- Nelson T, Harpster MH, Mayfield P, Taylor WS. Light-regulated gene expression during maize leaf development // The Journal of Cell Biology. 1984. Vol. 98. P. 558–564.
- Ramsperger VC, Summers RG, Berry JO. Photosynthetic gene expression in meristems and during initial leaf development in a C₄ dicotyledonous plant // Plant Physiology. 1996. Vol. 111. P. 999–1010.
- Sheen J-Y, Bogorad L. Differential expression of C₄ pathway genes in mesophyll and bundle sheath cells of greening maize leaves // Journal of Biological Chemistry. 1987a. Vol. 262. P. 11726–11730.
- Sheen J-Y, Bogorad L. Regulation of levels of nuclear transcripts for C₄ photosynthesis in bundle sheath and mesophyll cells of maize leaves // Plant Molecular Biology. 1987b. Vol. 8. P. 227–238.
- Sheen J. C₄ gene expression // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. 1999. Vol. 50. P. 187–217.
- Shu G, Pontieri V, Dengler NG, Mets LJ. Light induction of cell type differentiation and cell-type-specific gene expression in cotyledons of a C₄ plant, *Flaveria trinervia* // Plant Physiology. 1999. Vol. 121. P. 731–741.
- Tobin AK, Silverthorne J. Light regulation of gene expression in higher plants // Annual review of Plant Physiology. 1985. Vol. 36. P. 569–593.
- Voznesenskaya EV, Franceschi VR, Artyusheva EG, Black CC, Jr., Pyankov VI, Edwards GE. Development of the C₄ photosynthetic apparatus in cotyledons and leaves of *Salsola richteri* (Chenopodiaceae) // International Journal of Plant Sciences. 2003. Vol. 164. P. 471–487.
- Voznesenskaya EV, Franceschi VR, Edwards GE. Light-dependent development of single cell C₄ photosynthesis in cotyledons of *Borszczowia aralocaspica* (Chenopodiaceae) during transformation from a storage to a photosynthetic organ // Annals of Botany. 2004. Vol. 93. P. 177–187.
- Wang J-L, Long JJ, Hotchkiss T, Berry JO. C₄ photosynthetic gene expression in light- and dark-grown amaranth cotyledons // Plant Physiology. 1993a. Vol. 102. P. 1085–1093.
- Wang J-L, Turgeon R, Carr JP, Berry JO. Carbon sink-to-source transition is coordinated with establishment of cell-specific gene expression in a C₄ plant // The Plant Cell. 1993b. Vol. 5. P. 289–296.

ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ МОРФОСТРУКТУРЫ *JUNIPERUS SIBIRICA* BURGSD. НА ЗАПАДНОМ МАКРОСКЛОНЕ СЕВЕРНОГО УРАЛА

Герлинг Н. В.

Сыктывкар, Институт биологии Коми НЦ УрО РАН

Род можжевельник – самый крупный в сем. Cupressaceae. Он включает в себя около 68 видов и 36 разновидностей (Adams, 2002) и является одним из наиболее молодых и полиморфных родов в порядке Pinales. Некоторые виды можжевельников в настоящее время находятся на стадии становления, поэтому характеризуются разнообразием форм. Можжевельник сибирский (*Juniperus sibirica* Burgsd.) имеет обширный ареал, перекрывающийся с ареалом можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.) (Ихманицкая, 1989). На территории Республики Коми *J. sibirica* произрастает в основном на склонах Уральских гор, образуя куртины низкорослых кустарников. Цель нашего исследования состояла в характеристике экотопической вариабельности морфоструктуры *J. sibirica*, произрастающего на западном макросклоне Северного Урала.

Исследование проводили в июле 2007 года на западном макросклоне Северного Урала, в верховьях р. Кожимью (63° 09' с.ш., 59° 01' в.д.), на территории Печоро-Илычского биосферного заповедника. Ценопопуляции можжевельника сибирского описывали вдоль трансекты, проложенной по за-

падному склону хребта Сарангиз в пределах высот 630 и 740 м н. у. м. Измеряли диаметр куртины, количество и среднюю высоту стволиков, линейный прирост побегов, число хвои на побеге можжевельника сибирского произрастающего в поясе березового криволеся (630 м над у. м.), в поясе горных тундр (700 м над у. м.) и гольцовом поясе (740 м над у. м.). Для определения соотношения массы отдельных органов отбирали модельные кусты можжевельника, разделяли их на фракции и высушивали. Геоботаническое описание подлеска, травяно-кустарничкового и мохового ярусов фитоценозов на пробных площадях проводили по методике (Полевая геоботаника, 1964). Латинские названия сосудистых растений даны по С.К. Черепанову (1995). Для определения содержания пигментов 0.25 г хвои фиксировали в кипящем ацетоне с углекислым магнием. Концентрацию пигментов определяли на спектрофотометре UV – 1700 (Shimadzu, Япония).

Состав растительности закономерно менялся вдоль высотного градиента. В березовом криволестье древесный ярус образован *Betula tortuosa* Ledeb. Деревья березы в большинстве своем характеризовались искривленной формой ствола, их средняя высота 3,5–4 м. Возобновление березы происходило в основном вегетативным способом, о чем свидетельствовало обилие березовой поросли. В подлеске редко встречались куртины *Juniperus sibirica*, которые в высоту достигали 1,2 м, в диаметре – 3 м (табл. 1). Генеративные особи отмечены не были. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляло 100%, в нем преобладали *Avenella flexuosa* (L.) Drey. и *Luzula pilosa* (L.) Willd, часто встречался *Bistorta major* S. F. Gray. Мохово-лишайниковый ярус был представлен на 90% видами зеленых мхов, его проективное покрытие достигало 90%.

В поясе горных тундр отмечены единичные деревья пихты сибирской (*Abies sibirica* Ledeb.) и ели сибирской (*Picea obovata* Ledeb.). Увеличивалось число куртин *Juniperus sibirica*, имеющих круглую и овальную форму, их средний диаметр менялся не значительно, средняя высота стволиков уменьшалась, а их число возрастало. Плодоношение можжевельника было умеренным. В травяно-кустарничковом ярусе преобладали *Bistorta major* и *Solidago virgaurea* L, реже встречались *Trientalis europaea* L., *Dianthus superbus* L. и *Avenella flexuosa* (L.) Drey. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляло около 90%. В мохово-лишайниковом ярусе преобладали зеленые мхи и виды р. *Cetraria*.

Таблица 1

Биометрическая характеристика можжевельника сибирского в долине р. Кожимью

Место произрастания	Высота н. у. м.	Диаметр куртин, м	Высота куртин, м	Число стволиков в куртине		Плодоношение	Максимальный возраст, лет
				живые	усохшие		
Березовое криволестье	630	3,1±0,1	1,2±0,1	31,5±0,5	12,0±0,8	нет	100
Горные тундры	700	3,5±0,5	0,8±0,2	94,8±0,8	–	единичное	87
Гольцовый пояс	740	2,05±0,3	0,4±0,4	49,7±0,5	–	умеренное	40

В гольцовом поясе редко встречались *Abies sibirica* и *Betula tortuosa*. У пихты сибирской часто отмечали суховершинность. Кусты можжевельника сибирского приобретали стелющуюся форму, увеличилось число плодоносящих особей. Проективное покрытие травяно-кустарничкового яруса составляло 85%, в нем доминировали *Vaccinium uliginosum* L. и *Vaccinium myrtillus* L, редко встречались *Tanacetum bipinnatum* (L.), *Luzula pilosa* и *Solidago virgaurea* L. Мохово-лишайниковый ярус образован зелеными мхами и лишайниками родов *Cetraria* и *Cladonia*.

Наиболее старые особи можжевельника сибирского нами были обнаружены в поясе березового криволеся, их возраст достигал 100 лет. Для них характерно большое количество усохших и усыхающих куртин можжевельника. С продвижением в верх по склону у можжевельника сибирского отмечено увеличение сухой массы хвои и уменьшение массы стволиков в надземной биомассе куртин (рис. 1).

Таким образом, с продвижением к гольцовому поясу увеличиваются масса фотосинтезирующих органов и охвоенность побегов. В поясе березового криволеся на открытых местах жизненное состояние можжевельника сибирского значительно лучше, чем под пологом берез, о чем свидетельствует число особей в куртинах, диаметр куртин и их плодоношение (табл. 2). Это связано с отсутствием конкуренции с березой извилистой за элементы минерального питания в условиях слаборазвитых горных почв. Нами не выявлены достоверные отличия по изменению величины годичного прироста побегов можжевельника сибирского при продвижении вверх по склону. Отмечена тенденция к снижению длины хвои и высоты стволиков у популяции *J. sibirica* в гольцовом поясе, что связано, вероятно, с неблагоприятным влиянием ветров и более низких температур на рост и развитие особей данного вида. Изучение зависимости длины хвои от возраста показало, что наибольшая длина хвои у можжевельника в 40–50 лет (рис. 2). Длина хвои в этом возрасте составила около 6,1 мм.

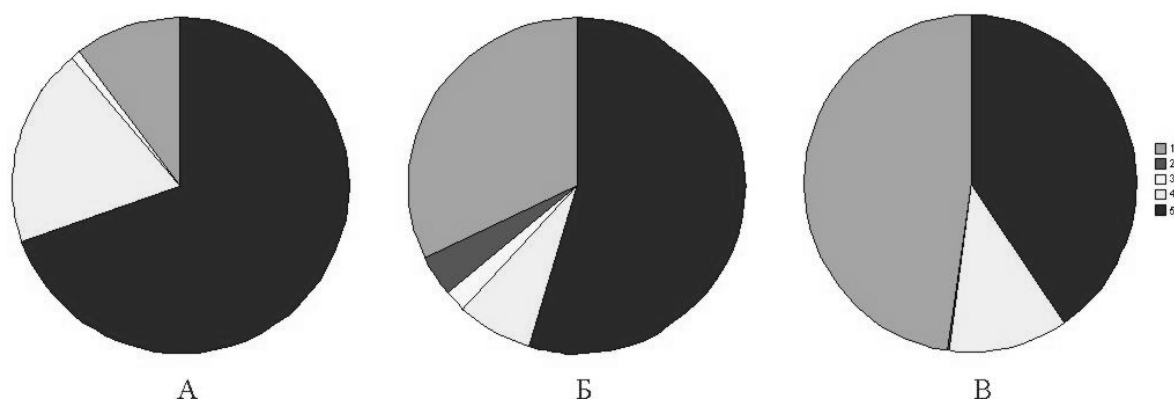


Рис. 1. Доля массы (г) основных органов куста можжевельника сибирского в долине р. Кожимью
А – пояс березового криволесья, Б – пояс горных тундр, В – гольцовый пояс. 1 – хвоя, 2 – шишкягоды, 3 – отмершая хвоя, 4 – ветки без хвои, 5 – стволы.

Таблица 2

Характеристика куртин в поясе березового криволесья на высоте 630 м н. у. м.

Место произрастания	Диаметр куртин, м	Высота стволиков в куртине, м	Число стволиков в куртине	Плодоношение
Под пологом берез	3,1±0,1	1,2±0,1	31,5±0,5	нет
Открытое местообитание	3,5±0,5	0,8±0,2	94,8±0,8	слабое

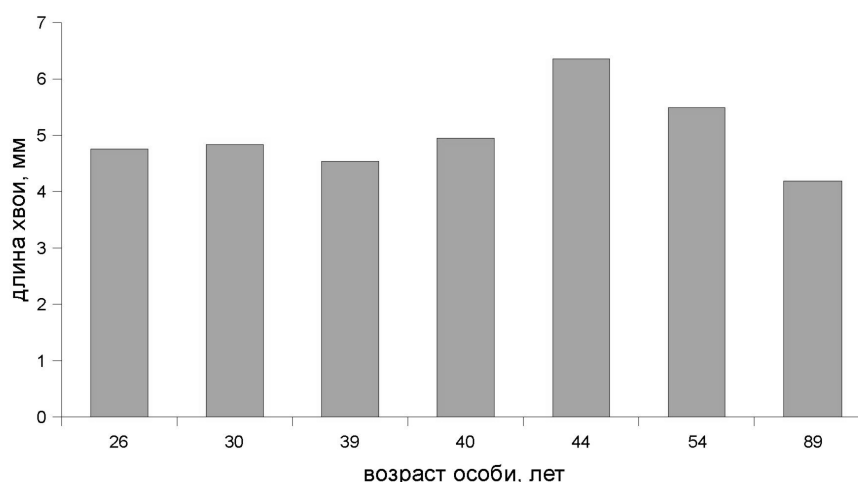


Рис. 2. Соответствие длины хвои третьего года формирования возрасту особи можжевельника сибирского.

Содержание пигментов в хвое зависит от её возраста у можжевельника сибирского. Их количество увеличивалось в хвое 3-го года развития, а содержание каротиноидов снижалось (рис. 3). Содержание хлорофиллов и каротиноидов в двухлетней хвое составляет $0,88 \pm 0,04$ мг на 1 г сырой массы и $0,28 \pm 0,03$ мг на 1 г сырой массы соответственно, а трехлетней хвое хлорофиллов $1,29 \pm 0,01$ мг на 1 г сырой массы, каротиноидов $0,18 \pm 0,01$ мг на 1 г сырой массы.

На основании полученных результатов можно сделать заключение о том, что наиболее благоприятные условия для роста и развития можжевельника сибирского складываются на открытых пространствах в поясе березового криволесья, о чем свидетельствуют более развитые куртины и хорошее плодоношение. Максимальная длина хвои можжевельника сибирского наблюдается у особей в возрасте 40–50 лет. Содержание пигментов в хвое меняется с возрастом.

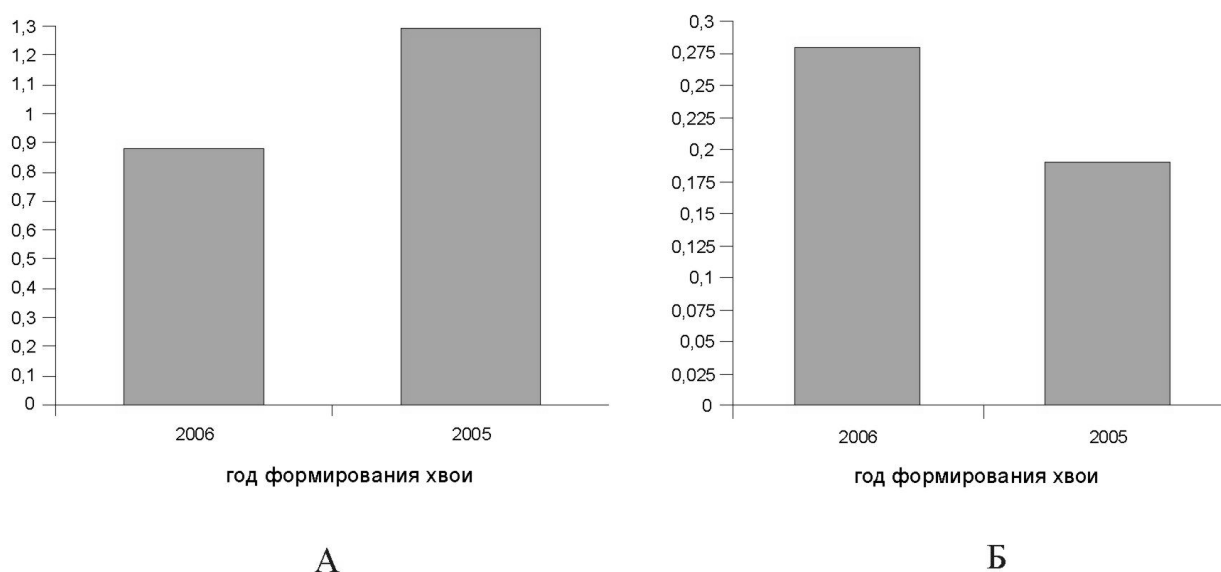


Рис. 3. Содержание пигментов (мг на г сырой массы) в хвое 2-го и 3-го года формирования у можжевельника сибирского в долине р. Кожимью.

А – хлорофилл a+b, Б – каротиноиды.

Литература

- Ихманицкая Н. Н. Критическая заметка о кавказских видах секции *Juniperus* рода *Juniperus* L. (*Cupressaceae*) // Бюл. Гл. ботан. сада. 1989. Вып. 90. С. 64–70.
- Полевая геоботаника. М.–Л., 1964. Т. 3. 530 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 379 с.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств. СПб., 1995. 990 с.
- Adams R. P., Pandey R. N. Analysis of *Juniperus communis* and its varieties based on DNA fingerprinting // *Biochemical Systematics and Ecology*. 2003. Vol. 31. P. 1271–1278.

СТРУКТУРНЫЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПРИМОРДИЕВ КОРНЕВЫХ КЛУБЕНЬКОВ С НЕДЕТЕРМИНИРОВАННЫМ ТИПОМ РАЗВИТИЯ

Демченко К. Н.^{1,2}, Цыганов В. Е.², Демченко Н. П.¹, Борисов А. Ю.¹

¹ Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

² Пушкин, С.-Петербург, Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии Россельхозакадемии

С конца XX века в биологии в целом и в физиологии растений в частности отмечается существенный прогресс в методологии исследований, что открывает новые горизонты в работе по наиболее актуальным научным проблемам. К их числу, безусловно, относится изучение механизмов симбиотического сосуществования растений, бактерий и грибов. В настоящее время в мире проводятся интенсивные исследования генетического контроля со стороны растения-хозяина азотфиксирующего клубенькового и эндомикоризного симбиозов, являющихся не только прекрасными моделями для изучения механизмов взаимодействия высших растений и микроорганизмов, но и имеющих колоссальное значение для сельского хозяйства.

Известны два основных типа азотфиксирующего клубенькового симбиоза: 1) ризобийный симбиоз – между представителями *Fabales*, *Fagales*, *Cucurbitales* и *Rosales* с почвенными бактериями родов *Rhizobium*, *Sinorhizobium*, *Bradyrhizobium* и др. (Kistner, Parniske, 2000); и 2) актиноризный симбиоз – между разнородной группой, преимущественно древесных растений, называемых актиноридными, и филаментозными актиномицетами из рода *Frankia* (Pawlowski, Bisseling, 1996). Филогенетический анализ, основанный на анализе первичной последовательности гена рибулозобисфосфат-карбоксилазы (*rbcL*), показал, что оба типа симбиозов возникли у единого предка и весьма сходны между собой (Soltis et al., 1995). Кроме того, предполагается, что эволюционно симбиотический клубенек возникал как модификация в развитии примордия бокового корня, что особенно хорошо заметно в структуре актиноризных клубеньков. Среди примерно 16000 видов *Fabaceae* наблюдается большое разнообразие в формировании корневого клубенька. Однако число видов, у которых

развитие этого азотфиксирующего органа подробно изучено, достаточно мало (Hadri et al., 1998). Все многообразие типов колонизации и формирования ризобияльных клубеньков можно разделить на две большие группы по типу функционирования их меристемы: недетерминированные и детерминированные (см. обзор Sprent, James, 2007). Недетерминированные клубеньки, характеризуется длительным функционированием меристемы клубенька и формированием пространственного градиента развития тканей в самом клубеньке.

В случае азотфиксирующего симбиоза, бактериальный микросимбионт поселяется в специфических органах – корневых клубеньках, сформированных растением под влиянием молекулярных сигналов со стороны бактерии. Бактерии поселяются внутри клетки клубенька, отгороженные от ее цитоплазмы специфической мембраной – производной плазмалеммы. Колонизация бактерий в примордии клубенька у бобовых и других ризобияльных растений происходит при формировании симбиосом путем эндоцитоза. Клетки клубенька представляют собой уникальную модель для исследования взаимодействия микросимбионт–растение, поскольку только после «молекулярного диалога» с микросимбионтом клетки растения могут быть им колонизированы.

Формирование клубенька индуцируется через растущую часть корневого волоска Nod-фактором (липохитоолигосахаридной природы) почвенной бактерии. Nod-фактор стимулирует возобновление митотического цикла в клетках перицикла и внутренней коры корня, что приводит к формированию меристемы клубенька (Timmers et al., 1999). В дальнейшем в клубеньке формируются различные типы клеток. По структуре клеток в клубеньке выделяют три зоны: меристему, расположенную на его верхушке; инфекционную зону, занимающую центральную часть клубенька, в которой происходит эндоредупликация ДНК и значительное увеличение объема клеток; зону азотфиксации (Brewin, 1998, Hadri et al., 1998). В основании зрелого клубенька формируется зона старения. В инфекционной зоне бактерии выделяют Nod-фактор, который, вероятно, инициирует эндоредупликацию ДНК, блокируя переход клеток к митозу (Kondorosi, Kondorosi, 2004).

У большинства бобовых и актиноризных растений бактерия проникает внутрь корня через особую структуру – инфекционную нить, которая растет через слои клеток коры корня. Рост инфекционной нити на ранних этапах колонизации сопровождается запуском митотического цикла в клетках перицикла, а затем и внутренней коры корня (Timmers et al., 1999), причем, в этом принимают участие только клетки, остановленные в конце меристемы материнского корня в G₁-фазе митотического цикла (Yang et al., 1994). Nod факторы, продуцируемые почвенными бактериями, действуют как внешние митогенные сигналы. Они активируют митотический цикл клеток, покоящихся в G₀/G₁-фазе клеточного цикла и индуцируют репрограммирование клеток перицикла и коры корня, что приводит к скоординированным делениям и образованию меристемы клубеньков (Vasse et al., 1990; Yang et al., 1994; Foucher, Kondorosi, 2000). Дифференциация клеток клубенька происходит, по мнению авторов, после прекращения пролиферации клеток, эндоредупликации ДНК и увеличения их объема. Эндоредуплицированные клетки колонизируются бактериями, которые затем превращаются в бактериоиды (азотфиксирующую форму ризобий), а не эндоредуплицированные клетки не подвергаются инфицированию (Truchet, 1978).

Формирование симбиотических корневых клубеньков является наиболее удобной моделью для изучения генетики их развития и растительно-микробных взаимодействий, благодаря их факультативной природе и вовлечению в эти процессы геномов обоих партнеров: растения и бактерии. Значительное число генов, контролирующих различные стадии развития клубенька у гороха, уже идентифицированы и классифицированы (Borisov et al., 2007). На основании различной структуры клубеньков мутантных растений, построены несколько схем последовательного функционирования симбиотических генов растения во время инициации и раннего развития примордия клубенька (Guinel, Sloetjes, 2000; Tsyganov et al., 2002), а также более поздних стадий его развития (Borisov et al., 1997a, b; Tsyganov et al., 1998; Morzhina et al., 2000; Voroshilova et al., 2001). Однако генетический контроль клеточного цикла при различных типах симбиоза практически не изучен. Поэтому выяснение механизмов, контролирующих пролиферацию и дифференциацию клеток в ходе развития многоклеточного организма, приобретает все большую актуальность. Ранее нами (Tsyganov et al., 1998; Morzhina et al., 2000) показано, что гены *sym33*, *sym40* и *sym41* вовлечены в контроль процессов образования инфекционной нити и функционирования азотфиксационной клубенька на более поздних стадиях развития.

В данном докладе представлены результаты исследования ранних этапов формирования симбиотического клубенька гороха посевного (*Pisum sativum* L.). С использованием современных методов конфокальной лазерной сканирующей и электронной микроскопии детально изучены процессы колонизации ризобиями клеток коры корня, а также начальные стадии образования примордиев клубенька у исходной линии гороха SGE и мутантов SGEFix⁻² (по гену *sym33*), RisFixA (по гену *sym41*) и RBT3 (двойного мутанта по генам *sym33* и *sym40*). В ходе этого исследования мы выявили наличие координации функционирования этих симбиотических генов с системой регуляции пролиферации клеток материнского корня и развивающегося примордия клубенька.

На исходной линии гороха SGE нами впервые описана новая промежуточная стадия в формировании примордия клубенька, характеризующаяся способностью клеток примордия к активной пролиферации и одновременным формированием инфекционных нитей. Выявлено, что в ходе вовлечения в образование клубенька рядов коры материнского корня в них происходит последовательное, ряд за рядом, возобновление пролиферации клеток. Одновременно с этим процессом образуется инфекционная нить, которая проникает через клетки трех наружных рядов коры. На 5 день после инокуляции ризобиями (ДПИ) инфекционная нить последовательно строится клетками средней коры, которые к этому моменту уже завершили два-три митотических цикла. На 9 ДПИ внутренние ряды коры формируют примордий клубенька, состоящий из активно пролиферирующих клеток. Инфекционные нити строятся клетками апикальной части примордия, в них наблюдается активное ветвление инфекционной нити. Все клетки примордия на этой стадии активно пролиферируют. Клетки примордия, сформировавшие инфекционные нити, способны к митозу (в них наблюдаются фигуры митоза). К 12 ДПИ развивающийся клубень прорывает два-три наружных слоя коры материнского корня, невовлеченные в его образование, и выходит на поверхность корня. На этой стадии, в базальной части примордия часть клеток покидает митотический цикл и в их цитоплазме происходит эндоцитоз бактерий. В апикальной части клубенька формируется его меристема, в базальной части которой наблюдаются делящиеся клетки (фигуры митоза) несущие сформированные инфекционные нити. На последующих этапах развития клубенька происходит изменение вектора роста инфекционных нитей на противоположный (центробежный) и они строятся клетками покидающими меристему клубенька.

В ходе изучения пролиферации клеток у мутантов SGEFix⁻², RisFixA и RBT3 выявлено, что мутации по генам *PsSym33* и *PsSym41* приводят к неспособности инфекционных нитей проникать (на начальных этапах образования примордия клубенька) в его активно пролиферирующие клетки. Кроме того, формирование инфекционных нитей в клетках наружных слоев коры происходит значительно медленнее. Так как у мутанта SGEFix⁻² к 9 ДПИ, а у мутантов RisFixA и RBT3 к 19 ДПИ инфекционные нити построены в четырех-пяти наружных слоях коры, где они активно ветвятся. Последнее не обнаружено у исходной линии. Кроме того, они не проникают глубже в ткани корня и не обнаруживаются в клетках формируемых примордиев клубеньков. В результате этого, в образование примордия клубенька не вовлекаются большинство слоев коры материнского корня. Это приводит к образованию рано стареющих неэффективных клубеньков с нарушениями в образовании апикальной меристемы клубенька. Участок корня с клетками содержащими инфекционные нити постепенно обрастает примордием, и формируется особая структура мутантных клубеньков. На поздних стадиях (23-28 ДПИ) формирования клубенька инфекционные нити проникают в уже покинувшие митотический цикл клетки. В таких клубеньках также наблюдается образование особого отделительного слоя из субберинизированных клеток на границе клеток производных перичикла и коры.

В докладе обсуждается возникновение связи в функционировании специфических симбиотических генов растения и системы контроля пролиферации клетки.

Работа выполнена при финансовой поддержке: Российского фонда фундаментальных исследований (04-04-48282, 06-04-89000-NWO а, 07-04-01171, 07-04-01558, 07-04-13566, 08-04-01710), Фонда поддержки отечественной науки, NWO 047.018.001, FOOD-CT-2004-506223. Работы выполнены на оборудовании Центра коллективного пользования ВНИИ Сельскохозяйственной микробиологии РАСХН «Геномные технологии и клеточная биология сельскохозяйственных микроорганизмов и растений» (Пушкин, Санкт-Петербург).

Литература

- Борисов А. Ю., Васильчиков А. Г., Ворошилова В. А и др. Регуляторные гены гороха посевного (*Pisum sativum* L.), контролирующие развитие азотфиксирующих клубеньков и арбускулярной микоризы: фундаментальные и прикладные аспекты (обзор) // Прикладная биохим. микробиол. 2007. Т. 43. №3. С. 265–271.
- Borisov A. Y., Rozov S. M., Tsyganov V. E., Morzhina E. V., Lebsky V. K., Tikhonovich I. A. Sequential functioning of *Sym13* and *Sym31*, two genes affecting symbiosome development in root nodules of pea (*Pisum sativum* L.) // Mol. Gen. Genetics. 1997a. Vol. 254. P. 592–598.
- Borisov A. Y., Lebsky V. K., Morzhina E. V., Rozov S. M., Tsyganov V. E., Tikhonovich I. A. Study of pea (*Pisum sativum* L.) symbiotic gene interactions using a panel of lines carrying two Fix- mutations and a comparative study of their nodule ultrastructure // Nitrogen Fixation for the 21st Century / Ed. by Elmerich C., Kondorosi A., Newton W. E. Dordrecht. 1997b. P. 345.
- Brewin N. J. Tissue and cell invasion by *Rhizobium*: the structure and development of infection threads and symbiosomes // Rhizobiaceae, Molecular Biology of Model Plant-Associated Bacteria / Ed. by Spaink H. P., Kondorosi A., Hooykaas P. J. J. Dordrecht. 1998. P. 417–429.
- Guinel F. C., Sloetjes L. L. Ethylene is involved in the nodulation phenotype of *Pisum sativum* R50 (*sym16*), a pleiotropic mutant that nodulates poorly and has pale green leaves // J. Exp. Bot. 2000. Vol. 51. P. 885–894.
- Hadri A.-E., Spaink H. P., Bisseling T., Brewin N. J. Diversity of root nodulation and rhizobial infection processes // Rhizobiaceae, molecular biology of model plant-associated bacteria / Spaink H. P., Kondorosi A., Hooykaas P. J. J. Dordrecht. 1998. P. 347–360.

- Kistner C., Parniske M. Evolution of signal transduction in intracellular symbiosis // Trends Plant Sci. 2002. Vol. 7. N 11. P. 511–518.
- Kondorosi E., Roudier F., Gendreau E. Plant cell-size control: Growing by ploidy? // Curr. Opin. Plant Biol. 2000. Vol. 3. P. 488–492.
- Kondorosi E., Kondorosi A. Endoreduplication and activation of the anaphase-promoting complex during symbiotic cell development // FEBS Lett. 2004. Vol. 567. P. 152–157.
- Morzhina E. V., Tsyganov V. E., Borisov A. Y., Lebsky V. K., Tikhonovich I. A. Four developmental stages identified by genetic dissection of pea (*Pisum sativum* L.) root nodule morphogenesis // Plant Sci. 2000. Vol. 155. P. 75–83.
- Pawlowski K., Bisseling T. Rhizobial and actinorhizal symbioses: What are the shared features? // Plant Cell. 1996. Vol. 8. P. 1899–1913.
- Soltis D. E., Soltis P. S., Morgan D. R., Swensen S. M., Mullin B. C., Dowd J. M., Martin P. G. Chloroplast gene sequence data suggest a single origin of the predisposition for symbiotic nitrogen-fixation in angiosperms // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1995. Vol. 92. N. 7. P. 2647–2651.
- Sprent J. I., James E. K. Legume Evolution: Where Do Nodules and Mycorrhizas Fit In? // Plant Physiol. 2007. Vol. 144. P. 575–581.
- Timmers A. C., Auriac M. C., Truchet G. Refined analysis of early symbiotic steps of the *Rhizobium-Medicago* interaction in relationship with microtubular cytoskeleton rearrangements // Development. 1999. Vol. 126. N. 16. P. 3617–3628.
- Truchet G. Sur l'état diploïde des cellules du méristème des nodules racinaires des légumineuses // Ann. Sci. Nat. Bot. (Paris). 1978. Vol. 19. P. 3–38.
- Tsyganov V. E., Morzhina E. V., Stefanov S. Y., Borisov A. Y., Lebsky V. K., Tikhonovich I. A. New pea (*Pisum sativum* L.) genes *sym33* and *sym40* control infection thread formation and root nodule function // Mol. Gen. Genetics. 1998. Vol. 256. P. 491–503.
- Tsyganov V. E., Voroshilova V. A., Priefer U. B., Borisov A. Y., Tikhonovich I. A. Genetic dissection of the initiation of the infection process and nodule tissue development in the *Rhizobium*-pea (*Pisum sativum* L.) symbiosis // Ann. Bot. 2002. Vol. 89. P. 357–366.
- Vasse J., de Billy F., Camut S., Truchet G. Correlation between ultrastructural differentiation of bacteroids and nitrogen fixation in alfalfa nodules // J. Bacteriol. 1990. Vol. 172. P. 4295–4306.
- Voroshilova V. A., Boesten B., Tsyganov V. E., Borisov A. Y., Tikhonovich I. A., Priefer U. B. Effect of mutations in *Pisum sativum* L. genes blocking different stages of nodule development on the expression of late symbiotic genes in *Rhizobium leguminosarum* bv. *viciae* // Mol. Plant-Microbe Interact. 2001. Vol. 14. P. 471–476.
- Yang W. C., de Blank C., Meskiene I., Hirt H., Bakker J., van Kammen A., Franssen H., Bisseling T. *Rhizobium* Nod factors reactivate the cell cycle during infection and nodule primordium formation, but the cycle is only completed in primordium formation // Plant Cell. 1994. Vol. 6. N 10. P. 1415–1426.

ВЛИЯНИЕ НИКЕЛЯ НА ПРОЦЕССЫ МОРФОГЕНЕЗА КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ

Демченко Н.П., Калимова И.Б.

Санкт-Петербург, БИН РАН им. В. Л. Комарова

Одним из подходов в исследовании взаимосвязи и регуляции процессов роста, пролиферации и дифференциации клеток, строго скоординированных в ходе морфогенеза корня, является изучение их ответной реакции на воздействие различных биотических и абиотических факторов. Несомненный интерес в этом плане представляет и изучение этих процессов при воздействии на них различных концентраций тяжелых металлов, вызывающих их нарушение и прекращение роста корня. Возрастающее загрязнение окружающей среды тяжелыми металлами приводит к тому, что исследования их воздействия на процессы морфогенеза становятся все более актуальными. Никель является одним из основных компонентов, загрязняющих окружающую среду районов Крайнего Севера комбинатами цветной металлургии, и присутствует в большом количестве в серпентиновых почвах. Среди тяжелых металлов, никель выделяется высокой токсичностью и ингибирующим действием на морфогенез растений. Избыток никеля в среде быстро отражается на морфогенезе корневой системы, вызывая торможение роста корня, хромосомные aberrации и различные нарушения в структуре клеток (Robertson, Meakin, 1980; Довгальук и др., 2001; Серегин, Кожевникова, 2006). Токсический эффект никеля на морфогенез корней зависит от его концентрации, времени действия и состава среды (Robertson, 1985; L'Huillier et al., 1996). Однако динамика процессов морфогенеза корня под воздействием никеля изучена недостаточно. Не выявлен и наиболее чувствительный процесс к его воздействию. Кроме того, не известно, происходит ли прекращение пролиферации клеток меристемы под воздействием никеля при высоких концентрациях в результате ингибирования перехода клеток к синтезу ДНК или/и к митозу. Не изучено влияние никеля на пролиферацию клеток покоящегося центра и инициацию развития примордиев боковых корней. Мало данных и о структурных нарушениях в клетках разных зон и тканей корня под его воздействием.

Цель настоящей работы заключалась в изучении процессов роста, пролиферации и дифференциации клеток корня под воздействием различных концентраций никеля. Особое внимание уделено динамике этих процессов и особенностям роста клеток вдоль продольной оси корня, синтезу ДНК и делению клеток в покоящемся центре и в разных тканях корня, влиянию на инициацию примордиев боковых корней, а также структурным нарушениям в клетках разных тканей корней проростков под воздействием никеля при высокой концентрации.

Работу проводили на корнях проростков озимой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Ленинградка и яровой пшеницы (*T. aestivum* L.) сорта Московская 37, выращенных на 0,25 раствора Кнопа. Через 5 суток от начала прорастивания проростки озимой пшеницы переносили на 48 ч на свежий раствор Кнопа (контроль) или на раствор с разным содержанием никеля (опыт). Исследовали действие двух концентраций никеля (1,0 мкМ и 0,1 мМ NiSO₄), значительно различающихся по степени влияния на развитие корневой системы, как установлено в предварительных опытах. Динамику процессов морфогенеза под воздействием никеля при высокой концентрации (0,1 мМ) в течение 72 ч исследовали на корнях трех суточных проростков яровой пшеницы. Для этого в течение первых суток через каждые 6 ч от начала опыта, а в течение вторых суток – через 12 ч и еще через сутки фиксировали 5–7-миллиметровые сегменты кончиков корней по общепринятой методике. Готовили постоянные препараты продольных и поперечных срезов. Влияние высокой концентрации никеля на пролиферацию клеток (синтез ДНК и деление клеток) исследовали в инициалах чехлика, клетках покоящегося центра, ризодермы и центрального ряда метаксилемы. Для этого корни проростков погружали на 30 мин в раствор с метил-³H₁-тимидина в концентрации 80 кБк/мл (молекулярная активность 777 ТБк/моль). На препаратах автографах определяли индекс меченых ³H-тимидином (синтезирующих ДНК) клеток (ИМК) и митотический индекс (МИ). Инициацию примордиев боковых корней тоже исследовали на препаратах автографах.

Результаты работы показали, что никель при концентрации 1,0 мкМ не оказывал заметного влияния на развитие корневой системы проростков озимой пшеницы. Прирост корней контрольных и опытных растений за двое суток опыта был практически одинаков. Не было обнаружено и заметных различий в числе и длине боковых корней. Однако в меристеме как материнского, так и боковых корней никель вызывал нарушение связей между группами близкородственных клеток в рядах ризодермы, а также гибель и гипертрофию отдельных клеток. Это нарушение не вызывало прекращение клеточных делений в ризодерме, но стимулировало их в экзодерме, что приводило к формированию дополнительных слоёв клеток. Никель при концентрации 0,1 мМ ингибировал рост как материнского корня, так и боковых корней. Растяжение клеток начиналось на таком же расстоянии от кончика корня, как и у контрольных корней. Однако скорость растяжения клеток снижалась, и растяжение клеток прекращалось в акропетальном направлении. Длина закончившихся растяжения клеток уменьшалась в несколько раз. В меристеме рост клеток тормозился и в радиальном направлении, что приводило к уменьшению диаметра корня. Деление клеток в наружных слоях клеток корня и метаксилеме прекращалось раньше, чем в других тканях корня. После прекращения клеточных делений в ризодерме и слоях коры длина клеток увеличивалась и происходила вакуолизация клеток, что свидетельствует о том, что рост клеток в меристеме еще продолжался. Через 48 ч митозы встречались среди дистальных клеток рядов ризодермы и коры, а также в экзодерме, перицикле, стеллярной паренхиме и у клеток-спутников протофлоэмы. В наиболее длинных боковых корнях деление клеток в меристеме было прекращено, в то время как в примордиях боковых корней и боковых корнях, вышедших на поверхность материнского корня, делящиеся клетки наблюдались во всех тканях. Некоторые клетки коры, расположенные вблизи примордиев, находились в митозе. Боковые корни первого порядка появлялись на поверхности материнского корня значительно ближе к его кончику, чем в контрольных корнях. Кроме того, в боковых корнях, длиной уже около 2 мм, начиналась инициация примордиев боковых корней второго порядка. В материнских корнях обнаружено изменение структуры клеточной оболочки в проходивших растяжение под воздействием никеля клетках эндодермы, которое вызывало ее окрашивание реактивом Шиффа. В этих клетках наблюдался пикноз ядра. В вышерасположенных участках корня в проходивших растяжение клетках начинался некроз клеток сначала в эндодерме и внутреннем слое коры, а затем в перицикле. Инициация корневых волосков в ризодерме ингибировалась, а инициация примордиев боковых корней и начало дифференциации клеток протоксилемы (формирование вторичных утолщений клеточных стенок) не ингибировались и наблюдались значительно ближе к кончику корня.

Анализ динамики роста контрольных корней показал, что прирост корней варьировал в течение первых суток. Его величина была наименьшей через 6 и 18 ч. В течение вторых суток скорость роста корней снижалась. Обнаружен 12-ти часовой ритм изменения длины закончившихся растяжение клеток, обусловленный изменением длины зоны растяжения. Через 6 и 18 ч длина зоны растяжения была минимальная. Однако большая длина закончившихся растяжение клеток не приводила к увеличению прироста корня. Причины этого явления пока не ясны. В среде с 0,1 мМ NiSO₄ прирост корней заметно уменьшался уже к 12 ч от начала инкубации проростков. Через 24 ч рост корней практически прекращался, хотя медленный их рост продолжался и в течение вторых суток. Никель нарушал ритм изменения длины закончившихся растяжение клеток, снижая относительную скорость растяжения клеток уже через 12 ч, а через 24 ч ингибировал растяжение клеток. В течение следующих суток медленный рост клеток в апикальной части зоны растяжения сохранялся, постепенно прекращаясь в акропетальном направлении, но переход клеток к растяжению (быстрое увеличение длины клеток) не ингибировался даже через 72 ч. Медленный рост клеток продолжался и в меристеме. Начало дифференциации клеток протоксилемы, метаксилемы и метафлоэмы происходило ближе к кончику корня.

Результаты исследования влияния никеля на пролиферацию клеток показали, что величины ИМК и МИ в инициациях чехлика, покоящемся центре, ризодерме и центральной метаксилеме контрольных корней мало изменялись в течение опыта. В корнях опытных растений уже через 6 ч от начала опыта ИМК в ризодерме и центральной метаксилеме заметно уменьшился, в чехлике – в меньшей степени, а в покоящемся центре – не изменился. В последующие сроки ИМК во всех тканях и покоящемся центре резко снижался. Через 48 ч в покоящемся центре синтезирующие ДНК клетки отсутствовали, а в чехлике и ризодерме встречались лишь единичные меченые клетки. Через 72 ч синтезирующих ДНК клеток в чехлике и ризодерме не наблюдали. Однако в метаксилеме в течение 18–48 ч ИМК изменялся незначительно, а через 72 ч была обнаружена одна меченая клетка. Величина МИ в покоящемся центре и изученных тканях корней опытных растений менялась аналогичным образом. Только в покоящемся центре через 6 ч МИ был достоверно выше, а в ризодерме несколько выше, чем в корнях контрольных растений. Заметное уменьшение МИ происходило через 12 ч, а в последующие сроки МИ снижался, но не так резко, как ИМК. Через 72 ч в покоящемся центре, чехлике и ризодерме некоторых корней встречались делящиеся клетки. Резкое снижение ИМК и постепенное снижение МИ в изученных тканях в течение опыта свидетельствует о том, что прекращение пролиферации клеток было обусловлено блокированием перехода клеток к синтезу ДНК. Только клетки, которые успели начать синтез ДНК или находились в других фазах цикла, продолжали медленное продвижение по митотическому циклу и завершали его. Сестринские клетки, возникшие в результате деления, выходили затем из цикла в G₁-фазе в покой.

В клетках корней опытных растений все структурные изменения встречались только в клетках, проходивших растяжение в присутствии 0.1 мМ никеля, и проявлялись после прекращения их растяжения. Через 24 ч в клетках ризодермы увеличивалась частота встречаемости разветвлённых корневых волосков. К 36 ч в некоторых корнях в начале зоны растяжения в клетках ризодермы наблюдали хроматолизис ядра. В этих клетках ядро очень слабо или вообще не было окрашено реактивом Шиффа. В некоторых клетках эндодермы происходил пикноз ядра. В некоторых клетках центрального ряда метаксилемы нарушалась структура ядра. Ядро становилось лопастным, появлялись ядерные перетяжки, формировались гантелевидные ядра. К 72 ч в некоторых корнях хроматолизис распространялся до клеток внутренних слоёв коры, а в эндодерме увеличивалось число клеток, в которых происходил пикноз ядра. В клетках коры около примордия, обнаружены как нормальные митозы, так и многополюсные.

При изучении влияния никеля на инициацию боковых корней использовали полученные нами ранее (Демченко, Демченко, 2001) данные о последовательности возобновления синтеза ДНК и деления клеток в тканях корня пшеницы, участвующих в инициации примордиев. Наиболее ранним признаком инициации примордиев было возобновление синтеза ДНК в клетках стелярной паренхимы. В наших условиях роста у половины исследованных контрольных корней оно происходило уже в конце апикального сегмента корня длиной 5–7 мм. Позже и дальше от кончика корня синтез ДНК возобновляли клетки перицикла и эндодермы. Анализ полученных результатов показал, что инициация примордиев не ингибируется, а продолжается. Уже к 18 ч, когда происходило заметное торможение роста корня под воздействием никеля, эти клетки наблюдались ближе к кончику корня, чем в контрольных корнях, а число корней с возобновившимся синтезом ДНК клетками стелярной паренхимы резко увеличилось. В конце сегмента корня уже появлялись не только синтезирующие ДНК клетки перицикла, но и делящиеся клетки стелярной паренхимы и перицикла. В последующие сроки число корней с инициацией примордиев и уже с развивающимися примордиями увеличивалось. Примордии наблюдались ближе к кончику корня.

Результаты настоящей работы показали, что токсическое действие никеля при высокой концентрации на рост корня обусловлено ингибированием как пролиферации клеток, так и их растяжения. Однако наиболее ранним (через 6 ч) эффектом никеля на клетки корня, установленным нами впервые, было ингибирование перехода клеток меристемы к синтезу ДНК, что и приводит к постепенному прекращению пролиферации клеток. Но это не является причиной остановки роста корня. Клетки покоящегося центра реагируют на действие никеля в первую очередь (через 6 ч) увеличением продолжительности митоза. Выход клеток из пролиферации в покой в G₁-фазе, вероятнее всего, является адаптацией корней к стрессу. Тканеспецифические нарушения структуры ядра в клетках, проходивших растяжение под воздействием никеля, тоже не являются причиной прекращения роста корня, хотя и свидетельствуют о токсическом действии ионов этого металла на клетки в ходе их растяжения. В участке корня, где рост клеток уже прекращен, в отличие от растущих клеток корня, высокая концентрация никеля не ингибировала возобновление синтеза ДНК и деление клеток в тканях, участвующих в инициации примордиев боковых корней, а также их развитие.

Работа выполнена при финансовой поддержке научной программы Санкт-Петербургского научного центра на 2006 г.

Литература

- Демченко Н. П., Демченко К. Н. Возобновление синтеза ДНК и деления клеток в корнях пшеницы в связи с инициацией боковых корней // Физиология растений. 2001. Т. 48. № 6. С. 869–878.
- Довгалик А. И., Калиняк Т. Б., Блюм Я. Б. Цитогенетические эффекты солей токсичных металлов в клетках апикальной меристемы корней проростков *Allium cepa* L. // Цитология и генетика. 2001. Т. 35. № 2. С. 3–10.

Серегин И. В., Кожевникова Ф. Д. Физиологическая роль никеля и его токсическое действие на высшие растения // Физиология растений. 2006. Т. 53, № 2. С. 285–308.

L'Huillier L., d'Auzac J., Durand M., Michaud-Ferriere N. Nickel Effects on Two Maize (*Zea mays*) Cultivars: Growth, Structure, Ni Concentration, and Localization // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74. N 10. P. 1547–1554.

Robertson A. I., Meakin M. E. R. The Effect of Nickel on Cell Division and Growth of *Brachystegia spiciformis* Seedlings // Kirkia. 1980. Vol. 12. part 1. P. 115–125.

Robertson A. I. The Poisoning of Roots of *Zea mays* by Nickel Ions, and the Protection Afforded by Magnesium and Calcium // New Phytol. 1985. Vol. 100. N 2. P. 173–189.

ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА И СТРОЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНОГО ГОДИЧНОГО ПОБЕГА КАМФОРΟΣМЫ МОНПЕЛИЙСКОЙ (*CAMPHOROSMA MONSPEIACUM* L.)

Дорджиева В. И.

Элиста, Калмыцкий государственный университет

Камфоросма монпельская – весьма ценное пастбищное растение естественных кормовых угодий полупустынной зоны. Этот полукустарник характеризуют как чрезвычайно засухо-, морозо- и солеустойчивое растение. Глубокая корневая система (до 2–4 м) делает ее надежным закрепителем песков. В работе предпринята попытка исследовать возможные онтогенетические, морфологические и корреляционные закономерности роста вегетативного годичного побега камфоросмы.

Прорастание надземное. За первый год вегетации в условиях республики Калмыкия побег достигает в среднем до 21 см, на нем закладывается до 50–60 мелких узких листьев. Рост побега медленный, продолжался до 4,5 месяцев. Характерная для многих представителей семейства Маревых (*Chenopodiaceae*) поликамбиальность не наблюдается. В коллатеральных проводящих пучках примерно одинаковых по размерам доля древесины составляет до $\frac{3}{4}$ длины и в ней преобладает древесная склеренхима. В тканях сердцевины заметны кристаллики солей. Отдельные клетки эпидермы побега и листьев образуют простые светло-коричневые одноклеточные волоски. Амфистоматические листья с довольно крупными устьицами. Устьица окружают 4 (редко 3 или 5) околоустьичных клеток, не отличающихся по форме от основных клеток эпидермы. При увеличении 7×40 в поле зрения попадают от 12 до 16 устьиц и от 8 до 11 волосков на обеих сторонах листовой пластинки. Клетки эпидермы 5–7- угольной формы с ровными стенками, довольно крупные, слой кутикулы не выражен сильно. Мезофилл листа изопалисадный: по бокам один слой, с обеих сторон посередине листовой пластинки два слоя палисадной ткани. Центральная часть мезофилла составлена очень крупными слегка продолговатыми водозапасающими клетками. По обе стороны от последней на границе с палисадной тканью расположены небольшие проводящие пучки. В отдельных клетках водозапасающей ткани кристаллы солей.

Рост побега на первом году онтогенеза хорошо аппроксимирует логистическая функция. В T_1 , побег достигает лишь пятой части от окончательной высоты, при невысокой скорости роста в длину, конус нарастания наиболее активный в функциональном отношении. В это время на побеге уже заложена почти половина (28 от 60) фотосинтезирующих органов. Пластохрон минимальный, а закладывающиеся фотосинтезирующие органы образуют наиболее развитую листовую поверхность. В T_2 побег достигает половины от окончательной высоты, но деятельность конуса нарастания значительно слабее. Побег, растущий с максимальной скоростью 0,2 см/сутки, закладывает следующие 20 листьев, с меньшей листовой пластинкой, чем названные. В T_3 идет торможение роста побега, а листообразовательная функция затухает. До десятка заложившихся в это время листьев имеют минимальные размеры. По морфологии листья на побеге камфоросмы толстоватые, шиловидные короткие 2–8 мм длиной, черешки плохо выражены. Максимальное время роста до 5 недель, после которого лист продолжает функционировать. Между длинами развивающихся на побеге фотосинтезирующих органов сохраняется высокая степень взаимозависимости ($r > 0,8$, в редких случаях $r > 0,6$). Логистический и корреляционный анализы проводились по методам, предложенным П. В. Терентьевым, Н. С. Ростовской (1977), В. М. Шмидтом (1984).

Таким образом, за первый год вегетации побег камфоросмы монпельской достигает до 21 см, на нем закладывается до 50–60 листьев. Рост побега хорошо аппроксимирует логистическая функция. Изопалисадный мезофилл, водозапасающие клетки, мелкие проводящие пучки, крупноклетчатая эпидерма, немногочисленные крупные устьица, простые одноклеточные волоски и очень медленный рост позволяют сделать заключение о суккулентном характере адаптации фотосинтезирующих органов к аридным условиям республики Калмыкия.

Литература

Терентьев П. В., Ростова Н. С. Практикум по биометрии. Л., 1977. 152 с.

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 250 с.

ОСОБЕННОСТИ ФИЗИОЛОГИИ И МОРФОЛОГИИ ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ РАЗНЫХ ТИПОВ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ

Евстюгин А. С.

Екатеринбург, Ботанический сад УрО РАН

В качестве объектов исследования были выбраны насаждения сосны обыкновенной 15–20-летнего возраста, расположенные в градиентах различных типов промышленного загрязнения. Первый полигон представляет собой ряд пробных площадей, заложенных на разном расстоянии от Рефтинской ГРЭС (источник кислотного-щелочного загрязнения), и Среднеуральского медеплавильного завода (кислотный тип). Пробные площади расположены в градиенте загрязнения по направлению господствующих ветров на различном расстоянии от источников выбросов.

Исследовались следующие группы показателей хвои сосны:

1. Длина, сырая и абсолютно сухая масса хвои; также вычислялись индексы СМЕД (сухая масса единицы длины хвои), СВЕД (содержание воды в единице длины хвои), СВ (содержание воды, вычисляемое как разность масс сырой и сухой хвои, отнесенное к сухой массе) (Васфилов, 2005, Цельникер, 1982). Данные показатели были получены отдельно для одно- и двухлетней хвои.

2. Морфологические и анатомические признаки хвои 2-го года жизни – ее размеры (длина, ширина, толщина, площадь, объем), размеры проводящего пучка на поперечном срезе, число и размеры смоляных ходов, площадь и процент мезофилла от площади срез.

Для Рефтинского полигона по массе и индексам наблюдаются сходные тенденции для разных возрастов хвои. Как по абсолютным показателям (сырая и сухая масса), так и по индексам (СМЕД и СВЕД) пробные площади, находящиеся на разном расстоянии от источника выбросов (от 3 до 17 км) различаются недостоверно, однако для хвои второго года жизни происходит небольшое уменьшение как абсолютного значения массы, так и сухой массы единицы длины, а также содержания воды в единице длины хвоинки (рис. 1а). Для однолетней хвои такая тенденция не выражена. На пробных площадях, находящихся в зонах загрязнения, по сравнению с контролем происходит довольно значительное уменьшение массы хвои и индексов СМЕД и СВЕД как для однолетней, так и для хвои второго года жизни. По абсолютному показателю содержания воды в хвое каких-либо различий между пробными площадями не выявлено.

В районе Ревдинско-Первоуральского промузла несколько меньшей абсолютной массой отличается хвоя в импактной зоне. По относительным показателям массы и содержания воды различий между участками практически нет (рис. 1б). Не наблюдается различий между зонами и по абсолютному содержанию воды в хвое. Более выражены различия по изученным показателям в зависимости от возраста хвои. Так, большую относительную и абсолютную сухую массу имеет хвоя второго года жизни, тогда как большим содержанием воды (как абсолютным, так и в пересчете на единицу длины), напротив, обладает хвоя текущего года.

Длина хвои на пробных площадях в районе Рефтинской ГРЭС отличается значительной вариабельностью внутри каждой площади и может отличаться почти в 2 раза (рис. 2а). Говорить о тенденции изменения размеров хвои в зависимости от расстояния от источника выбросов в данном случае нельзя. Значительно более информативными морфологическими признаками в этом отношении являются ширина и длина хвоинки и ее проводящего пучка. По этим показателям пробные площади распределились следующим образом. Наименьшей шириной и толщиной отличается хвоя сосны на площади ЮВ-3 (в 3 км от ГРЭС), затем идут площади ЮВ-11 и ЮВ-17, мало отличающиеся друг от друга. Наибольшие размеры имеет хвоя контрольного участка. Эти различия достоверны, причем ширина и толщина хвои с загрязненной и контрольной пробных площадей различаются более чем в два раза. Значения ширины и толщины проводящего пучка на разном удалении от источника выбросов достоверно меньше, чем в контроле. Такая же тенденция наблюдается и для размеров смоляных ходов на поперечном срезе, а также их количества (рис. 3). Это говорит о хорошей корреляции этих признаков. О том же свидетельствует стабильность количества смоляных ходов в пересчете на 1 мм периметра поперечного среза хвоинки.

В отличие от Рефтинского промузла, в районе СУМЗа различия пробных площадей по длине хвои выражены достаточно четко. Достоверно меньшую длину имеет хвоя наиболее загрязненного участка (Р1). Длина хвои в буферной и фоновой зонах практически одинакова (рис. 2б). То же можно сказать и о других размерах хвои и ее анатомических элементов – ширине и толщине хвоинки и проводящего пучка, размерах смоляных ходов. Все эти показатели на загрязненном участке достоверно ниже, чем на остальных. Размеры хвои в буферной и фоновой зонах значимо не различаются. Количество же

смоляных ходов в хвоинке, напротив, несколько увеличивается по мере приближения к источнику загрязнения (рис. 4а). В пересчете на 1 мм периметра поперечного среза хвои количество смоляных ходов снижается от импактной зоны к фоновой, причем различия между участками достоверны (рис. 4б).

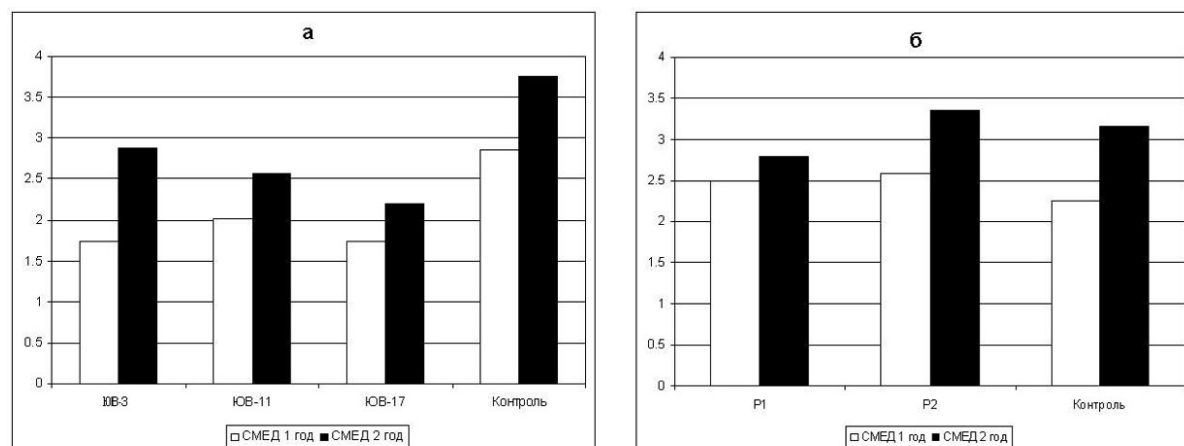


Рис. 1. Сухая масса единицы длины хвои сосны в градиентах разных типов загрязнения

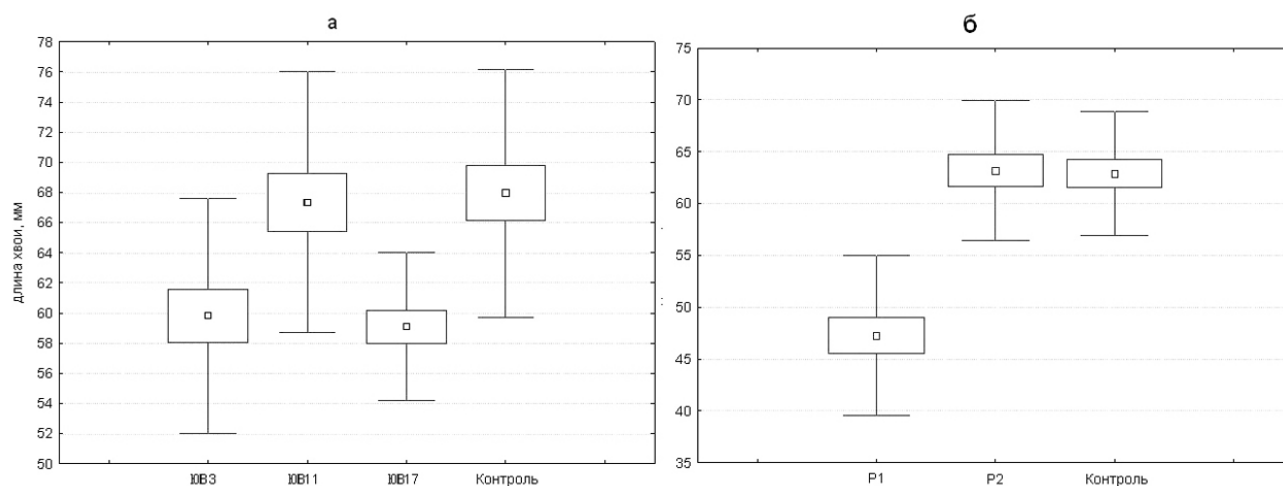


Рис. 2. Длина хвои сосны в градиентах разных типов загрязнения
а – Рефтинский, б – Ревда

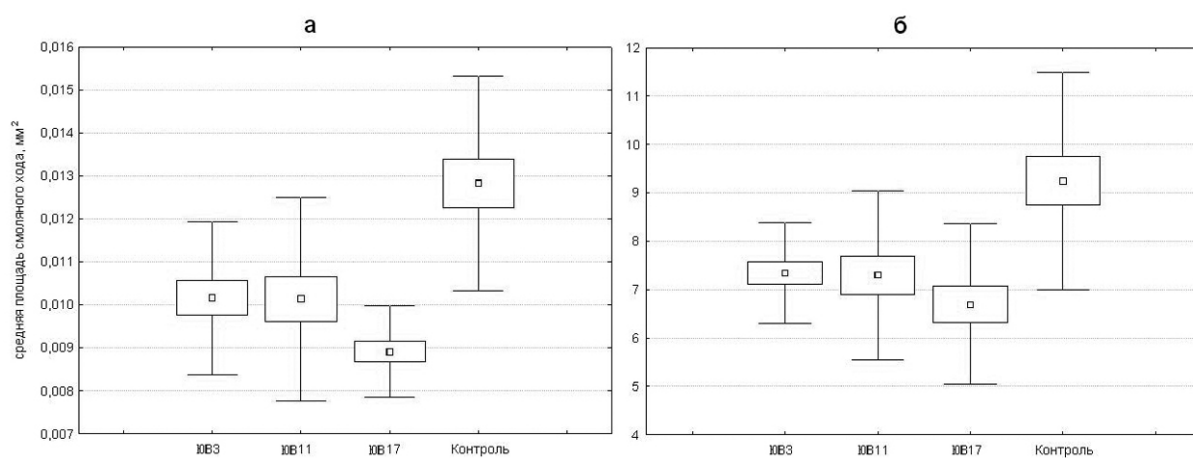


Рис. 3. Средняя площадь (а) и среднее количество смоляных ходов (б) в хвое сосны на разном удалении от Рефтинской ГРЭС

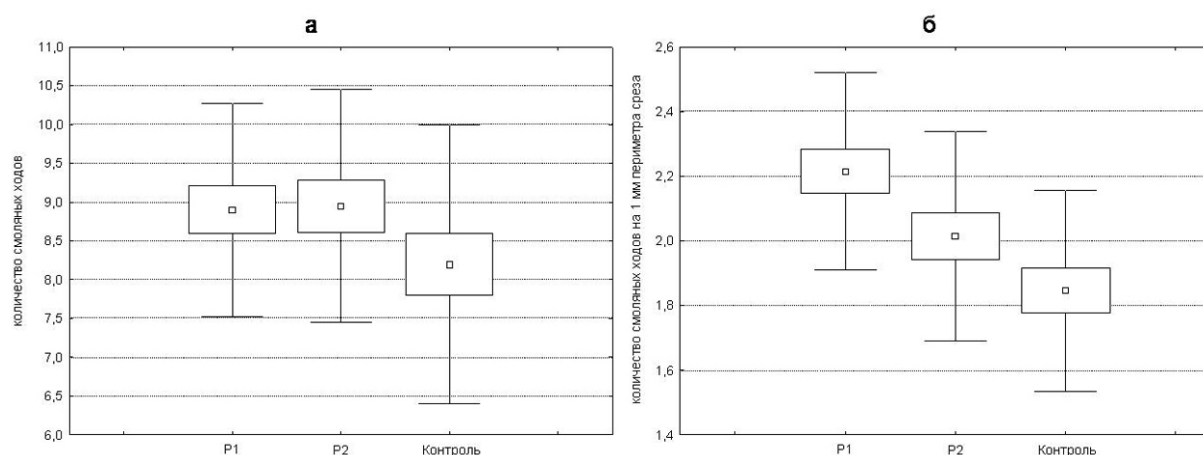


Рис. 4. Среднее количество смоляных ходов абсолютное (а) и в пересчете на 1 мм периметра среза (б) в хвое сосны в районе СУМЗа

Таким образом, по показателю сухой массы единицы длины как в районе Рефтинской ГРЭС, так и в районе СУМЗа, четко выраженной зависимости от уровня загрязнения не выявлено, за исключением небольшого увеличения этого индекса в контроле в Рефте. Не обнаружено также различий между пробными площадями и по содержанию воды в хвое.

Не обнаружено достоверных различий по длине хвои в градиенте загрязнения в зоне действия Рефтинской ГРЭС, в отличие от Ревдинского промузла, где хвоя сосны в импактной зоне имеет значительно меньшую длину. Это объясняется значительно большей нагрузкой на среду выбросов медеплавильного завода.

Ширина и толщина хвои и проводящего пучка, размеры смоляных ходов обнаруживают сходные тенденции к увеличению по мере удаления от источников промышленных выбросов на обоих полигонах. Количество смоляных ходов в хвое сосны в районе Рефтинской ГРЭС изменяется пропорционально размерам хвоинки и увеличивается по мере удаления от источника выбросов; в Ревде, наоборот, по мере удаления от завода и увеличения размеров хвои количество смоляных ходов уменьшается, что отражается в уменьшении относительного их количества в пересчете на единицу периметра среза. Таким образом, для хвои сосны в импактной зоне в районе СУМЗа характерно большое количество относительно мелких смоляных ходов, что, предположительно, может служить показателем ксероморфизма как адаптации сосны к действию поллютантов.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ №07-04-96108-р_урал_a.

Литература

- Васфилов С. П. Влияние загрязнения воздуха на сосну обыкновенную. Екатеринбург, 2005. 215 с.
Цельникер Ю. Л. Упрощенный метод определения поверхности хвои сосны и ели // Лесоведение. 1982. №4. С. 85–88.

ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ СТЕПЕНИ ЗАСОЛЕНИЯ ПОЧВЫ НА КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ УСТЬИЧНОГО КОМПЛЕКСА *SALICORNIA EUROPAEA* L.

Жалдак С. Н.

Симферополь, Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского

Произрастая в разнообразных условиях окружающей среды, растения обнаруживают различия, которые чаще всего являются эволюционно закрепленной адаптацией к существованию в определенном месте обитания (Василевская, 1965; Строгонов, 1973; Эзау, 1980). Засоленные почвы малоблагоприятны для произрастания большинства растений. К факторам, оказывающим негативное влияние на растительный организм, относят токсическое действие солей (преимущественно Cl^- и Na^+) и дефицит доступной почвенной влаги (Генкель, 1954; Строгонов, 1973; Суворов, Мартемьянова, 1990). В природной флоре существует целая группа растений способных произрастать в условиях высокого содержания в почве легкорастворимых солей. *Salicornia europaea* L. (Солерос европейский) – типичный эугаллофит галосуккулентной формы, встречающийся на побережье соленых озер и лиманов. Адаптированность *S. europaea* к различной степени засоленности грунта, проявляется в так называемом «солевом эффекте» (Шахов, 1956). Именно в условиях повышенного засоления, наблюдается максимальный рост и формирование наибольшей биомассы у вида. Необходимая оптимальная концентрация NaCl в почвенном растворе для нормального роста и

развития *S. europaea* составляет 2–3% (Суворов, Мартемьянова, 1990). Особенности структурной организации *S. europaea* отражают специфические условия обитания растения. В первую очередь, они ориентированы на сохранение почвенной влаги в растительном организме. Данный вид мало толерантен к сухости экотопа (Шахов, 1956, Котов, Репецкая, 2002). Растения рода *Salicornia*, в отличие от остальных эугаллофитов, имеют редуцированные листья и членистый сочный стебель, способный аккумулировать большое количество почвенной влаги. Постепенная аккумуляция легкорастворимых ионов солей (Cl^- и Na^+) в органах *Salicornia europaea* в ходе индивидуального развития, уравнивается активным накоплением воды клетками (развитие суккулентности тканей), интенсивным ростом и малой по сравнению с объемом тела поверхностью транспирации (Шахов, 1956; Flowers, 1977, Лотова, 2007). К настоящему времени выполнено значительное количество работ, в которых исследовались особенности жизнедеятельности галофитов и влияния условий произрастания на основные параметры их жизнеспособности (Строгонов, 1973, Котов, Репецкая, 2002 и др.). Однако, изучение реакций растений галофитов на воздействие факторов окружающей среды в аспекте их структурной организации, практически не рассматривались.

Исследование проводили вдоль прибрежной зоны залива Сиваш (с. Изобильное, Северо-Восточный Крым) в моноценозах ас. *Salicornietum purum*. На фоне одинакового уровня увлажненности экотопа (около 28% на сухой вес почвы), были выбраны пять ценопопуляций *S. europaea* различающихся степенью засоленности грунта. Данный эдафический фактор варьировал в диапазоне от 2% (ценопопуляции 1.1. –1.3.) до 4% (ценопопуляции 2.1. 2.2.). Жизнедеятельность эугаллофитов на засоленных территориях детерминировано не только воздействием эдафических факторов (увлажненности и засоленности экотопа), но и интенсивностью конкурентных взаимодействий (Котов, Репецкая, 2002). Для исключения влияния внутривидовой конкуренции, в момент появления первых всходов *S. europaea* (первая декада июня), в каждой ценопопуляции были выбраны модельные особи, в радиусе фитогенного поля которых удалялись все ближайшие соседи-конкуренты. Для анатомического анализа данные растения отбирались в генеративную фазу развития (первая декада сентября). К этому периоду происходит окончательное становление жизненной формы и формирование анатомических структур *S. europaea*. Полученные данные обрабатывали общепринятыми методами математической статистики.

Устьичный комплекс находится в тесной взаимосвязи с условиями обитания растений и активно реагирует на любые внешние воздействия. Для *S. europaea* характерен аномоцитный тип устьичного аппарата (Эзау, 1980). Устьица погружены на $4,6 \pm 0,3$ мкм. Исследование устьичного комплекса *Salicornia europaea* выявило варьирование размера замыкающих клеток устьиц. Взяв за основу длину и форму замыкающих клеток, устьица объединили в две группы. В первую группу (I) были включены устьица замыкающие клетки, которых округлой формы, длиной $21,1 \pm 0,1$ мкм. Вторую группу (II) составили устьица с крупными, вытянутыми вдоль устьичной щели замыкающими клетками, длиной $25,2 \pm 0,7$ мкм. Между двумя группами устьиц установлено достоверное различие по средним значениям длины замыкающих клеток ($P < 0,05$). Различие между двумя группами устьиц проявляется не только в размере их замыкающих клеток. При исследовании анатомического строения *S. europaea* в первичной коре стебля были обнаружены крупные спирально утолщенные трахеальные элементы (трахеи), часть из которых открывалась в подустьичную полость устьиц II группы. Различие по длине замыкающих клеток устьиц II группы у растений выросших в оптимальном для вида солевом режиме (ценопопуляции 1.1.–1.3.) и в условиях высокой засоленности экотопа (ценопопуляции 2.1.; 2.2.) установлено не было ($P > 0,05$). Длина замыкающих клеток устьиц II группы оказалась мало зависящей от данного экологического фактора и по-видимому, является видовым признаком. Замыкающие клетки обеих групп устьиц содержат ядро и хлоропласты.

У высших растений, выделение капельно-жидкой воды и растворенных минеральных веществ из ксилемы, осуществляется через специализированные структуры – гидатоды. Очень часто, гидатодой является одноклеточная или многоклеточная трихома, не связанная пространственно с водопроводящей тканью. У некоторых высших растений гидатоды, представляют собой модифицированные участки листовой пластинки, состоящие из специализированного мезофилла – эпитемы, лишённого хлоропластов (Эзау, 1980? Лотова, 2007). Совокупность устьиц II группы и открывающиеся в их подустьичную полость трахеальные элементы у *S. europaea*, вполне можно рассматривать как наружные секреторные структуры растений, а именно – гидатоды. То, что описываемый комплекс у этого вида выполняют выделительную функцию, не оставляет сомнения. Открываясь с одного конца в подустьичную полость устьиц II группы, трахеи, с другого конца своей перфорационной пластинкой погружены в водоносную паренхиму стебля *S. europaea*. Одна из возможностей регуляции солевого баланса растений на засоленных почвах, заключается в выведении солей из растительного организма. Такой способностью обладают криногалофиты, например виды рода *Atriplex*, некоторые представители семейств *Plumbaginaceae* и др. (Flowers, 1977, Эзау, 1980). Предположение о том, что через трахеальные элементы стебля и устьица II группы у *S. europaea*, происходит выделение солей, в нашем исследовании не подтвердилось. В ценопопуляциях 1.1.–1.3. растения произрастают при умеренной для этого вида засоленности экотопа (около 2%). Количество устьиц II группы на единице поверхности (мм^2) эпидермы *S. europaea* у растений из данных ценопопуляций составило в среднем $78,1 \pm 2,4$ шт, общее число трахей $45,6 \pm 0,2$ шт на поперечном срезе стебля. С увеличением засоленности почвы, следовало бы ожидать возрастание количества устьиц II группы на единице поверхности (мм^2) эпидермы и соответственно трахеальных элементов в стебле *S. europaea*, для удаления из

растительного организма избытка солей. Однако, наблюдается резкое сокращение общего количества трахей в первичной коре стебля до $4,5 \pm 0,1$ шт и устьиц II группы до $13,2 \pm 0,7$ шт. у растений из ценопопуляций 2.1. и 2.2. Согласно литературным данным, *S. europaеа* способен произрастать на почвах, содержащих значительно меньшее количество солей, чем солончаки (Суворов, Мартемьянова, 1990). Однако, в основе индивидуального развития суккулентного галофитного растения, лежит наследственно закрепленная потребность в солях. В опытах Келлера, в коллоидно-биологической теории солеустойчивости растений Шахова и в многочисленных исследованиях по солеустойчивости дикорастущих и культурных растений, была подтверждена высокая избирательная способность *S. europaеа* к активной аккумуляции ионов Na^+ и Cl^- (Генкель, 1954; Строгонов, 1973; Шахов, 1956). Создавая высокое осмотическое давление за счет поглощения легкорастворимых солей в организме, эуалофит обеспечивает себя почвенной влагой на солончаках. Благодаря росту, накоплению воды в тканях и относительной емкости ассимилирующих органов *S. europaеа* регулирует содержание солей в своем организме, т.е. каждому уровню засоленности субстрата соответствует определенная концентрация солей в клеточном соке растения. Описываемый анатомический комплекс у *S. europaеа* в условиях почвенного засоления, по-видимому, так же принимает активное участие в регуляции солевого баланса в растительном организме. Удаление избыточного количества воды, приводит к созданию в организме *S. europaеа* необходимой солевой концентрации. В результате, осмотическое давление клеточного сока в организме эуалофита, соответствует эдафическому режиму произрастания растения. Слишком высокий для *S. europaеа* уровень засоленности экотопа ($>4\%$) (ценопопуляции 2.1. и 2.2.), ведет к сокращению общего количества устьиц на поверхности эпидермы (мм^2) у растений для сохранения влаги и поддержания солевого баланса в растительном организме.

Устьичный комплекс I группы отличается от II группы у *S. europaеа* формой и меньшими размерами замыкающих клеток. В отличие от устьичного аппарата II группы, между растениями *S. europaеа* ценопопуляций 1.1. – 1.3. и ценопопуляций 2.1.; 2.2. установлено достоверное ($P < 0,05$) различие по длине замыкающих клеток устьиц I группы. С увеличением засоленности субстрата длина замыкающих клеток устьиц I группы сокращается примерно в 1,5 раза.

Размеры устьиц и их количество на поверхности (мм^2) эпидермы у растений, по мнению L.V. Shields (Shields, 1950) связаны обратной зависимостью. Мелкие, многочисленные устьица свойственны листьям с ксероморфной структурой (Василевская, 1965; Лотова, 2007). Согласно нашим данным у растений из всех исследуемых ценопопуляций *S. europaеа* между числом устьиц I группы и длиной их замыкающих клеток, указанная зависимость закономерна. Два анатомических признака связаны между собой достаточно сильной корреляцией ($r = -0,68 \pm 0,11$). Для устьиц II группы, такая закономерность установлена не была ($r = +0,14 \pm 0,10$). Отсутствие взаимосвязи между количеством устьиц II группы и длиной их замыкающих клеток, объясняется слабым варьированием размера последнего признака.

Литература

- Василевская В. К. Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана // Проблемы современной ботаники. 1965. С.5–17
- Генкель П. А. Солеустойчивость растений и пути её направленного повышения // Тимирязевские чтения. М., 1954. Т. 12. 83 с.
- Котов С. Ф., Репецкая А. И. Влияние эколого-ценотических факторов на жизненное состояние *Salicornia europaеа* L. // Учен. зап. ТНУ. 2002. Т. 15 (54). №1. С. 41–45.
- Лотова Л. И. Морфология и анатомия высших растений. М., 2007. 528 с.
- Строгонов Б. П. Метаболизм растений в условиях засоления // Тимирязевские чтения. М., 1973. Т. 32. 51с.
- Суворов В. И., Мартемьянова Т. М. Изменение изоферментного состава пероксидазы и о-дифенолоксидазы солероса европейского при смене уровней хлоридного засоления // Некоторые вопросы экологической физиологии растений. Пермь, 1990. С. 82–191.
- Шахов А. А. Солеустойчивость растений. М., 1956. 552 с.
- Эзау К. Анатомия семенных растений. М., 1980. 559 с.
- Flowers T. J., Troke P. F., Yeo A. R. The mechanism of salt tolerance in holophytes // Ann. Rev. Plant Physiol. 1977. Vol. 28. P. 89–121.
- Shields L. M. Leaf xeromorphy as related to physiological and structural influences // Bot. Rev. 1950. Vol. 16. N 8. P. 399–447.

АДАПТИВНЫЕ ПРИЗНАКИ РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП ПУСТЫНИ КЫЗЫЛКУМ

Жапакова У. Н., Бутник А. А., Ашурметов О. А., Матюнина Т. Е.

Ташкент, НПЦ «Ботаника» АН РУз

Представители экологических групп (псаммофиты, петрофиты, галофиты) пустыни Кызылкум обладают различным структурным потенциалом в изменяющихся условиях среды. Комплексный подход к изучению вегетативных и генеративных органов этих групп позволяет рассмотреть морфологические особенности цвет-

ка и плода, системы опыления и способы диссеминации с точки зрения экологической эволюции в экстремальных ксеротермических условиях.

Объектами исследования выбраны характерные растения пустыни Кызылкум, относящиеся к разным экологическим группам из семейств *Chenopodiaceae* и *Polygonaceae*: псаммофиты (*Calligonum eriopodum* Bunge., *Salsola paletzkiana* Litv. и *S. paulsenii* Litv.), петрофиты (*Nanophyton erinaceum* Pall., *S. arbusculiformis* Drob.); галофиты (*Halocnemum strobilaceum* (Pall.) MB., *Suaeda heterophylla* (K. et K.) Bunge, произрастающие на присущей им среде обитания. Проведение исследований осуществлялось на разных по почвенному составу участках Кызылкумской пустынной станции.

Псаммофиты. Песок как субстрат обладает рядом специфических особенностей. Это малая теплоемкость, высокая теплопроводность, небольшая капиллярность, низкая водоудерживающая сила и обратный восходящий ток, скапливание атмосферных осадков в глубоких горизонтах, незначительное количество органических веществ и солей (Горышина, 1979 и др.).

Для *Calligonum eriopodum* характерны: крапц-центрический тип мезофилла семядолей и листьев, листопадность, наличие ассимилирующей крапцевой структуры коры годичных побегов, ранняя склерификация осевых органов, продвинутый тип строения древесины, выражающийся в наличии коротких члеников сосудов, разнообразии элементов древесины, малом годичном приросте. *Salsola paletzkiana* и *S. paulsenii* относятся к группе высокоспециализированных солянок с крапц-центрическим мезофиллом семядолей и листьев. Осевые органы *S. paletzkiana* характеризуются поликамбиальным типом вторичного утолщения и значительной склерификацией, *S. paulsenii* специализированной крапц-хлоренхимно-колленхимной первичной корой, прокамбиальным типом утолщения, начиная с ювенильного этапа. Произрастание на песках обеспечивает менее жесткий водный дефицит в ксеротермический период. Это выражается в значительной паренхиматизации осевых органов по сравнению с гипсофильными однолетними солянками за счет широкой сердцевины, наличия флоэмной, радиальной и тангентальной паренхимы между древесно-лубяными зонами. Высокая специализация строения вегетативных органов псаммофитов коррелирует с их эндемизмом и приуроченностью к эволюционно молодому субстрату – пескам.

Цветки *C. eriopodum*, имеющие энтомофильный облик, характеризуются морфологической и функциональной неоднородностью (гомогамные, протерандричные, функционально женские) и разными типами опыления (автогамия, ксеногамия, гейтоногамия) в зависимости от погодных условий и наличия опылителей, что является одной из причин полиморфизма плодов. У *S. paletzkiana* и *S. paulsenii* при невзрачном облике цветков и специализации к автогамии и гейтоногамии путем анемофилии, отмечена тенденция к ксеногамии у функционально женских цветков.

Сложная радиальная структура перикарпия плода *C. eriopodum*, состоящая из 2-х типов различно ориентированных механических волокон, соответствует функции защиты зародыша и диссеминации (анемогеохория). В защите зародыша участвует и толстый слой эндосперма. Несмотря на некоторые примитивные признаки (наличие эндосперма, недифференцированный тип мезофилла зародыша), комбинация различных сочетаний адаптивных признаков плода у *C. eriopodum* столь велика, что указывает на его большую потенциальную возможность в освоении песчаных территорий пустынь. Плоды *S. paletzkiana* и *S. paulsenii* горизонтально уплощенные, имеют следующие покровные элементы: пятидольчатый околоцветник, перикарий, спермодерму. Функция диссеминации и защиты зародыша отведена околоцветнику, поскольку перикарий и спермодерма тонкие и паренхимные. По Р.Е.Левиной (1987) плоды этих видов можно отнести к анемоаэрохорным с планирующим типом диаспор, у которых семя занимает центральное положение, а крылья равномерно окружают плод. Анализ структуры плода и семени выявил следующие адаптивные особенности: у *C. eriopodum* – гибкая структура механических волокон перикарпия, служащая каркасом для многочисленных щетинок, у *S. paletzkiana*, *S. paulsenii* – паренхиматизация и слабая склерификация тканей околоцветника.

Петрофиты. Каменисто-щебнистый субстрат – среда обитания петрофитов (литофитов) характеризуется малым количеством гумуса, накоплением влаги в трещинах и скатыванием ее с поверхности. В ксеротермический период происходит нагревание субстрата. Эти факторы способствуют формированию специфического структурного типа растений – склерофитов (Горышина, 1979).

У *Nanophyton erinaceum* произошла редукция пластинки листа, перемещение зоны активных делений на основание и подножие листа, что привело к образованию фрагментов мясистой коры. Увеличилось количество водозапасающих клеток, погруженность устьиц, сократился объем склеренхимного тяжа. Все осевые органы рано переходят к поликамбиальному вторичному утолщению. Заложение сукцессивных камбиев связано с развитием листьев и почек, не зависит от ветвления и вступления в генеративную фазу. Поликамбиальность склеренхимно-пучкового типа. Деятельность сукцессивных камбиев незначительна, годичный прирост составляет 80-100 мкм, вторичные проводящие пучки закладываются не каждый год. Для осевых органов характерно мощное развитие перидермы, сильная склерификация и мелкоклеточность. Склерификация осевых органов сочетается с их частичной суккулентностью за счет образования специализированной крапцевой ассимилирующей коры годичных побегов. Вегетативные органы *S. arbusculiformis* сочетают как продвинутые (ксероморфные), так и примитивные признаки. Семядоли с изолатерально-палисадным мезофиллом довольно

ксероморфны. Однако листьям присущ центрический (но некрапцевый) тип мезофилла. Осевые органы характеризуются ранним переходом к вторичному поликамбиальному строению и сильной склерификацией. Одревеснение стенок клеток – один из древних адаптивных признаков, однако он обеспечивает наличие в растениях связанной воды и их значительную ксероморфность. Ранее (до плейстоцена) среднеазиатские пустыни носили характер гаммад. При сохранении фрагментов этих местообитаний, петрофильные растения сохранили древние черты строения (Вульф, 1944).

Специализация цветков при анемофильном облике идет в сторону осуществления ксеногамного типа опыления: у *N. erinaceum*, благодаря протогинии, у *S. arbusculiformis* наличия 2 типов цветков – протогиничных и слабо протерандричных. У *S. arbusculiformis* выявлены энтомофильные признаки цветка привлекающие насекомых – окрашенные лопасти рыльца, являющиеся вторичными аттрактантами, и подпестичный диск, выполняющий функцию нектарника.

Векторы специализации плодов *N. erinaceum* и *S. arbusculiformis* к аридным условиям направлены на сильную паренхиматизацию покровов у первого вида и усиление склерификации околоцветника – второго. Органы зародыша у обоих видов высоко дифференцированы. Общее для обоих видов – снижение аэродинамических качеств по сравнению с псаммофитами. У *N. erinaceum* плоды длительное время остаются сочными, что позволяет отнести их к типу ягодообразных. Способ диссеминации – энтозоохория – обусловлен структурной и биохимической специализацией покровов плодов. У *S. arbusculiformis*, принадлежащего к тому же роду что и псаммофитные виды *S. paletzkiana* и *S. paulsenii*, значительно меньше размах крыльев и происходит их утяжеление за счет склерификации. Способ диссеминации у *S. arbusculiformis* – сочетание анемогеохории с барохорией, направленной на сохранение диаспора на месте произрастания.

Галофиты. Доминирующий фактор «галофитизма» – это содержание в почве хлорида натрия в разных концентрациях (Weisel, 1972). Засоление – распространенное явление в аридных и семиаридных регионах. Одним из основных компонентов водного стресса в почвах с высокой концентрацией солей является осмотический потенциал почвенного раствора, пониженная доступность почвенной влаги для растения, а также токсическое действие ионов Cl, CO₃ и др. (Горышина, 1979). Сильно засоленные почвы представляют специфичную среду обитания с положительными и отрицательными факторами. Высокое содержание солей снижает конкуренцию видов. Соль является консервантом, из-за чего снижается воздействие различных вредителей и возбудителей болезней. Соли аккумулируют влагу, что создает более благоприятный режим влажности и придает некоторую рыхлость почве. Однако засоление сопровождается высоким осмотическим давлением. Соли тормозят рост клеток и деятельность меристем (Генкель, Шахов, 1945; Пьянков, 1991).

Для *Halocnemum strobilaceum* характерны мелкие мезоморфные семядоли с дорсивентральным мезофиллом, афилия, ввиду редукции листьев до чешуй, наличие ассимилирующей коры годичных побегов некрапцевого типа, обилие в годичных побегах водоносной паренхимы, хорошая защищенность от испарения за счет развития сосочков эпидермы и погруженности устьиц. Многолетние побеги покрыты многорядной перидермой и в значительной степени склерифицированы. Экологический тип соленакапливающих галофитов (аккумулирующих соли) к которому относится *Suaeda heterophylla* является древним, связанным с литоралями. По структуре листа он относится к суккулентной группе, основные адаптивные признаки которой – наличие специализированной водоносной ткани и выполнение водо- и солеудерживающей функции другими тканями листа (гиподерма, эпидерма). Галоиндикационными признаками *S. heterophylla* являются: водозапасающая эпидерма, состоящая из крупных вздутых клеток, водоносная паренхима в центре листа, что обеспечивает сохранение в листе влаги за счет высокого (до 30%) содержания солей. Суккулентная структура более совершенная форма адаптации по сравнению со склерофильной, которая присуща петрофитам. Это адаптация на субклеточном уровне.

Обоеполые цветки *H. strobilaceum* очень мелкие, глубоко погружены в ось колосовидного соцветия, тычинки редуцированы до одной. Основной тип опыления гейтоногамия, способ – анемофилия, на что указывают сильно разрастающиеся после окончания мужской фазы лопасти рыльца. Одновременно на особи отмечены слабо протогиничные, гомогамные и протерандричные цветки, последние преобладают в период массового цветения. У *S. heterophylla* цветки характеризуются половым полиморфизмом. В протогиничных обоеполых цветках, и женских с редуцированными тычинками, возможны ксеногамный и гейтоногамный типы опыления путем энтомофилии и анемофилии.

Плоды *H. strobilaceum*, и *S. heterophylla* имеют тонкие покровы без склерификации. У обоих видов околоцветник и перикарпий паренхимные, 1–2 слойные. Защиту зародыша осуществляет малослойная спермодерма. Общий признак для этих видов, принадлежащих к разным родам и жизненным формам, это густая импрегнация экзотесты флорафенами у *H. strobilaceum* и танинами у *S. heterophylla*. Наличие их обеспечивает большую устойчивость семян к повреждению микроорганизмами и избыточному свету, что является адаптивным для растений открытых и сухих местообитаний (Boesewinkel, Bouman, 1984; Кравцова, 2003). Во время весенних паводков плоды могут разноситься потоками дождей и талых вод. Приспособление к гидрохории сводится к несмачиваемости (наличие воскового налета) и к надежной защите зародыша от воды.

Таким образом, у рассмотренных экологических групп растений пустыни Кызылкум выявлено 3 вектора специализации анатомической структуры вегетативных органов. Адаптация петрофитов осуществляется на примитивном клеточном уровне за счет склерификации клеток в листьях, утолщении их стенок, галофитов – на субклеточном уровне в результате повышения суккулентности и приобретения признака соленакапливания в клетках, псаммофитов – на тканевом уровне за счет появления крапчатых клеток в семядолях и листьях, обеспечивающих переход на энергетически экономный тип фотосинтеза C_4 и САМ. Общим адаптивным признаком рассмотренных групп является лабильность системы опыления, что достигается путем диохгамии, проявляющейся в разновременном созревании пыльников и рылец в зависимости от экологических факторов, а у псаммофитных видов и у галофита *S. heterophylla* благодаря половому полиморфизму цветков. Высокая специализация органов зародыша, содержащих запасные вещества и коррелирующая с отсутствием специальной питательной ткани у видов рода *Salsola* и некоторая примитивность у *C. eriopodum*, имеющего дополнительный защитный и питательный слой эндосперма, указывает на разнообразие путей адаптивной эволюции у псаммофитных видов. Несмотря на то, что способы диссеминации петрофитных видов ограничивают их ареал, адаптивная стратегия позволяет им занимать определенные экологические ниши и быть эдификаторами и субэдификаторами растительных сообществ. Такие признаки плодов и семян галофитных видов как наличие питательной ткани перисперма, невысокая специализация зародыша и осуществление функции защиты зародыша тканями спермодермы, паренхиматизация и упрощение структуры покровов плода, связаны с консервирующим влиянием солей, успешно противостоящим их разьеданию. Широкая адаптивная радиация структур дает растениям аридной зоны неоспоримые преимущества в освоении различных экологических ниш и представляет большой потенциал при изменении среды обитания.

Литература

- Вульф В. В. Историческая география растений (История флор земного шара). М.-Л., 1944. 546 с.
 Генкель П. А., Шахов А. А. Экологическое значение водного режима некоторых галофитов. // Бот. журн. 1945. Т. 30. № 4. С. 154–166.
 Горышина Т. К. Экология растений. М., 1979. 376 с.
 Крайнова Т. И. Об основных направлениях структурной эволюции плода в семействе Urticaceae // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. СПб., 2003. Вып. 50. С. 102–126.
 Культиасов И. М. Экология растений. М., 1982. 398 с.
 Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л., 1987. 160 с.
 Пьянков В. И. Влияние засоления на мезоструктуру фотосинтетического аппарата тростника (*Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud) в условиях аридной зоны // Экология. 1991. № 4. С. 81–83.
 Boesewinkel F. D., Bouman F. The seed: Structure // Embryology of Angiosperms. Berlin, 1984. P. 567–610.
 Weisel I. Biology of halophytes. New-York. London, 1972. 300 с.

ХАРАКТЕРИСТИКА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ВЕГЕТАТИВНОЙ И ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ ПОТОМСТВА *TARAXACUM OFFICINALE* S. L., ВЫРАЩЕННОГО В УСЛОВИЯХ ВЫРОВНЕННОГО ПОЧВЕННОГО ФОНА

Жуйкова Т. В.¹, Безель В. С.²

¹Нижний Тагил, Нижнетагильская государственная социально-педагогическая академия

²Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН

Изучение влияния условий произрастания на морфологические признаки вегетативной и генеративной сферы растений двух форм одуванчика лекарственного *Taraxacum officinale* s. l. (одуванчик Дальштедта *T. off. f. dahlstedtii* Lindb. fil. и одуванчик гребенчатовидный *T. off. f. pectinatifforme* Lindb. fil.) (Определитель..., 1994) было проведено в опытных условиях на поколении F_1 . В 2003 году в природных ценопопуляциях, подверженных различному уровню химического загрязнения, был собран семенной материал со средневозрастных генеративных растений (посемейно). В середине июня 2004 года заложен полевой эксперимент с выровненными почвенными условиями. Содержание тяжелых металлов в почве, кислотность, световой режим и режим влажности на экспериментальном участке близки к фоновому. В эксперименте были посеяны семена с 10 материнских растений каждой морфологической формы (по 25 шт.) из ценопопуляций фоновой, буферной и импактной зон (суммарная токсическая нагрузка на участках сбора семенного материала 1.00, 3.65 и 33.00 отн. ед. соответственно). Промеры морфологических показателей вегетативной и генеративной сфер растений выполнены на второй и третий год жизни (2005 и 2006 гг. соответственно) на средневозрастных генеративных особях. Всего выборка составила 390 растений. Анализировали следующие признаки: количество генеративных побегов, длину листовых пластинок, ширину левой и правой средней доли листа, количество долей у этого листа, количество листьев и генеративных побегов на одно растение, вычисляли ширину листа (сумма ширины левой и правой долей листа), индекс листа (отношение длины к ширине).

При характеристике морфологической структуры потомства показано, что средние значения всех исследуемых признаков в условиях агрофона выше, чем в природных ценопопуляциях у материнских растений (табл.). Различия между растениями в разные годы проявляются в увеличении их габитуса за счет количества листьев и цветоносов, что с нашей точки зрения связано с их онтогенетическим развитием. Данные признаки являются сопряженными ($r = 0,8-0,9$). Количество цветоносов на одно растение в среднем изменяется от 15–19 шт. в 2005 г., до 30–37 шт. в 2006 г. Количество листьев в 2006 г. так же в два раза больше, чем в предыдущий вегетационный сезон. Единично встречаются особи с количеством генеративных побегов до 300 шт. и с количеством листьев до 400 шт. При этом партикуляции у растений не наблюдается. Степень изменчивости количественных критериев («количество листьев» и «количество цветоносов») выше, чем мерных (длина, ширина и индекс листа). Коэффициенты вариации соответственно составляют 60–70% и 15–20%. Подобный размах изменчивости свидетельствует о широте нормы реакции исследуемых признаков. При сохраняющихся размерах листа количество долей на нем незначительно возрастает на второй год наблюдения от 4–5 до 8 шт. Возможно, размеры листовой пластинки в большей степени детерминированы, чем количество долей на листе и достижение границ их развития в онтогенезе в пределах нормы реакции наступает раньше. Показатели вегетативной и генеративной сфер *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* проанализированы в рамках двухфакторного дисперсионного анализа, который подтвердил отсутствие статистически значимых различий между исследуемыми формами одуванчика.

С целью обобщения реакции растений на среду проведен дискриминантный анализ морфологической структуры исследуемых форм по совокупности признаков (количество генеративных побегов, длина листовой пластинки, ширина левой и правой средней доли листа, количество долей у этого листа, количество листьев и генеративных побегов на одно растение, индекс листа) (рис.). Для исключения влияния условий вегетационного сезона в анализ были включены только данные 2006 г.

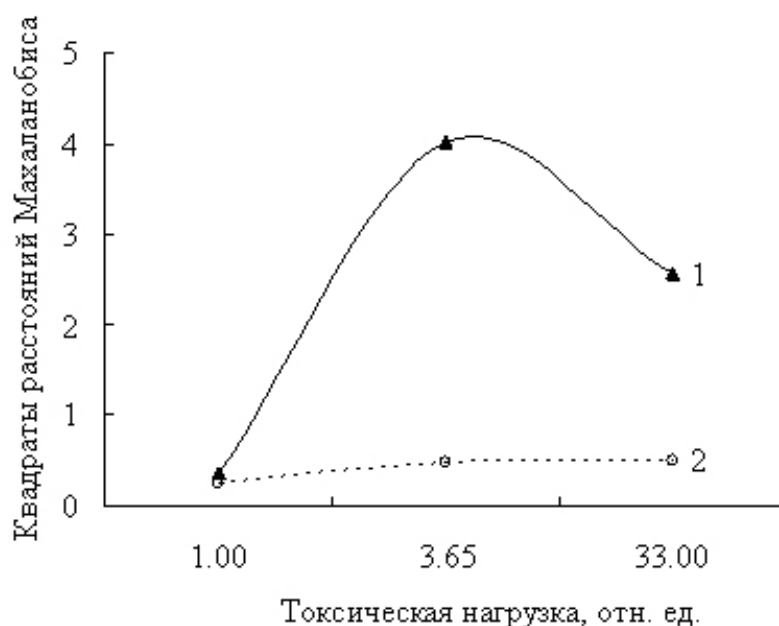
Квадраты расстояний Махаланобиса показывают различие в морфологической структуре *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* из природных ценопопуляций и между их потомством, выращенным в условиях агрофона. Минимальное различие по признакам морфологической структуры установлено между растениями *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* из природной ценопопуляции фонового участка. По мере увеличения токсической нагрузки на участках произрастания природных ценопопуляций различие в морфологической структуре между формами одуванчика усиливается. Наибольшее значение среднего квадрата расстояний Махаланобиса установлено в выборке буферного участка, что свидетельствует о значительном различии в морфологической структуре исследуемых форм одуванчика. У поколения F_1 подобная зависимость от мест их формирования отсутствует.

Различие в морфологической структуре между *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* из природной ценопопуляции фонового участка сходно с таковыми у поколения F_1 , сформировавшегося в этих же условиях, но выращенного в агрофоне (рис.). Квадраты расстояний Махаланобиса близкие – 0,36 – для природной ценопопуляции фонового участка и 0,25 – для поколения F_1 из данной ценопопуляции. У растений из природных ценопопуляций подверженных токсическому воздействию они значительно выше, чем у поколения F_1 . Это отражает реакцию растений из природных ценопопуляций на токсическое действие среды. Влияние условий вегетационного сезона в данном случае исключено, так как промеры как в природных ценопопуляциях, так и в агрофоне выполнены в первую неделю июня.

Характеристика морфологической структуры *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme*, произрастающих в условиях выровненного агрофона

S_i^* , отн. ед.	Сезон	Количество цветоносов, шт. на раст.	Количество листьев, шт. на раст.	Количество долей, шт. на лист	Длина листа, см	Ширина листа, см	Индекс листа
<i>T. off. f. dahlstedtii</i>							
1,00	1	18,75 ± 1,59	43,87 ± 3,33	4,88 ± 0,15	41,32 ± 0,94	8,38 ± 0,26	5,20 ± 0,20
	2	37,03 ± 3,12	70,45 ± 6,92	7,58 ± 0,19	38,49 ± 1,09	6,42 ± 0,47	7,11 ± 0,45
3,65	1	18,59 ± 2,16	40,44 ± 4,26	3,78 ± 0,11	38,27 ± 1,08	8,39 ± 0,19	4,69 ± 0,11
	2	31,02 ± 2,82	51,34 ± 5,09	7,74 ± 0,15	42,32 ± 1,35	6,91 ± 0,33	6,75 ± 0,37
33,00	1	17,90 ± 2,07	41,11 ± 4,96	4,24 ± 0,18	38,04 ± 1,24	8,66 ± 0,25	4,41 ± 0,15
	2	29,95 ± 2,51	69,61 ± 5,79	7,54 ± 0,22	39,83 ± 1,40	6,80 ± 0,47	6,96 ± 0,54
<i>T. off. f. pectinatiforme</i>							
1,00	1	14,05 ± 1,28	31,32 ± 2,86	4,00 ± 1,10	36,43 ± 0,98	8,66 ± 0,19	4,23 ± 0,11
	2	34,36 ± 3,75	58,31 ± 6,67	7,49 ± 0,20	39,75 ± 1,33	6,29 ± 0,38	7,16 ± 0,45
3,65	1	19,31 ± 3,74	41,82 ± 10,20	4,36 ± 0,42	40,72 ± 2,14	8,87 ± 0,56	4,75 ± 0,26
	2	29,05 ± 2,69	64,04 ± 6,36	8,07 ± 0,17	38,91 ± 0,91	6,88 ± 0,33	6,26 ± 0,28
33,00	1	14,65 ± 0,60	37,44 ± 0,91	3,85 ± 0,20	38,26 ± 0,57	8,93 ± 0,25	4,29 ± 0,18
	2	30,37 ± 3,44	60,97 ± 9,67	7,51 ± 0,25	37,04 ± 1,41	6,06 ± 0,40	7,05 ± 0,53

Примечание: S_i^* – токсическая нагрузка в местах произрастания материнских растений. В таблице представлена общая (невзвешенная) средняя и ее ошибка; 1 – 2005 г., 2 – 2006 г.



Квадраты расстояний Махаланобиса, характеризующие различие в морфологической структуре между *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme*
 1 — природные ценопопуляции, 2 — потомство, выращенное в условиях выровненного агрофона

Отсутствие различий в морфологической структуре материнских растений *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* из природной ценопопуляции фонового участка, а также у потомства с разных участков, выращенного в условиях агрофона и появление таковых у растений из природных ценопопуляций при токсическом воздействии свидетельствует о различной реакции *T. off. f. dahlstedtii* и *T. off. f. pectinatiforme* на химическое загрязнение.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект 07-04-00075) и Федерального агентства по образованию (Темплан НИР НТГСПА, задание в 2005 г., 2008 г.).

Литература

Определитель сосудистых растений Среднего Урала. М., 1994. 525 с.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК ЗЛАКОВ ФЕСТУКОИДНОГО ТИПА

Зверева Г. К.

Новосибирск, Новосибирский государственный педагогический университет

При изучении структуры мезофилла листьев у двудольных растений большое внимание обращают на развитие и соотношение в листьях двух тканей: палисадной и губчатой. Показано, что изменение соотношения этих тканей в листе представляет собой структурный вариант адаптации фотосинтеза к затенению (Иванова, Пьянков, 2002). У растений засушливых местообитаний, не имеющих кранц-обкладки проводящих пучков, увеличивается слоистость мезофилла и особенно сильно развивается палисадная ткань, что позволяет противостоять почвенной засухе и до некоторой степени компенсирует малую площадь листа (Василевская, 1940, 1954, Липаева, 1952 и др.). В листьях злаков в основном не выделяются типы ассимиляционных тканей, в то же время считается, что для многих видов свойственна дифференциация клеток мезофилла на палисадные и губчатые (Имс, Мак Даниэльс, 1935; Николаевский, 1970; Венжик, Николаевская, 2001 и др.). Нами было выявлено широкое распространение ячеистых клеток в мезофилле листьев у дикорастущих видов злаков и показано их расположение в листе (Зверева, 2007).

Задачей настоящей работы было выявить структурные адаптации листовых пластинок фестукоидных злаков к условиям местообитания на основе сравнительно-анатомического изучения клеточной организации их мезофилла. При этом основное внимание нами обращено на размерность и положение в пространстве листьев клеток первого ряда у абаксиальной эпидермы.

Исследование ассимиляционной ткани листовых пластинок фестукоидных злаков (*Poaceae*) проведено на примере 47 видов культурных и дикорастущих растений, произрастающих в разных природно-географических зонах Сибири. Виды злаков группировали по отношению к водному фактору, при этом *Phragmites australis* и *Calamagrostis salina* согласно ксероморфному строению листа рассматривали в группе ксерофитов (табл. 1). Изучалось анатомическое строение листовых пластинок, расположенных в средней части генеративных побегов злаков, находящихся в состоянии колошения-цветения, с помощью мацерированных препаратов (Possingham, Saurer, 1969), а также на поперечных и продольных срезах свежих и фиксированных в смеси Гаммалунда листьев. Анализировались виды злаков с фестукоидным типом листовой анатомии (Николаевский, 1972).

Таблица 1

Изученные виды дикорастущих и культурных растений сем. *Poaceae*

Экологическая группа	Виды
Гигрофиты	<i>Alopecurus aequalis</i> Sobol., <i>Beckmannia syzigachne</i> (Steudel) Fern.
Гигромезофиты	<i>Alopecurus pratensis</i> L., <i>Agrostis tenuis</i> Sibth., <i>A. stolonifera</i> L., <i>Calamagrostis langsdorfii</i> (Link) Trin., <i>Festuca gigantea</i> (L.) Villar, <i>Hierochloa odorata</i> (L.) Beauv., <i>Hordeum brevisubulatum</i> (Trin.) Link, <i>Melica nutans</i> L., <i>Trisetum sibiricum</i> Rupr.
Мезофиты	<i>Agrostis gigantea</i> Roth, <i>Brachypodium pinnatum</i> (L.) Beauv., <i>Bromopsis inermis</i> (Leysser) Holub, <i>Calamagrostis arundinacea</i> (L.) Roth, <i>Dactylis glomerata</i> L., <i>Deschampsia cespitosa</i> (L.) Beauv., <i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski, <i>Festuca pratensis</i> Hudson, <i>Helictotrichon pubescens</i> (Hudson) Pilg., <i>Hordeum jubatum</i> L., <i>Poa angustifolia</i> L., <i>Avena sativa</i> L. (сорт СИР 4), <i>Hordeum sativum</i> L. (сорт Новосибирский 80), <i>Secale cereale</i> L. (сорт Крупнозерная), <i>Triticum aestivum</i> L. (сорт Новосибирская 89)
Ксеромезофиты	<i>Calamagrostis epigeios</i> (L.) Roth, <i>Elymus sibiricus</i> L., <i>Phleum phleoides</i> (L.) Karsten
Ксерофиты	<i>Achnatherum splendens</i> (Trin.) Nevski, <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Beauv., <i>A. kazakhstanicum</i> (Tzvelev) Peschova, <i>Calamagrostis salina</i> Tzvelev, <i>Festuca pseudosulcata</i> Drobov, <i>F. pseudovina</i> Hackel ex Wiesb., <i>F. valesiaca</i> Gaudin, <i>Helictotrichon desertorum</i> (Less.) Nevski, <i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers., <i>Leymus chinensis</i> (Trin.) Tzvelev, <i>Phragmites australis</i> (Cav.) Trin. ex Steudel, <i>Poa attenuata</i> Trin., <i>Psathyrostachys juncea</i> (Fischer) Nevski, <i>Puccinellia hauptiana</i> V. Krecz., <i>P. macranthera</i> Krecz., <i>Stipa krylovii</i> Roshev., <i>S. pennata</i> L., <i>S. zaleskii</i> Wilensky

Размеры, форма и расположение ассимиляционных клеток первого ряда у абаксиальной эпидермы в листовых пластинках злаков достаточно хорошо отражают условия их существования. Так, у растений увлажненных местообитаний эти клетки часто вытянуты вдоль листа, на поперечных срезах они более плоские, их ширина превосходит высоту или приближается к ней (табл. 2). При этом на парадермальных срезах наблюдается чередование вытянутых проекций клеток с округлыми, то есть отмечается выраженная дифференциация отдельных рядов клеток вдоль листа. Нередко крупные проекции имеют более или менее развитое ячеистое строение.

Таблица 2

Размеры клеток (клеточных ячеек) первого ряда у абаксиальной эпидермы в листовых пластинках фестукоидных злаков, мкм

Экологическая группа	Высота	Ширина	Длина	Высота Ширина
Гигрофиты	15,2–18,7 17,0	16,5–24,0 20,2	20,4–30,4 25,4	0,63–1,13 0,88
Гигромезофиты	15,2–40,4 24,5	16,2–28,9 21,6	16,8–40,9 20,8	0,84–1,59 1,12
Мезофиты	16,9–48,8 29,3	13,7–27,3 20,6	11,9–29,7 17,7	1,00–2,05 1,41
Ксеромезофиты	23,0–28,6 26,6	17,4–22,2 19,6	13,5–18,9 16,7	1,27–1,48 1,36
Ксерофиты	15,9–33,7 22,7	9,0–22,0 14,2	8,6–18,8 12,2	1,29–2,25 1,64

Примечания. Высота и ширина определены на поперечном срезе, длина – на парадермальном срезе. В числителе показаны пределы изменения средних величин для отдельных видов, в знаменателе – среднее значение.

У многих мезофитов, ксеромезофитов и ксерофитов клетки (клеточные ячейки) хлоренхимы первого ряда у нижней стороны листа напоминают палисадные, их высота на поперечных срезах в 1,1–2,3 раза превышает ширину, при этом наиболее высокие значения наблюдались у ксерофитов. Для сравнения укажем, что длина клеточных ячеек

превышала ширину у флаговых листьев пшеницы в 1,8–2,1 раза (Березина, Корчагин, 1987), подобное отношение для простых вытянутых клеток под абаксиальной эпидермой у *Festuca pratensis* составило 2,0–2,2 (Венжик, Николаевская, 2001). Отметим, что соотношение между высотой и шириной у палисадных клеток листьев двудольных растений в основном значительно выше: у степных мезофитов и ксерофитов оно колебалось от 2,3 до 5,9 (Горшкова, Зверева, 1988), у древесных мезофитов находилось в пределах 3,3–6,5 (Брант, Тагеева, 1967, Тышкевич, 1976).

Парадермальные срезы более ксероморфных листьев злаков отличаются большей однородностью проекций ассимиляционных клеток, которые представлены преимущественно чуть вытянутыми поперёк листа овалами или округлыми формами. Особенно мелкие плотно сомкнутые круглые проекции клеточных ячеек наблюдаются у представителей родов *Stipa* и *Helictotrichon*.

Наиболее крупные клетки и клеточные ячейки отмечались у мезофитов, особенно у культурных злаков, наиболее мелкие формы были характерны для ксерофитов.

Рассматриваемые нами виды фестукоидных злаков по наличию, частоте встречаемости и степени выраженности ячеистых клеток в листьях можно разделить на три группы.

1. Растения, в листьях которых ячеистые клетки не обнаружены или встречаются крайне редко, их ассимиляционная ткань состоит в подавляющем большинстве из простых клеток (*Achnatherum splendens*, *Helictotrichon pubescens*, *Puccinellia hauptiana*, *P. macranthera*, *Festuca pratensis*, *F. valesiaca*, *F. pseudovina*, *F. pseudosulcata*, *Poa angustifolia*, *P. attenuata*, *Phleum phleoides*).

2. Растения, в листьях которых ячеистых клеток немного и часто они слабо выражены (представители родов *Agrostis*, *Alopecurus*, *Beckmannia*, *Brachypodium*, *Dactylis*, *Deschampsia*, *Hierochloa*, *Melica* и *Trisetum*).

3. Растения с многочисленными, хорошо развитыми ячеистыми клетками в мезофилле листьев, при этом отмечается их значительное разнообразие, как по форме, так и по числу клеточных ячеек. В эту группу входят дикорастущие злаки – *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Elymus sibiricus*, *Helictotrichon desertorum*, *Leymus chinensis*, *Phragmites australis*, *Psathyrostachys juncea*, а также представители родов *Agropyron*, *Calamagrostis*, *Hordeum*, *Stipa* и культурные виды.

В пределах одной экологической группы у видов злаков, хлоренхима листьев которых различается по наличию ячеистых клеток и степени их насыщенности, не выявлено резких отличий по размерам между клетками и клеточными ячейками. Данные для некоторых видов растений представлены в таблице 3.

В целом, структурные адаптации хлоренхимы листьев фестукоидных злаков к условиям обитания во многом обусловлены разной ориентацией клеток и клеточных ячеек в пространстве листа относительно его поверхности. У гигрофитов и частично у гигромезофитов ячеистые клетки своей наибольшей поверхностью обращены к абаксиальной эпидерме, так как расположены параллельно к ней. У многих мезофитов, ксеромезофитов и особенно ксерофитов ячеистые клетки своими секциями ориентированы перпендикулярно абаксиальной эпидерме, что напоминает образование палисадных клеток у двудольных растений.

Таблица 3

Сравнительная характеристика клеток и клеточных ячеек первого ряда у абаксиальной эпидермы в листовых пластинках фестукоидных злаков

Вид	Группа растений*	Размеры, мкм		
		Высота	Ширина	Длина
Гигромезофиты				
<i>Agrostis stolonifera</i>	2	18,5±0,72	18,0±0,73	32,1±1,22
<i>Calamagrostis langsdorfii</i>	3	18,9±0,60	16,4±0,50	20,5±2,22
Мезофиты				
<i>Poa angustifolia</i>	1	29,8±2,17	21,5±0,87	18,7±0,78
<i>Festuca pratensis</i>	1	26,9±0,89	22,0±0,94	25,0±1,50
<i>Dactylis glomerata</i>	2	29,7±1,25	24,2±1,18	18,7±1,04
<i>Bromopsis inermis</i>	3	22,6±1,15	15,8±0,88	14,7±0,30
Ксерофиты				
<i>Achnatherum splendens</i>	1	25,7±1,05	11,4±0,35	12,7±0,40
<i>Koeleria cristata</i>	1	20,9±0,67	14,4±0,62	15,0±0,65
<i>Stipa pennata</i>	3	17,4±0,42	10,5±0,32	9,2±0,15
<i>Agropyron cristatum</i>	3	23,0±1,49	14,7±0,50	13,9±0,55

Примечания. Высота и ширина определены на поперечном срезе, длина – на парадермальном срезе. *Номер группы растений см. выше в тексте.

Таким образом, в качестве аналога палисадной и губчатой тканей в мезофилле листьев фестукоидных злаков можно рассматривать совокупность простых или сложных ячеистых клеток, по-разному ориентированных относительно листовой поверхности. Отметим, что палисадные клетки злаков, представленные простыми вытянутыми клетками или клеточными ячейками, в отличие от двудольных растений с развитой палисадной тканью имеют более низкие отношения высоты к ширине.

Литература

- Березина О. В., Корчагин Ю. Ю. К методике оценки мезоструктуры листа видов рода *Triticum* (*Poaceae*) в связи с особенностями строения его хлорофиллоносных клеток // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 4. С. 535–541.
- Брант А. Б., Тагеева С. В. Оптические параметры растительных организмов. М., 1967. 302 с.
- Василевская В. К. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии // Учен. зап. ЛГУ. Сер. биол. наук. 1940. Вып. 14, № 62. С. 48–158.
- Василевская В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, 1954. 183 с.
- Венжик Ю. В., Николаевская Т. С. Структурные особенности мезофилла листа *Festuca pratensis* (*Poaceae*) // Бот. журн. 2001. Т. 86. № 10. С. 52–55.
- Горшкова А. А., Зверева Г. К. Экология степных растений Тувы. Новосибирск, 1988. 116 с.
- Зверева Г. К. Особенности расположения клеток хлоренхимы в листовых пластинках злаков // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 7. С. 997–1011.
- Иванова Л. А., Пьянков В. И. Структурная адаптация мезофилла листа к затенению // Физиол. раст. 2002. Т. 49. № 3. С. 467–480.
- Имс А. Д., Мак Даниэльс. Введение в анатомию растений. М.-Л., 1935. 331 с.
- Липаева Л. И. О строении листьев пустынных растений Южного Прибалхашья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1952. Т. 57. № 5. С. 67–73.
- Николаевский В. Г. Сравнительное исследование ксероморфных и мезоморфных признаков в строении листа злаков // Бот. журн. 1970. Т. 55. № 10. С. 1442–1449.
- Николаевский В. Г. О типах структуры листа у злаков // Бот. журн. 1972. Т. 57. № 3. С. 313–321.
- Тышкевич Г. Л. Влияние экологических условий на анатомическое строение листьев бука // Экология. 1976. № 4. С. 82–84.
- Possingham J. V., Saurer W. Changes in chloroplast number per cell during leaf development in spinach // Planta. 1969. Vol. 86. N 2. P. 186–194.

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОРЫ СТЕБЛЕЙ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ АРБОРИФЛОРЫ ОСТРОВА КУНАШИР В УСЛОВИЯХ ГИДРОСОЛЬФАТАРНОЙ АКТИВНОСТИ ВУЛКАНА МЕНДЕЛЕЕВА

Копанина А. В., Еремин В. М.

Южно-Сахалинск, Институт морской геологии и геофизики ДВО РАН

Одним из важнейших проявлений современного вулканизма Курильской островной дуги является гидросольфатарная активность, представляющая собой один из этапов межпараксизмальной деятельности или характеризующая угасание вулкана, или возникающая как вторичное явление в пирокластических потоках. Исследования структурных перестроек тела высших сосудистых растений на организменном, тканевом и клеточном уровнях под влиянием вулканических процессов крайне редки и посвящены, главным образом, реакции ассимиляционного аппарата, а также структурным изменениям тканей листа (Mogi, 1938; Ворошилов и др., 1977; Манько, Сидельников, 1989 и др.). Примеры сравнительно-анатомического исследования структуры стебля древесных растений, произрастающих в условиях воздействия гидросольфатарной активности на территории Курильских островов, в мировой практике отсутствуют.

В 2006–2007 годах нами предприняты первые исследования, целью которых являлось выявление структурных особенностей коры надземных стеблей ряда древесных растений, произрастающих на различном удалении от активного ядра некоторых гидросольфатарных полей вулкана Менделеева (о-в Кунашир). Объектами исследования послужили: *Hydrangea paniculata* Siebold, *Aralia elata* (Miq.) Seem. и *Pinus pumila* (Pall.) Regel.

Для анатомического анализа были отобраны образцы разновозрастных стеблей от 3-х особей каждого вида в условиях ландшафтов вулкана Менделеева, измененных гидросольфатарной деятельностью: в хвойно-широколиственном высокотравном сообществе вблизи гидротермальных выходов горячих минеральных источников Столбовские; в каменноберезняке бамбучниковом с берегов термального оз. Овальное Восточного сольфатарного поля; в елово-широколиственном бамбучниково-кустарниково-папоротниковом лесу у бортов гидротедр Нижнедокторской группы. Вблизи сольфатар и гидротерм образцы отбирали от особей в максимальном приближении к источнику: от 0 до 50 см.

Термальные воды Столбовских источников имеют температуру до 82° С (Жарков, 2007). Источники субнейтральные (pH=6,7–7,0), азотные, хлоридно-сульфатные натриевые термы. Из растворённых газов преобладают азот, углекислый газ, метан (до 12%). В руслах термальных ручейков наблюдаются отложения нитевидной серы (Мархинин, Стратула, 1977). Термальное оз. Овальное сопровождается многочисленными расположенными вокруг источниками, грязевыми грифонами и воронками. Температура воды в озере достигает 60–85° С, pH=3,3. В грязевых котлах температура 95° С – 101° С (Жарков, 2007). Нижнедокторские термы –

кислые, азотные, хлоридно-сульфатные натриевые. Температура воды от 50° С на поверхности до 66° С в местах выходов (Мархинин, Стратула, 1977).

В качестве нормальных условий для изучаемых видов были выбраны типичные местообитания на о-ве Кунашир: ельник из *Picea glehnii* (Fr. Schmidt) Mast. кустарниково-лизиохитовый (побережье оз. Серебряное) и хвойно-широколиственный кустарниково-разнотравный лес (м. Столбчатый).

Собранный материал фиксировали в смеси 96% этилового спирта и глицерина в соотношении 3:1. Из фиксированных образцов на санном микротоме с замораживающим столиком готовили срезы. По общепринятой в анатомии растений методике (Прозина, 1960) изготавливали временные и постоянные препараты. Анализ микропрепаратов осуществляли на фотонных микроскопах «Биолам-И» и «Микмед-6». Микрофотографии выполняли с помощью цифровой фотокамеры Canon PowerShot-520. Биометрические параметры измеряли винтовым окуляр-микрометром МОВ-1-16.

Растения в условиях изучаемых гидросольфатар имели полную жизненность, морфоструктурные нарушения скелетных осей, вегетативных и генеративных побегов отсутствовали. Повреждения в виде температурных ожогов были отмечены на листьях и стеблях текущего года.

Общая схема строения стебля *Hydrangea paniculata* типичная, формирующаяся на основе прокамбиальных пучков. Специфическими чертами коры однолетнего стебля, в дополнение к выявленным В.М. Ереминым и О.Ж. Цырендоржиевой (2007) особенностям, являются: раннее отмирание паренхимы первичной коры за счет заложения и активной деятельности феллогена; два типа рафидосодержащих клеток в аксиальной паренхиме – паренхимные и прозенхимные; ситовидные трубки четырех-, пятиугольные в поперечном сечении; лучи линейные гомогенные палисадные и палисадно-гетерогенные с двурядными участками квадратных клеток и с длинными однорядными окончаниями; гетерогенные лучи чаще двурядные, в них чередуются 1-10-ти слойные участки лежащих клеток и однорядные участки стоячих клеток; лучевая паренхима кристаллов оксалата Са не содержит; лигнифицированных элементов нет (Еремин, Копанина, 2007).

С возрастом в коре значительно увеличивается доля вторичной флоэмы, в которой разрастаются слизевые клетки, а в непроводящей части дилатирует паренхима и незначительно лигнифицируются клеточные стенки кристаллоносных клеток, а также очень редко образуются группы брахисклереев. Начиная со второго года, претерпевает существенные изменения феллема, клетки которой заполняются бурым содержимым, выделяя слой прироста тонкостенной феллемы текущего года.

Сравнительный анализ строения коры однолетнего, дву-, трех- и многолетнего стеблей *Hydrangea paniculata* с термальных источников позволил выявить комплекс адаптивных структурных признаков. К окончанию вегетационного сезона стебли с термальных источников в состав периферической части коры включают ткани первичного происхождения различной степени деформации: эпидерма, колленхима, паренхима первичной коры. Так, образцы с терм «Столбовские» покрыты эпидермой, отмершей, но не потерявшей своей целостности. Далее, вглубь стебля расположена колленхима, клетки которой имеют незначительные утолщения и близки по типу к пластинчатой. Паренхима первичной коры гетерогенная и включает мелкоклеточную паренхимную ткань и зону слизевых клеток. Таким образом, в коре выделяется две секреторные зоны: основная во вторичной флоэме и вторая, снижающая со временем свою функциональную значимость, в паренхиме первичной коры. В условиях терм феллоген формирует меньше слоев феллемы, но более крупноклеточной, при этом число слоев феллодермы остается одинаковым (3–4). Структурные изменения вторичной флоэмы связаны с уменьшением общей ширины ткани, как в первый год развития (107±1,8 мкм и 82±1,5 мкм), так и в ствольной части стебля (250±5,8 мкм и 127±1,8 мкм), при этом число клеток в радиальном ряду остается одинаковым (9–10). Увеличивается почти в 4 раза в аксиальной паренхиме число кристаллоносных клеток, содержащих рафиды. Число и диаметр слизевых клеток не изменяется, но в стеблях с терм преобладают одиночные клетки, окруженные паренхимой. В стеблях из нормальных условий слизевые клетки вторичной флоэмы объединяются по 3–4 в крупные секреторные зоны, расположенные практически по всей толще проводящей флоэмы. Тип лучей не изменяется под действием факторов термальных источников, но количественное соотношение двурядных и однорядных лучей меняется. В однолетних и многолетних стеблях с терм на 20–30% увеличивается общее число лучей и, в особенности, однорядных гомогенно-палисадных.

Общее строение стебля *Aralia elata* следующее. Начиная от центра, расположены: сердцевина, первичная и вторичная ксилема, камбий, вторичная флоэма, первичная флоэма в виде отдельных зон, включая флоэмные волокна, паренхима первичной коры, колленхима, перидерма и эпидерма. Специфическими чертами коры однолетнего стебля являются: очень мощная сердцевина (до 80% по диаметру стебля); преобладание широких гетерогенных лучей во флоэме; разнообразно очерченные поперечные сечения клеток феллемы, образующие сетчатый рисунок; первичная кора составляет от 30 до 50% ширины всей коры; наличие эфирномасличных вместилищ в первичной коре и вторичной флоэме, напоминающих по структуре смоляные ходы хвойных; гомогенное прерывистое кольцо первичных волокон; ситовидные трубки образуют крупные группы по 5–7 в каждой; в поперечном сечении ситовидные трубки многоугольные неправильные по форме; лигнифицированных элементов вторичная флоэма не содержит. С возрастом в коре формируется мощный слой феллемы, состоящей из чередующихся многослойных сетчатых участков и 2–3-х слойных зон уплотненных

клеток; первичная кора не теряет своей функциональной значимости, сохраняя комплекс секреторных вместилищ и паренхиму, в которой интенсивно запасается крахмал; механических элементов в коре не образуются; ситовидные трубки уже на второй год развития стебля значительно облитерируются.

В коре *Aralia elata* фоновых и обитающих в непосредственной близости от гидротерм выявлен ряд специфических черт. В однолетнем возрасте стебли по диаметру у растений около гидротерм на 20% меньше, чем у фоновых растений, что объясняется различной шириной первичной коры и сердцевины, которая хуже развита у растений, обитающих около источников. Ширина годичного слоя флоэмы зависит не только от условий обитания, но и, незначительно, от климатических условий, о чем говорит различная ширина в разные годы в одних и тех же условиях. Тем не менее, после первого года у растений с терм слой флоэмы меньше – $200 \pm 0,4$ мкм и $150 \pm 0,4$ мкм соответственно. В ствольной части ширина годичного слоя флоэмы несколько больше. Мало различаются по степени развития и количеству флоэмные лучи. Очень существенные различия в количестве и расположении секреторных вместилищ на поперечном срезе. У растений с термальных источников в первичной коре однолетнего стебля на поперечном срезе 160–170 эфирно-масличных вместилищ, и расположены они в один круг. У особей из нормальных условий обитания их более 300 и расположены они более или менее диффузно по всей ширине первичной коры. Мы склонны рассматривать перестройку в раннем возрасте эфирно-масличных вместилищ как усиление важнейшей защитной функции. Нет различий по следующим признакам: типу кристаллов оксалата кальция (друзы), типу формирования стебля (на основе прокамбиальных пучков), гистологическому составу феллемы, структуре лучей и эфирно-масличных ходов.

Анатомия стебля *Pinus pumila* «в норме» описана довольно подробно, как кора (Еремин, 1978), так и древесина (Чавчавадзе, 1979). Есть данные и о влиянии некоторых факторов среды, в частности света на анатомические и морфологические признаки.

Растения, обитающие в нормальных условиях, почти по всем показателям превосходят особи с терм. Гистологический состав, тип лучей (низкие, однородные), тип кристаллов оксалата кальция (мелкие кубические) и их локализация, состав феллемы и характер ее расположения, расположение аксиальной паренхимы вторичной флоэмы, структура смолоносной системы. Защитные структуры стебля – перидерма и смолоносная система ведут себя под действием факторов парогидротерм по-разному, но не снижают эффективности своих функций. Структура и мощность перидермы не изменяется. Количество смоляных ходов в условиях терм уменьшается. Доля смоляных ходов от длины окружности на которой они находятся, почти не снижается. Несколько уменьшается общее количество горизонтальной флоэмной паренхимы, как в однолетних стеблях, так и в ствольной части ($61 \pm 1,2$ мкм и $45 \pm 0,8$ мкм).

Особая геохимическая обстановка в корнеобитаемом слое почвы, накопление токсичных элементов, повышенная температура и избыточное увлажнение гидротерм вулкана Менделеева определяют специфические структурные адаптации древесных растений. При этом характер воздействия на анатомию коры факторов гидротерм аналогичен прочим экологическим факторам. Все изменения носят, главным образом, количественный характер: проанализированные показатели достоверно уменьшаются в направлении градиента физико-химического фактора. Результаты анализа подтверждают вывод об отсутствии видоспецифичности в воздействии физико-химических факторов на внутреннюю структуру растения.

Исследования проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (07-04-00881) и грантов Дальневосточного отделения РАН (07-III-Д-06-067 и 07-III-Д-06-060).

Литература

- Ворошилов В. П., Сидельников А. Н., Ворошилова Г. И., Манько Ю. И. Влияние сольфатарной деятельности на растительность (на примере вулкана Менделеева) // Почвенно-лесоводственные исследования на Дальнем Востоке. Владивосток, 1977. С. 74–94.
- Еремин В. М. Атлас анатомического строения коры сосновых СССР. М., 1978. 202 с.
- Еремин В. М., Копанина А. В. Особенности анатомической структуры стебля *Hydrangea paniculata* в условиях гидротерм и сольфатар вулкана Менделеева (о-в Кунашир) // Проблемы и достижения в геологических и геофизических исследованиях в зоне Курильских островов и Хоккайдо: сильные землетрясения, цунами и извержения вулканов: тез. докл. междунар. науч. симпоз. Южно-Курильск, 2007. С. 46–49.
- Еремин В. М., Цырендоржиева О. Ж. Сравнительная анатомия стебля лиан Сахалина и Курил. Южно-Сахалинск, 2007. 173 с.
- Жарков Р. В. Условия формирования термальных вод вулкана Менделеева (о. Кунашир, Курильские острова) // Изучение природных катастроф на Сахалине и Курильских островах: сборник материалов I (XIX) Международной конференции молодых ученых, Южно-Сахалинск, 15–20 июня 2006 г. Южно-Сахалинск, 2007. С. 143–150.
- Манько Ю. И., Сидельников А. Н. Влияние вулканизма на растительность. Владивосток, 1989. 185 с.
- Мархинин Е. К., Стратула Д. С. Гидротермы Курильских островов. М., 1977. 212 с.
- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 206 с.
- Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. Л., 1979. 162 с.
- Mori R. Toxic effects of hydrogen sulphide gas to plants // Ecol. Rev. 1938. Vol. 4. P. 317–331.

ЛОКАЛИЗАЦИЯ ОСНОВНЫХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ И ИХ МРНК В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ ЛИСТА С₄ РАСТЕНИЙКотеева Н.К.¹, Вознесенская Е.В.¹, Берри Дж.², Эдвардс Дж.³¹ Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН² Буффало, Государственный Университет Нью-Йорка, США³ Пулман, Вашингтонский Государственный Университет, США

С₄ растения характеризуются пространственным разделением двух последовательных стадий фотосинтетической реакции – (1) первичной фиксации атмосферной СО₂ в С₄ кислоты и (2) высвобождение СО₂ с последующим ее включением в цикл Кальвина. В зрелых листьях С₄ растений с Кранц-типом анатомии эти стадии происходят в двух отдельных слоях клеток хлоренхимы. Стадия карбоксилирования осуществляется ФЕП-карбоксилазой (РЕРС), которая вместе с пируват-ортофосфат-дикиназой (PPdK), ответственной за образование субстрата для РЕРС, локализована в клетках мезофилла. Образованные в них С₄ кислоты транспортируются в соседние клетки обкладки (Кранц клетки), где происходит их декарбоксилирование, в результате чего высвобожденная СО₂ рефиксируется Рубиско. Декарбоксилазы и Рубиско специфичны для Кранц клеток (Edwards, Walker, 1983).

Механизмы контроля тканеспецифичной экспрессии Рубиско и С₄ фотосинтетических ферментов до сих пор являются объектом пристального изучения. Особый интерес вызывает формирование пространственной компартментации в процессе развития листа, поскольку два разных типа фотосинтетических клеток способны избирательно воспринимать и интерпретировать позиционную информацию, изменяющуюся по мере становления проводящей системы, в результате безошибочно экспрессируя специфические для клетки гены. Наиболее подробные сведения о локализации С₄ ферментов и соответствующих мРНК на разных стадиях развития листа имеются для однодольного С₄ растения (кукурузы) и нескольких двудольных (амаранта и представителей сем. маревых) (Langdale et al., 1988; Wang et al., 1993; Ramsperger et al., 1996). У каждого объекта обнаружены собственные особенности координации экспрессии фотосинтетических генов в процессе развития листа.

Для *Zea mays* (однодольного С₄ растения) была показана зависимость экспрессии гена Рубиско как от стадии развития, так и света. Накопление Рубиско и ее мРНК изначально специфично для клеток обкладки; при этом по мере развития листа содержание фермента увеличивается, в то время как пик накопления ее мРНК наблюдается на более молодых стадиях, снижаясь у зрелых тканей. Первичную локализацию С₄ фотосинтетических ферментов (включая РЕРС и NAD-ME) и их мРНК в процессе развития листа определяет позиция клеток относительно развивающейся проводящей системы; они экспрессируются только при наличии света и изначально тканеспецифичны (Langdale et al., 1988).

Для *Amaranthus hypochondriacus* (двудольного С₄ растения) стадия развития листа имеет основное значение как контролирующий фактор специфичной экспрессии как малой, так и большой субъединиц Рубиско. На самых ранних стадиях развития листа (5-7 мм) обе субъединицы Рубиско и их мРНК локализуются как в клетках мезофилла, так и в Кранц клетках, имея сходный с С₃ растениями характер распределения. На более поздних стадиях развития листа они приобретают характерную для С₄ растений компартментацию и специфичны только для Кранц клеток. На продольных срезах молодых листьев показано, что инициация специфичного распределения полипептидов и мРНК обеих субъединиц Рубиско происходит на кончике листа и быстро прогрессирует в базипетальном направлении. Сигнал, ответственный за подавление экспрессии Рубиско в мезофилле, связан у амаранта с изменением углеродного баланса в молодом листе – переходе его от акцепторной к донорной функции. Два С₄ фермента – PPdK и РЕРС, участвующие в реакции карбоксилирования в клетках мезофилла, приурочены исключительно к клеткам мезофилла с самых ранних стадий развития листа. Поскольку тканеспецифичное накопление этих ферментов происходит до начала перехода от С₃-подобного к С₄ распределению Рубиско, механизмы контроля мезофилл-специфичной экспрессии генов включаются на более ранних стадиях, чем те же механизмы, ответственные за экспрессию Рубиско в Кранц клетках (Wang et al., 1993; Ramsperger et al., 1996).

Семейство *Chenopodiaceae* отличается самым большим числом С₄ видов и разнообразием С₄ фотосинтеза среди двудольных растений. В роде *Suaeda* описаны два типа Кранц анатомии, *Salsina* тип с расположенными по периферии листа клетками хлоренхимы – мезофилла и обкладки, и *Schoberia* тип с мезофиллом и обкладкой, окружающими проводящие пучки в центре листа. Хлоропласты в клетках обкладки локализованы центрипетально в *Salsina* и центрифугально – в *Schoberia* типе (Voznesenskaya et al., 2007). Дифференциация клеток листа видов *Suaeda*, как и у кукурузы, происходит в базипетальном направлении, когда у кончика листа располагаются более зрелые клетки, а по направлению к основанию можно проследить все более молодые стадии развития. Лист с таким способом развития удобен для исследования стадий дифференциации клеток на одном продольном срезе.

Распределение большой субъединицы Рубиско и ее мРНК, а также ферментов C_4 фотосинтеза было изучено в процессе развития листа двух разных структурных типов C_4 видов рода *Suaeda* – *S. taxifolia* (Salsina-тип) и *S. eltonica* (Schoberia-тип). Вестерн блот на фотосинтетические ферменты показал, что оба Кранц типа имеют низкое содержание Рубиско и РЕРС в молодом листе, постепенно возрастающее по мере созревания листа; экспрессия PPDK и NAD-ME происходит на более поздних стадиях развития. На основании изучения анатомии и ультраструктуры на поперечных и продольных срезах молодого (0,2–0,3 см длиной), промежуточного (0,5–0,6 см) и зрелого листа (3 см) были выделены 3 фазы развития Кранц анатомии. На стадии 1 четко различимы два слоя клеток хлоренхимы, небольшие хлоропласты которых беспорядочно располагаются в цитоплазме. На стадии 2 хлоропласты в клетках обкладки распределены характерным образом – центрифугально у *S. eltonica* и центрипетально у *S. taxifolia*, однако структурной дифференциации хлоропластов клеток мезофилла и обкладки не наблюдается. *In situ* гибридизация мРНК *rbcL* и иммунолокализация соответствующего белка показали, что у *S. taxifolia* Рубиско экспрессируется преимущественно в клетках обкладки, начиная с самой ранней стадии, тогда как у *S. eltonica* вплоть до начала стадии 2 незначительное количество мРНК и фермента обнаруживается и в хлоропластах клеток мезофилла. Некоторые различия в системе распределения Рубиско и ее мРНК могут быть связаны с различиями в скорости роста листа и степени открытости почки: развитие листьев *S. taxifolia* происходит быстрее, и из-за неплотной упаковки молодых листьев их кончики оказываются на свету. В какой-то степени это может считаться косвенным свидетельством светозависимой природы контроля тканеспецифичной экспрессии фотосинтетических генов у изученных видов свед.

Экспрессия ферментов C_4 фотосинтеза становится явной только в зрелом листе, включая локализацию NAD-ME вместе с Рубиско в клетках обкладки и РЕРС и PPDK в клетках мезофилла. Полученные результаты показывают, что вне зависимости от различий в анатомии листа и положения органелл в клетках обкладки, оба структурных типа C_4 видов *Suaeda* имеют, в основном, схожие особенности развития фотосинтетического аппарата. Больше сходства в порядке распределения фотосинтетических ферментов и их мРНК во время развития листа сведы имеют с однодольной кукурузой, чем с двудольным амарантом, что видимо связано с базипетальным характером дифференциации тканей листа. Наши результаты согласуются с ранее сделанными выводами о том, что механизмы, ответственные за мезофилл- и Кранц-специфическую экспрессию фотосинтетических генов, являются независимыми и связанными с разными регуляторными процессами во время дифференциации листа. Согласно полученным на данный момент данным, компартментация C_4 ферментов должна контролироваться на уровне накопления мРНК (либо на уровне транскрипции, либо стабильности мРНК).

Таким образом, у C_4 растений не существует универсального механизма регуляции тканевой специфики экспрессии как среди разных фотосинтетических генов, так и среди разных видов. Остается неизвестным, с чем это связано, однако это явление явно демонстрирует независимость происхождения механизмов C_4 фотосинтеза у двудольных растений.

Литература

- Edwards G. E., Walker D. A. 'C₃, C₄: mechanisms, and cellular and environmental regulation, of photosynthesis.' // Blackwell Scientific publications. Oxford, 1983.
- Langdale J. A., Rothermel B. A., Nelson T. Cellular pattern of photosynthetic gene expression in developing maize leaves // Genes and Development. 1988. Vol. 2. P. 106–115.
- Ramsperger V. C., Summers R. G., Berry J. O. Photosynthetic gene expression in meristems and during initial leaf development in a C₄ dicotyledonous plant // Plant Physiology. 1996. Vol. 111. P. 999–1010.
- Voznesenskaya E., Chuong S., Koteyeva N., Franceschi V., Freitag H., Edwards G. Structural, biochemical and physiological characterization of C₄ photosynthesis in species having two vastly different types of Kranz anatomy in genus *Suaeda* (Chenopodiaceae) // Plant Biology. 2007. Vol. 9. P. 745–757.
- Wang J.-L., Turgeon R., Carr J. P., Berry J. O. Carbon sink-to-source transition is coordinated with establishment of cell-specific gene expression in a C₄ plant // The Plant Cell. 1993. Vol. 5. P. 289–296.

СТРУКТУРНАЯ РЕАКЦИЯ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ НА УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ

Кравкина И.М.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

В листьях растений, произрастающих в условиях экологического стресса, происходят структурные изменения на тканевом и клеточном уровнях. При этом визуальная морфологическая реакция у листьев часто отсутствует как при кратковременных, так и при долгосрочных изменениях условий обитания. Нами исследовалась структурная реакция листьев на воздействие факторов техногенного атмосферного загрязнения в природных условиях и в модельных экспериментах, а также на воздействие климатических факторов и различных по химизму почв в природных условиях среды.

В модельных экспериментах у листьев растений, фумигированных диоксидом серы, мы сопоставляли изменения в структуре клеток со степенью хлороза листьев, изучали состояние клеточных оргanelл в мезофилле зеленых участков этих листьев, а также листья контрольных растений. При исследовании саженцев *Populus deltoides*, фумигированных диоксидом серы (в концентрациях 0.5 и 0.75 млн⁻¹ при продолжительности воздействия по 12 ч 2 дн), в зеленых участках листьев не было отмечено каких-либо отклонений в структуре клеток мезофилла от контроля. Первые признаки деструктивных изменений наблюдались лишь в местах слабого хлороза (светло-зеленые или желтоватые пятна). Клетки хлоренхимы в этих участках интактны: в них сохраняются плазмалемма и тонопласт. На этом этапе повреждения была отмечена лишь некоторая деструкция тилакоидной системы. Более сильные деструктивные изменения происходили около некротических пятен. Здесь наблюдались переходы от структурных нарушений отдельных оргanelл к глобальному автолизу протопласта. Клетки с признаками глобального автолиза обнаруживали сильный плазмолиз. На этом этапе в одних клетках еще можно различить отдельные интактные митохондрии и пластиды, утратившие оболочки, но сохранившие свои очертания. В других клетках пластиды сливаются в бесформенную массу, в которой видны крахмальные зерна (Васильев и др., 1982).

При изучении двухлетних проростков *Pinus strobus* сравнивались контрольные и фумигированные диоксидом серы (в концентрации 1 млн⁻¹ по 2 ч 5 дн) растения. В клетках мезофилла зеленых визуально неповрежденных участков хвои текущего года у фумигированных растений на структурном уровне были выявлены 3 стадии разрушения оргanelл (ядер, хлоропластов, митохондрий). На 1-й стадии повреждения в клетках мезофилла гранулярный и фибриллярный компоненты ядрышек мозаично распределены по всему его срезу, при этом гранулярный компонент преобладает. В хлоропластах уменьшается количество крахмала. На 2-й стадии объем ядер сокращается, почти весь хроматин переходит в конденсированное состояние. Начинается дегрануляция ядрышек, в которых фибриллярный компонент становится преобладающим. Тилакоиды в хлоропластах разбухают. У большинства митохондрий просветляются участки матрикса, сокращается число крист. На 3-й стадии ядра становятся еще мельче, уплотненный конденсированный хроматин собирается в неправильной формы конгломераты. Пластиды представляют собой гомогенную массу, в которой различимы лишь крахмальные зерна и пластоглобулы. У большинства митохондрий кристы исчезают, матрикс полностью просветляется (Кравкина, 1993).

В природных условиях при атмосферном загрязнении диоксидом серы проводили сравнительное изучение неповрежденных клеток мезофилла у листьев опытных и контрольных растений. Работали в районе действия медно-никелевого комбината «Североникель». Изучали структуру и количественные параметры хвои и листьев на тканевом и клеточном уровнях у вечнозеленых (*Pinus sylvestris*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium vitis-idaea*), листопадных (*Vaccinium myrtillus*, *Vaccinium uliginosum*) и травянистых (*Cornus suecica*, *Potentilla erecta*, *Solidago lapponica*) растений. Известно, что основными выбросами комбината в воздушный бассейн являются диоксид серы (250–270 тыс. т/год) и полиметаллическая пыль (15–20 тыс. т/год), содержащая, главным образом, Ni, Cu, Co. Сравнительное исследование структуры листьев проводилось у контрольных растений, произрастающих на расстоянии 65–70 км к юго-западу от комбината в районе ненарушенных лесных экосистем (фоновый район) и у опытных растений, произрастающих на расстоянии 8–10 км от комбината в зоне разрушения, где отсутствовали здоровые особи (район хронического загрязнения).

Сравнительный морфометрический анализ показал, что у вечнозеленых кустарничков из района хронического загрязнения заметно утолщаются листья текущего года за счет разрастания тканей листа. У листопадных и травянистых растений листовая пластинка утолщается незначительно, часто обнаруживая лишь тенденцию к росту. Хлоренхима листовых пластинок несколько уплотняется в листьях опытных растений за счет уменьшения объема межклетников. Клетки мезофилла листа становятся достоверно крупнее клеток контрольных растений. Плотность хлоропластов в цитоплазме практически не изменяется у сравниваемых видов растений, но хлоропласты за счет снижения содержания крахмала в них становятся мельче у листьев опытных растений. Площадь пластидома и насыщенность им цитоплазмы достоверно меньше у листьев листопадных и травянистых растений в загрязненном районе, чем в фоновом. Плотность митохондрий в клетках мезофилла и насыщенность их цитоплазмы хондриомом значительно выше у листьев растений из района загрязнения. (Кравкина, Лянгузова, 2002). Изученные различия в структуре контрольных и опытных растений позволили сделать вывод, что количественные показатели структурных элементов листьев растений из района хронического загрязнения являются адаптивным ответом растений на длительное атмосферное загрязнение. При этом более развитый хондриом в угнетенных клетках хлоренхимы хвои и листьев исследованных видов растений можно рассматривать как важный компенсаторный механизм клетки в условиях длительного экологического стресса, имеющий положительное значение для энергетического обеспечения клетки. Более того, такие исследования позволяют проводить раннюю диагностику повреждения листовой структуры изучаемых видов растений.

Влияние климатических факторов на структуру растений изучалось в горах Заилийского Алатау на высотах от 3450 м над ур. м. (субнивный пояс в районе ледника Туяксу) до 1450 м над ур. м. (лесной пояс) у листьев травянистых растений (*Oxytropis lapponica*, *O. chionobia*, *Poa alpina*, *P. pratensis*, *Geranium collinum*, *Papaver croceum*, *Potentilla argenticola*, *P. gelida*, *Taraxacum pseudoalpinum*), где во время ве-

гетационного периода у растений в условиях разреженной атмосферы температура воздуха часто опускается ниже нуля градусов. У изученных растений высокогорий наряду с увеличением толщины листовой пластинки и числа слоев палисадной ткани, наблюдалась значительная вытянутость палисадных клеток, укрупнение их размеров, что может быть обусловлено в первую очередь низкими температурами в районе ледника. Кроме того, в листьях растений субнивального пояса обнаружилась большая рыхлость мезофилла, и увеличение числа устьиц на единицу площади листа по сравнению с листьями близкородственных видов растений, обитающих на меньших высотах (Мирославов, Кравкина, 1990). Укрупнение межклетников в листьях растений субнивального пояса очевидно функционально связано с произрастанием в условиях разреженной атмосферы. Клетки мезофилла у листьев высокогорных растений менее вакуолизированы, богаче цитоплазмой, содержат больше хлоропластов и митохондрий, и имеют более развитые эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи по сравнению с клетками у листьев растений, произрастающих в лесном поясе (Miroslavov, Kravkina, 1991). Обобщение полученных результатов дает основание полагать, что обнаруженные изменения в структуре листьев на тканевом и клеточном уровнях у исследованных растений, произрастающих в субнивальном поясе, несомненно являются адаптивным ответом высокогорных растений на условия произрастания.

Другой аспект исследованного нами влияния климатических факторов на структуру растений обусловлен все возрастающей нестабильностью температур в весенний и зимний периоды, сопровождающейся резкими перепадами дневных температур весной и увеличением числа и продолжительности зимних оттепелей. Исследования при разорванном температурном ритме структурных и количественных изменений в клетках мезофилла листьев растений из Ботанического сада Санкт-Петербурга – *Muscari azureum* при весенних и *Muscari tubergenianum* при зимних колебаниях температур – обнаружили реакцию клетки на изменение температуры среды. Структура клеток мезофилла сформированного листа *M. azureum* в апреле-мае исследовалась во время резких перепадов дневных температур от +20°C до +3°C, а зимнезеленого листа *M. tubergenianum* – в феврале во время оттепели (0°C) и при последующем снижении температуры до –10°C. Показано, что у *M. azureum* после недели ночных заморозков и снижения дневной температуры до +11°C, хлоропласты приобретают типичную «теневую структуру». Тилакоиды заполняют весь объем хлоропласта, примерно у 30% от их числа в клетке происходит переориентация гран. Число и размеры гран возрастают, значительно увеличивается количество тилакоидов в гране. Ядра сложной конфигурации, с крупными четко очерченными лопастью. При дальнейшем снижении дневных температур до +3°C структура хлоропластов вновь «светового типа». Площадь наружных мембран хлоропластов увеличивается за счет выростов и инвагинаций. Ядра, по-прежнему, лопастьные, часть лопасти сохраняет сложную конфигурацию. У *M. tubergenianum* при понижении температуры с 0°C до –10°C хлоропласты укрупняются, их объем увеличивается за счет разбухания стромы в 1,8 раза по сравнению с объемом стромы хлоропластов во время оттепели. Структура и пространственное расположение элементов тилакоидной системы остаются практически без изменений. Матрикс митохондрий просветляется, кристы уплощаются. Площадь поверхности крист на единицу объема митохондрии снижается в 3 раза. Объем ядер сокращается в 2 раза, они приобретают сложную конфигурацию. Хроматин и нуклеоплазма уплотняются. Выявленная изменчивость структуры органелл в клетках мезофилла листьев *M. tubergenianum* и *M. azureum* при значительных колебаниях дневных положительных температур весной и при снижении температур после оттепелей зимой может рассматриваться как адаптивный ответ на резкое изменение температуры среды (Кравкина, Котеева, 2002).

Растения, произрастающие на почвах, обогащенных химическими элементами, как известно, адаптированы к своеобразным условиям минерального питания и могут концентрировать эти элементы. Действием химических элементов обусловлено явление серпентиноморфоза, проявляющееся в изменении анатомо-морфологических признаков растений, произрастающих на ультраосновных горных породах (серпентинитах). Однако на Полярном Урале явление серпентиноморфоза не имеет четкой выраженности. Для серпентинитовой флоры, ряд видов которой мы исследовали, одним из ведущих факторов ее формирования является никель. При этом определения содержания химических элементов в растениях показали, что наиболее обогащены никелем листья. Но листья одних и тех же видов растений, произрастающих в контрастных геохимических условиях на почвах, сформированных на серпентинитовых горных породах с избытком никеля и на типичных зональных кислых почвах на сланцах Полярного Урала, не имеют визуальных различий. Исследованные нами листья растений Полярного Урала (*Arctous alpina*, *Betula nana*, *Carex arctisibirica*, *Dianthus repe*, *Polemonium acutiflorum*, *Polygonum bistorta*, *Ranunculus borealis*, *Silene acaulis*), произрастающие на различных по химизму почвах, обнаружили ряд структурных реакций у серпентинитовых растений. Было показано, что плотность эпикутикулярного воска над обычными клетками эпидермы у листьев растений, произрастающих на серпентинитах, ниже, чем у листьев растений, произрастающих на сланцах. Листовая пластинка исследованных серпентинитовых растений толще, и клетки мезофилла крупнее, чем у тех же видов, произрастающих на сланцах. Цитоплазма в клетках мезофилла занимает больший объем, а численность митохондрий и хлоропластов у серпентинитов выше, чем у растений кислых почв. Таким образом, об-

наруженные изменения в структуре у листьев исследованных серпентинитовых растений Полярного Урала, скорее всего, являются адаптивным ответом растений на химизм почв или более определенно – на избыток в них никеля. Кроме того, полученные результаты расширяют, как мы полагаем, представление о серпентиноморфозе, и могут быть названы «скрытым» серпентиноморфозом, обнаруживаемым на структурном уровне (Proctor et al., 2004).

Обобщение результатов проведенных исследований дает основание сделать вывод, что у растений, произрастающих в условиях долгосрочного экологического стресса, выявляются общие адаптивные изменения в структуре листьев на тканевом и клеточном уровнях организации. В условиях пикового воздействия экологического стресса выявлены стадии разрушения и изменчивость клеточных структур у листьев исследуемых видов растений.

Литература

- Васильев А. Е., Данилова М. Ф., Кравкина И. М., Крэнг Р. Е. Ультраструктурные изменения мезофилла листьев тополя при осеннем старении и под воздействием сернистого газа. // Тр. первого советско-американского симпозиума по проекту 02.03-21. Таллин. 1982. С. 72–76.
- Кравкина И. М. Реакция клеток мезофилла хвои сосны на воздействие загрязняющих атмосферу веществ. // Сб. Проблемы экологического мониторинга и моделирование экосистем. 1993. Т. XV. С. 128–137.
- Кравкина И. М., Лягузова И. В. Количественные показатели структурных элементов листьев растений Кольского полуострова в районах хронического загрязнения диоксидом серы и полиметаллической пылью. // Сб. Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. 2002. Т. XVIII. С. 287–313.
- Кравкина И. М., Котеева Н. К. Структурные изменения в клетках мезофилла листьев *Muscari azureum* при весенних и *Tubergenianum* при зимних колебаниях температур. // Материалы межд. конференции. Сыктывкар, 2002. С. 143–144.
- Мирославов Е. А., Кравкина И. М. Сравнительная анатомия листа растений, произрастающих в горах на разных высотах. // Бот. журн. 1990. Т. 75. № 3. С. 368–375.
- Miroslavov E. A. Kravkina I. M. Comparative analysis of chloroplasts and mitochondria in leaf chlorenchyma from mountain plants at different altitudes. // Annals of Bot. 1991. V. 68. P. 195–200.
- Proctor J., Alexeeva-Popova N. V., Kravkina I. M., Yurtsev B. A., Drozdova I. V., Ka-taeva M. N. Arctic ultramafics: new investigations on Polar Ural vegetation. // Proceed. of the international conference on serpentine ecology. London, 2004. P. 121–135.

СТРУКТУРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ КЛЕТОК ПЛОДОВ *MALUS DOMESTICA* (*ROSACEAE*) К УСЛОВИЯМ ГОР НА РАННИХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ

Кумахова Т. Х.

Москва, Российский государственный аграрный университет им. К. А. Тимирязева

Способность модифицировать структуру и функции, которые позволяют растениям приспосабливаться к изменившимся условиям внешней среды, выработана в процессе эволюции. Поэтому изучение механизмов, задействованных для выбора стратегии структурно-функциональных перестроек в клетках растений под воздействием неблагоприятных факторов внешней среды, является одним из актуальных направлений современной ботаники. На изменение условий произрастания растения реагируют как на стресс, а механизм адаптации в первую очередь реализуется путем модификации внутриклеточных физиологических процессов, обеспечивающих выполнение программы онтогенеза. В настоящее время об адаптивных механизмах растений накоплена обширная информация (Мирославов и др., 1988, 2005; Кумахова, 1992, 2003; Котеева, 2002; Медведев, 2005; Парамонова и др., 2007; Ходорова и др. 2007 и др.). Однако еще немало процессов, происходящих в клетках растений, остаются невыясненными. В связи с этим целью данной работы являлось изучение ультраструктуры клеток плодов *Malus domestica* в ходе развития и выявление адаптивных механизмов, используемых ими для завершения программы онтогенеза в условиях гор. Особое внимание уделено изучению пластид и вакуолей.

Образцы для исследований собирали в горах Северного Кавказа на разных высотах (300 м над уровнем моря и 1500 м), начиная с ранних этапов развития до созревания плодов разных сортов *Malus domestica*. Фиксацию материала проводили по модифицированной нами методике (Кумахова, Меликян, 1989). Ультратонкие срезы изготавливали на ультрамикротоме LKB-III, контрастировали 2%-ным водным раствором уранил-ацетата (37 °C) и цитратом свинца по Рейнольдсу, и изучали в электронном микроскопе Hitachi H-600M.

Согласно ультраструктурному анализу клеток плодов яблони, культивируемых на равнине и в горах, пластины являются наиболее вариabельными органеллами, и их строение различается в зависимости от типа клеток и выполняемых ими функций. В пластидах клеток эпидермы, с ранних этапов развития до созревания, происходят активные накопления пластоглобул, крупных плотных белковых включений и крахмальных зерен. В субэпидермальных клетках наблюдаются многочисленные картины интенсивного деления и слияния хлоропластов, контакты между ни-

ми и с митохондриями. Работ, посвященных изучению структуры мембранных контактов в клетках растений мало, их значение полностью не выявлено. Полагают, что контакты представляют собой системы метаболического и информационного обмена между отдельными компартментами клетки (Rodriguez, Garcia, Servies, 1977; Васильев, 1977; Данилова, Гамалей, 1979). По нашему мнению возникновение систем пластида-пластида и пластида – митохондрия в клетках плодов обусловлено повышением интенсивности обмена веществ (Кумахова, 1992). Характерной чертой в строении пластид в стадии созревания является образование обширных инвагинации. При этом, в их полостях находятся цистерны агранулярного эндоплазматического ретикулума, рибосомы (полисомы), митохондрии и липидные капли. Иногда цистерны АЭР плотно примыкают к оболочке пластид и образуют систему АЭР-пластида. По данным литературы роль этих комплексов заключается в синтезе веществ терпеноидной природы (Васильев, 1977 и др.) и липофильных продуктов (Cartayrade et. al., 1990). Кроме того, в тилакоидах хлоропластов часто внутренние пространства заняты темным содержимым, свидетельствующим также об их вероятном участии в синтезе терпенов. Строение пластид может изменяться и в зависимости от интенсивности роста плодов. В пластидах глубже лежащих клеток, их основной объем в ходе развития постепенно занимают крупные крахмальные зерна. Наибольший парциальный объем крахмального зерна в лейкопластах наблюдается в середине развития плодов (29–30 мм).

Кроме того, обращает внимание накопление в пластидах гранул ферритина. При этом 1–2 скопления ферритина встречаются в пластидах клеток яблок практически всех изученных сортов. Гранулы ферритина четко выявляются в электронном микроскопе при изучении неокрашенных цитратом свинца по Рейнольдсу срезов, они выглядят электронно-плотными. Ферритин относится к числу железосодержащих белков пластид (Catteson, 1970; Васильев, Гамалей, 1975). В свою очередь железо входит в состав простетической группы ферментов и выполняет важную роль в функционировании электронно-транспортных цепей фотосинтеза и дыхания, а также у целого ряда антиоксидантных ферментов (пероксидазы, каталазы и Fe-супероксиддисмутазы) играет роль ко-фактора. При этом большая часть активного железа (до 80%), которая участвует в биохимических реакциях, локализована в хлоропластах (Seckbach, 1982). Роль ферритина в регуляции окислительно-восстановительных реакции с участием железа особенно важна для растений, подвергающихся воздействию стрессовых факторов внешней среды, так как разложение перекиси водорода с образованием самой токсичной формы кислорода-гидроксил-радикала катализируются ионами Fe^{2+} (Парамонова и др. 2007). При этом удаление внутриклеточного Fe^{2+} путем его связывания ферритином играет защитную роль, поскольку тормозит разложение перекиси водорода и генерацию гидроксил-радикала. Вероятно, активное образование ферритина в пластидах яблок на разных стадиях развития является одним из способов выведения избытка Fe из метаболизма клетки. Ферритин часто аккумулируется в пластидах клеток стареющих тканей и фотосинтетически неактивных хлоропластах (Barton, 1970; Behnke, 1971; Seckbach, 1982; Кумахова, 2003). Однако гранулы ферритина накапливаются и в пластидах молодых плодов диаметром 10 мм.

По нашим материалам в клетках плодов, выращенных в горах, формируется более развитая пластидная система, по сравнению с плодами, выращенными на равнине. Число пластид с повышением высоты произрастания увеличивается вдвое, а грани в них состоят из меньшего количества тилакоидов. Кроме того, происходит увеличение числа крахмальных зерен, что также имеет адаптивное значение.

Изменения в структуре пластид коррелирует с образованием в вакуолях клеток многочисленных электронно-плотных материалов и активным накоплением кристаллов оксалата кальция. С ранних этапов развития в клетках плодов формируются вакуоли трех типов: электронно-прозрачные, с хлопьевидным осадком и крупными электронно-плотными образованиями в виде глобул. При этом часто эти образования заполняют всю полость вакуоли. Одни авторы считают, что их природа и роль в жизни растений еще не установлена (Мирославов, 2005 и др.). По мнению других, они являются фенольными соединениями, инициированными интенсивным УФ и играют роль экран-фильтра (Минаева, 1978; Шаркова и др., 1985; Кузнецов, 2005; Полесская, 2007). Защитная роль полифенолов не ограничивается только функцией поверхностных экранов, поглощающих излишнюю лучистую энергию, а также связано с их участием в метаболизме клетки растений в экстремальных условиях. С их помощью нарушенное в результате избытка УФ-лучей окислительное фосфорилирование может нормализоваться за счет переключения путей окислительного метаболизма. По одной из гипотез, ведущая роль в адаптации плодов яблони к действию УФ принадлежат вакуолярным флованоидам кожицы (Соловченко, 2002; Соловченко, Мерзляк, 2004). Если учесть, что их значительно больше в вакуолях клеток плодов, выращенных в горах, то можно полагать, что они выполняют защитную функцию при интенсивном воздействии УФ. Кроме того, выраженной особенностью клеток плодов яблони является преимущественное развитие агранулярного эндоплазматического ретикулума и наличие в цитоплазме довольно крупных липидных капель, характерных терпеноидогенным клеткам.

Электронно-микроскопические исследования показали, что в процессе формирования кристаллов оксалата кальция, органеллы в клетках претерпевают значительные изменения, иногда вплоть до полного разрушения. Часто кристалл сильно разрастается, прорывает тонопласт и заполняет всю полость клетки. Однако обнаруживаются клетки, в которых содержатся кристаллы и все органеллы (кроме пластид), имеющие нормальное строение. Число кристаллов по мере созревания плодов постепенно уменьшается. В основном кристаллоносные клетки, локализованы в паренхиме, лежащей ближе к клеткам, выстилающим гнезда завязи и проводящим пучкам. Причины образования и исчезновения, а также значение кристаллов оксалата кальция в жизни растений остаются до конца не изученными, и

по этим вопросам у исследователей единого мнения пока нет. По одной из гипотез, кристаллы оксалата кальция в растениях являются отбросом, образующимся в результате нейтрализации известью ядовитой для растений щавелевой кислоты; по другой их образование привязывается к стадиям развития растения, фотосинтезом и условиями внешней среды. Некоторые авторы относят кристаллоносные клетки к экскреторным структурам, которые обеспечивают выведение из метаболизма щавелевой кислоты, переводя ее в нерастворимый оксалат кальция (Тимонин, 2007). Определенный интерес представляет причины и механизм образования кристаллов оксалата кальция в клетках плодов, выращенных в горах. Стрессовые условия гор стимулируют функции Ca^{2+} как вторичного посредника в передаче сигналов внешней среды (Медведев, 2005). Клетки плодов по-видимому, сформировав ответные реакции на стресс-факторы, вынуждены нейтрализовать избыточный Ca^{2+} , временно переведя их в вакуоли. Если учесть роль Ca^{2+} в адаптации к различным условиям среды, их интенсивное накопление в горах, вероятно, является адаптивной реакцией на действие длительных стрессовых факторов, связанной с модификацией метаболизма клеток в процессе роста и развития плодов.

Таким образом, полученные нами материалы позволяют полагать, что и на равнине и в горах развитие плодов происходит в условиях постоянного стресса. На равнине стресс инициирован высокой температурой и низкой влажностью воздуха, а в горах высокой степенью инсоляции и пониженной среднесуточной температурой воздуха, с резкими суточными перепадами. Выявленные ультраструктурные перестройки в органеллах клеток плодов *Malus domestica*, по нашему мнению связаны с модификацией физиологических процессов, необходимых для завершения программы онтогенеза.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (проект № 08-04-01749).

Литература

- Васильев А. Е., Гамалей Ю. В. Белковые кристаллы в клетках растений // Цитология. 1975. Т. 17. № 4. С. 371–389.
- Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., 1977. 207 с.
- Данилова М. Ф., Гамалей Ю. В. Структура мембранных контактов в клетках растений // Тез. докл. XI Всес. Конф. по электронной микроскопии. М., 1979. Т. 2. С. 137.
- Котеева Н. К. Особенности сезонной ритмики ультраструктуры клеток апикальной меристемы побега и мезофилла хвой *Pinus sylvestris* (Pinaceae) // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 11. С. 50–60.
- Кумахова Т. Х. Особенности ультраструктуры клеток плодов *Malus domestica* (Rosaceae) // Бот. журн. 1992. Т. 77. № 2. С. 25–32.
- Кумахова Т. Х., Меликян А. П. Ультраструктура кутикулы плодов разных сортов *Malus domestica* (Rosaceae) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 3. С. 328–332.
- Кумахова Т. Х. Ультраструктура клеток яблок при хранении // Цитология. 2003. Т. 45. № 6. С. 564–568.
- Кузнецов В. В., Дмитриева Г. А. Физиология растений. 2005. 721 с.
- Медведев С. С. Кальциевая сигнальная система растений // Физиол. раст. 2005. Т. 52. № 2. С. 282–305.
- Минаева В. Г. Флавоноиды в онтогенезе растений. Н., 1978. С. 33–202.
- Мирославов Е. А., Кравкина Н. М. Сравнительный анализ ультраструктуры клеток хлоренхимы листа горных растений, произрастающих на различных высотах // Ботан. журн. 1988. № 1. С. 17–23.
- Мирославов Е. А., Бармичева Н. В., Ходорова Н. В. Сезонные изменения структуры клеток основной ткани донца луковицы *Scilla sibirica* (Liliaceae) // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 9. С. 1430–1435.
- Полесская О. Г. Растительная клетка и активные формы кислорода. М., 2007. 139 с.
- Парамонова Н. В., Шевякова Н. И., Кузнецов В. В. Ультраструктурные особенности ферритина в листьях *Mesembryanthemum crystallinum* при стрессе // Физиол. раст. 2007. Т. 54. № 2. С. 275–289.
- Соловченко А. Л. Пигменты и адаптация плодов яблони к действию солнечного излучения: Автореф. канд. биол. наук. М., 2002. 23 с.
- Соловченко А. Л., Мерзляк М. Н. Роль фенольных соединений в адаптации к действию видимого света и УФ // Тез. докл. IV Симп. по фенольным соединениям. 2004. С. 82.
- Тимонин А. К. Ботаника. М., 2007. С. 140–141.
- Ходорова Н. В., Котеева Н. К., Мирославов Е. А. Изменение ультраструктуры клеток флоэмной паренхимы клубня в открытом и закрытом грунте // Ботан. журн. 2007. № 7. С. 1011–1022.
- Шаркова В. Е., Семихатова О. А., Васильев А. Е. Роль фенольных соединений в газообмене листьев при повреждающей клетки высокой температуры //
- Barton R. The production and behaviour of phytoferritin particles during senescence of *Phaseolus* leaves // Planta. 1970. Vol. 94. P. 73–77.
- Behnke H. D. Phytoferritin in Sieve-Tube Plastids // Naturwissenschaften. 1971. Bd. 58. S. 151–152.
- Catteson A. M. Evolution des plastides de Pomme au cours de la maturation du fruit. Modifications ultrastructurales accumulation de ferritine // J. Microscopie. № 9. P. 949–974.
- Cartayrade A., Bourgeois G., Balz J.-P. et al. The secretory of *Ginkgo biloba*: structure, Differentiation and analysis of the secretory product // Tress – Structure and Functions. 1990. Vol. 4. N 4. P. 171–178.
- Rodriguez-Garcia M. I., Servies A. Membran contacts of the endoplasmic reticulum with plastids and with the plasmalemma in the endothecium of *Scilla non-scripta* // Eur. J. Cell. Biol. 1977. Vol. 15. P. 85–95.
- Seckbach J. Ferriting Out the Secrets of plant Ferritin – a Review // J. Plant Nutr. 1982. V. 5. P. 369–394.

ОНТОГЕНЕЗ НАЗЕМНОЙ И ПОГРУЖЕННОЙ ФОРМЫ ЧАСТУХИ ЗЛАКОВОЙ (*ALISMA GRAMINEUM* LEJ.) КАК АДАПТАЦИЯ К СПЕЦИФИЧЕСКОЙ СРЕДЕ ОБИТАНИЯ

Лапиров А. Г.

Борок, Институт биологии внутренних вод им. И. Д. Папанина РАН

Прибрежно-водные растения водоемов и водотоков, в состав которых входят гелофиты и гигрогелофиты (Папченко и др., 2003) являются одним из важнейших компонентов водных экосистем, имеют большое значение в продукционном балансе водоемов, оказывают сильное средообразующее влияние, участвуя в трансформации донных отложений. Развиваясь в той или иной степени, прибрежно-водная растительность может влиять на процессы формирования качества воды, снижая или повышая степень эвтрофирования водоема в целом и мелководной зоны в особенности (Довбня, 1981).

Именно поэтому, большой интерес представляет изучение хода онтогенеза у популяций прибрежно-водных растений, а, именно, у низкотравных гелофитов. Подобные вопросы в иностранной и отечественной литературе отражены слабо, а число работ, подробно рассматривающих онтогенез этой группы растений, очень невелико (Экзерцева, 1972; Богачев, 1977; Алябышева, 2001).

Объект исследования — частуха злаковая (*Alisma gramineum* Lej.) — вид, интенсивно распространяющийся в бассейне Волги (Лисицина и др., 1993). В мелководной зоне Рыбинского водохранилища вблизи поселка Борок, этот редкий и новый для данного региона вид впервые был найден в 1973 году (Лисицина, 1990). С этого момента и по настоящее время, по нашим наблюдениям (подтверждая данные предыдущего автора), вид активно расселился по всему водохранилищу. Он образует чистые или почти чистые заросли на песчаных отмелях, заходя в воду на глубину до 30 – 80 см, формируя две хорошо различающиеся формы — наземную и полностью погруженную. Подробных сведений по онтогенезу этих двух форм в литературе нами не обнаружено. Исходя из вышеизложенного, целью нашей работы являлось изучение адаптивных особенностей онтогенеза наземной и погруженной формы частухи злаковой.

Исследование онтогенеза наземной и погруженной формы частухи злаковой было проведено в 2001–2003 и 2005 гг.¹ в полевых (мелководья Рыбинского водохранилища и реки Сутка) и лабораторных (проращивание семян в люминистате в 3-х чашках Петри между слоями фильтровальной бумаги, увлажненной отстоявшейся водопроводной водой — по 50 семян в каждой, фотопериод 9/15, освещенность 1200–1500 лк) условиях. В 2004 году в полевых условиях исследования не проводились из-за очень высокого уровня воды в Рыбинском водохранилище.

Образцы наземной формы *Alisma gramineum* были собраны в зоне увлажняемого побережья (термин — Распопов, 1985), погруженной формы — с глубин от 7 до 52 см. Описание онтогенеза проводили по схеме возрастной периодизации Т.А. Работнова (1950), с некоторыми дополнениями (Уранов, 1975; Смирнова и др., 1976). Для характеристики каждого возрастного состояния использовали не менее 8(10) – 15 растений наземной и погруженной формы.

Из факторов формирования высшей водной растительности литорали водохранилищ основными являются географическое положение водоема, его геоморфологические особенности, гидрологический, и, в частности, уровенный режим, трофические свойства грунтов и вод, наличие диаспор растений. На различных этапах становления водоема роль отдельных факторов неодинакова: одни из них имеют решающее значение, другие — второстепенное (Экзерцев, 1967). В этом отношении Рыбинское водохранилище — это особый водоем, для которого характерны частые изменения различных пространственно-временных характеристик среды обитания, и прежде всего, нестабильный водный уровень: с начала года до марта — понижение, затем повышение и выход на максимальные величины в мае-июне, затем его снижение к октябрю. Кроме того, в период, когда гидрофильная растительность достигает наибольшего развития (июнь-июль), в жизнь побережья вторгается резкий искусственный фактор-понижение уровня в результате его сработки и обнажение верхних горизонтов. Ситуация осложняется также сгонно-нагонными ветровыми волнениями, которые способствуют размыву берегов и взмучиванию донных отложений (Рыбинское водохранилище ..., 1972).

В таких условиях, как справедливо отмечают М.В.Марков и Н.М. Ключникова (1998: 143), динамика условий экотопа делается «...слабо «прогнозируемой» для растения, т.е. повышает риск неизбежной элиминации практически в любой момент на протяжении продолжительной части вегетационного сезона». Поэтому здесь развитие прибрежно-водных видов может обеспечить только адаптивный комплекс, затрагивающий не только их морфологию, но и ход индивидуального развития.

Прежде всего, необходимо заметить, что наши исследования подтвердили наблюдения чешских ученых (Hroudova & Zakravsky, 1998; Moravcova, Zakravsky, Hroudova, 2001), что «...возобновление популяций *Alisma gramineum* зависит от того, когда прорастут семена, а это обусловлено падением уровня воды и обнажением дна...» (Hroudova & Zakravsky, 1998: 219). Кроме того, цветение и образование семян у погруженной

формы хотя и возможно, но затруднено, а проростки, если и образуются, то на глубине выживают крайне плохо или погибают (Hroudova & Zakravsky, 1998; Moravcova, Zakravsky, Hroudova, 2001). Поэтому, по нашему мнению, по-видимому, основной вклад в развитие обеих форм этого вида вносят плодики (орешки) наземной формы.

Изучая латентный период онтогенеза, мы показали, что свежие орешки *Alisma gramineum*, также как и сухие, хранящиеся в комнатных условиях или прошедшие стратификацию, не прорастают. По-видимому, осенью, семена переходят в состояние покоя, которое связано как с водонепроницаемостью покровов семени и плода, так и (или) с особым физиологическим состоянием зародыша (понижение ростовой активности и недостаточная водопроницаемость тканей, его окружающих).

Плодики *Alisma gramineum*, прошедшие влажную холодную стратификацию в течение одного-восьми месяцев, прорастают своеобразно, демонстрируя волнообразный характер изменений ряда основных показателей (конечное прорастание, энергия прорастания, период и скорость прорастания) (рис. 1). Подобное явление, по-видимому, отражает внутреннюю ритмику развития этого растения, указывающую на то, что «процессы прорастания определяются взаимодействием механизмов выхода семян из состояния покоя и потенциальными возможностями среды, отвечающими условиям для реализации прорастания» (Иванова, 2006:114). И если учесть постоянное чередование обводнения и осушения мелководной зоны Рыбинского водохранилища и малых рек, то становится понятным подобное адаптивное «поведение», обеспечивающее порционное и растянутое во времени прорастание орешков этого вида. Кроме того, очевидно, на характере прорастания сказались и морфофизиологические различия орешков, собранных на разных участках соцветия.

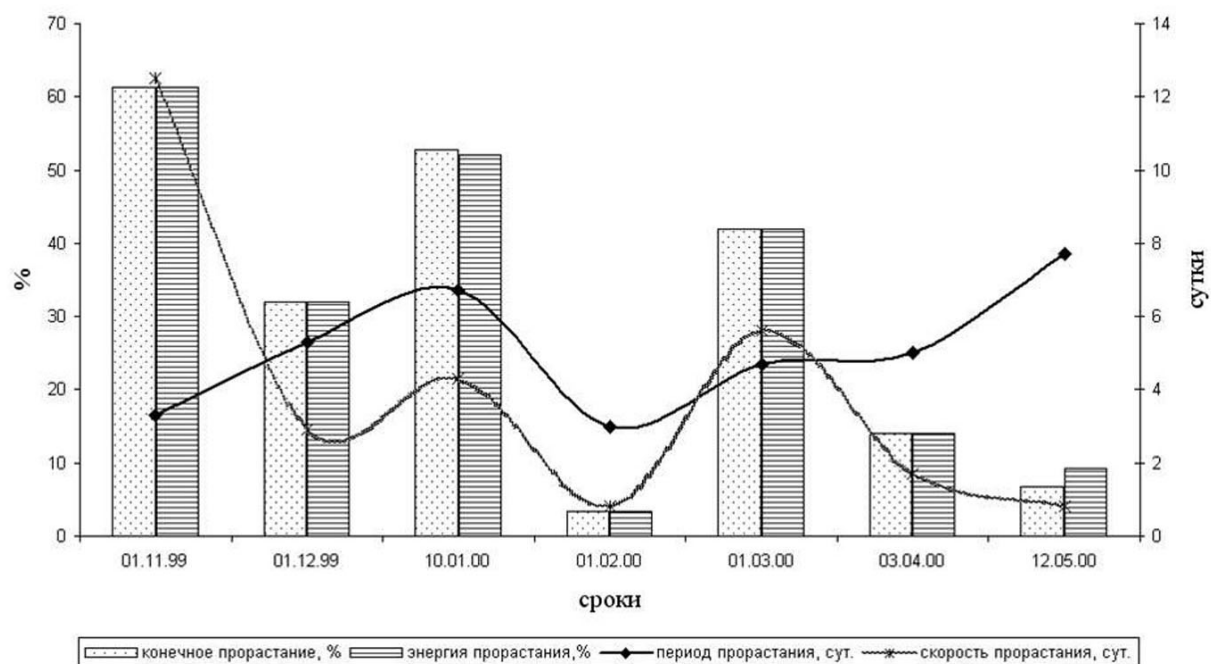


Рис. 1. Изменение основных показателей прорастания орешков частухи злаковой после холодной влажной стратификации (1–8 месяцев)

Оценивая в целом ход онтогенеза наземной и погруженной формы частухи злаковой, мы считаем, что по стратегическим потенциям данный вид – типичный вегетативный малолетник (однолетник или двулетник), поскольку весь цикл развития подавляющее большинство растений проходит в течение одного года. Лишь отдельные, наиболее мощные экземпляры способны на развитие во второй год.

Сопоставляя особенности индивидуального развития наземной и погруженной формы частухи злаковой с известной классификацией типов онтогенезов, предложенной Л.А. Жуковой (1995), можно отметить, что онтогенез данного вида соответствует *A-tinu*, *A₁-подтипу*, характерному для однолетников и малолетников. Здесь вся программа онтогенеза завершается в течение жизни одной особи при полном отсутствии вегетативного размножения. Постгенеративный период отсутствует, а длительность существования семенной особи — 1–2 года.

При этом в разные по уровню водности годы у наземной формы частухи злаковой онтогенез проходит на различном уровне жизненности, и, следовательно, растения могут иметь разные перспективы дальнейшего развития. Наиболее ярко эти различия отразились в мощности растений в генеративном периоде. В этой куль-

минационной точке онтогенеза растения достигли в разные годы различной мощности, т.е. степени выраженности вегетативной и генеративной сферы. При этом в 2005 году (выше среднего по уровню водности) уровень жизнестойкости молодых и средневозрастных генеративных растений был существенно выше, чем в предыдущие маловодные годы, что отразилось на подавляющем большинстве основных морфологических характеристик. Следует отметить, что более мощно развитые особи достигли старого генеративного состояния, что не наблюдалось у менее развитых растений (т.е. их онтогенез оказался менее продолжительным).

Кроме того, на водохранилище нам не удалось обнаружить ювенильные, имматурные и молодые вегетативные особи этого вида, что связано, по-видимому, с ускорением развития в прегенеративном периоде. Подобный сокращенный онтогенез, как отмечают Л. А. Жукова и Э. В. Шестакова (1997), характерен для одно-малолетников. В этом случае могут зацвести «особи с морфологическими признаками имматурных или даже ювенильных растений ...» (Жукова, Шестакова, 1997: 19). В нашем случае зацвели особи, состоящие которых, по внешним морфологическим признакам, соответствует взрослому вегетативному. Причем, обнаружено две группы таких растений, существенно отличающихся друг от друга только шириной листовой пластинки (у одной группы этот показатель в 3 раза шире, чем у другой).

Отметим также, что на примере развития двух экологических форм этого вида четко прослеживается возможность реализации разнообразных путей онтогенеза (поливариантность онтогенеза – Жукова, 2001) в различных условиях окружающей среды (рис. 2). Причем, их осуществление зависит не только от различий среды обитания, но и от наличия у этого вида двух параллельных линий развития – семенной и вегетативной, что создает неодинаковые потенциальные возможности. Участие семенной и вегетативной составляющей, по-видимому, неодинаково в наземных и погруженных условиях, что можно рассматривать как приспособительное свойство вида, усиливающее его адаптационные способности.

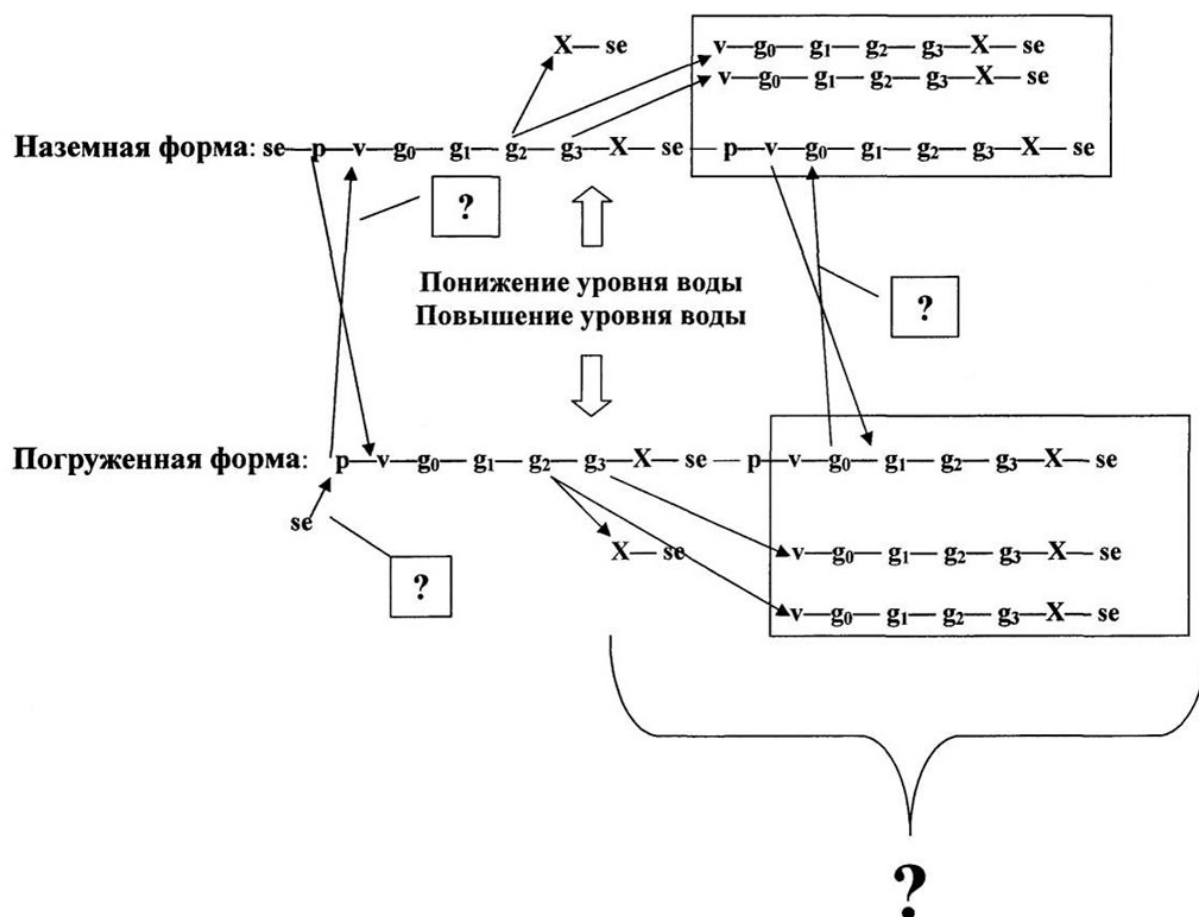


Рис. 2. Многообразие путей (поливариантность) онтогенеза наземной и погруженной формы частухи злаковой

se – семена, p – проростки, v – взрослые вегетативные растения, g₀ – скрытогенеративные растения, g₁ – молодые генеративные растения, g₂ – средневозрастные генеративные растения, g₃ – старые генеративные растения, X – отмирающие растения.

Линией показан переход в следующее возрастное состояние. Стрелками – возможные варианты онтогенеза и пути перехода при повышении уровня воды. В прямоугольниках – пути онтогенеза во 2-ой вегетационный сезон (без прямоугольника – в первый). Знаком вопроса обозначены не наблюдаемые, но вполне вероятные пути онтогенеза и наиболее возможные пути перехода.

Таким образом, для наземной и погруженной формы частухи злаковой колебание уровня воды является определяющим фактором, оказывающим существенное влияние на ход их онтогенеза. За счет комплекса адаптационных особенностей на разных этапах онтогенеза расширяются возможности растения для более полного освоения условий биотопа: достигается «... состояние динамического равновесия организма со средой, при котором он сохраняет свои свойства и способность к осуществлению жизненных функций на фоне меняющихся внешних условий» (Шилов, 1997: 14).

Литература

- Алябьева Е. А. Онтогенез и особенности организации ценопопуляций некоторых гигрофитов республики Марий Эл: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2001. 21 с.
- Богачев В. К. Хвощ приречный (*Equisetum fluviatilis* L.) на водохранилищах Верхней и Средней Волги: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ярославль, 1977. 24 с.
- Довбня И. В. Продукция высшей водной растительности Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев, 1981. 24 с.
- Жукова Л. А. Популяционная жизнь луговых растений. Йошкар-Ола, 1995. 224 с.
- Жукова Л. А. Популяционно – онтогенетическое направление в России // Бюлл. МОИП. 2001. Т. 106. Вып. 5. С. 18–26.
- Жукова Л. А., Шестакова Э. Введение // Онтогенетический атлас лекарственных растений. Йошкар-Ола, 1997. С. 3–27.
- Иванова Т. В. Изучение адаптивных механизмов самоподдержания в популяциях однолетников // Поливариантность развития организмов, популяций, сообществ. Йошкар-Ола, 2006. С. 112–117.
- Лисицина Л. И. Флора волжских водохранилищ // Флора и продуктивность пелагических и литоральных фитоценозов водоемов бассейна Волги. Л., 1990. С. 3–49.
- Лисицына Л. И., Папченков В. Г., Артеменко В. И. Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель цветковых растений. СПб., 1993. 219 с.
- Марков М. В., Ключникова Н. М. Размерная дифференциация и алометрия особей в популяциях однолетних растений, формирующих раннесукцессионные сообщества на прибрежных заиленных песчаных наносах // Жизнь популяций в гетерогенной среде (Часть I). Йошкар-Ола, 1998. С. 143–145.
- Папченков В. Г., Щербаков А. В., Лапиров А. Г. Основные гидрботанические понятия и сопутствующие им термины // Гидрботаника: методология, методы: Материалы школы по гидрботанике (п. Борок, 8–12 апреля 2003 г.). Рыбинск, 2003. С. 27–38.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. «Геоботаника». М., 1950. С. 7–204.
- Распопов И. М. Высшая водная растительность больших озер Северо-Запада СССР. Л., 1985. 200 с.
- Рыбинское водохранилище и его жизнь. Л., 1972. 363 с.
- Смирнова О. В., Заугольнова Л. Б., Торопова Н. А., Фаликов Л. Д. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф // Ценопопуляции растений. (Основные понятия и структура). М., 1976. С. 14–44.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7–35.
- Шилов И. А. Экология. М., 1997. 512 с.
- Экзерцев В. А. Зарастание водохранилищ Верхней Волги: Автореф. дисс. ...канд. биол. наук. М., 1967. 16 с.
- Экзерцева В. В. Большой манник (*Glyceria maxima* (Harm) Holmb.) на волжских водохранилищах (биологические, экологические и фитоценотические исследования): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1972. 24 с.
- Hroudova Z., Zakravyky P. Vliv vysky vodni na vyvoj semenacku *Alisma gramineum* // Zpravy Ces. Bot. Spolec. Pracha, 1998. Vol. 33. P. 219–226.
- Moravcova L., Zakravyky P., Hroudova Z. Germination and seedling establishment of *Alisma* species // Folia Geobotanica. 2001. Vol. 36. P. 131–146.

ИЗМЕНЕНИЕ РАЗМЕРОВ ЛИСТЬЕВ БЕРЕЗ *BETULA PENDULA* И *B. PUBESCENS* ВДОЛЬ ШИРОТНОГО ГРАДИЕНТА НА УРАЛЕ

Мигалина С. В., Иванова Л. А.

Екатеринбург, Ботанический сад Уральского отделения Российской академии наук

Изменение морфологии листьев растений, по мнению многих авторов, связано с изменением условий произрастания (Махнев, 1969; Givnish, 1978; Niinemets et al., 2007.). Многими авторами отмечено, что в засушливых условиях растения имеют более мелкие листья (Максимов, 1926; Лархер, 1978; Гамалей, Шийредамба, 1988; и др.). В то же время, у некоторых видов в условиях повышенной влажности площадь листа может уменьшаться (Иванова, Пьянков, 2002). Изменение условий освещения у одних видов вызывает увеличение размеров листьев (Лархер, 1978), у других уменьшение (Nobel, Walker, 1985), у некоторых видов не влияет на размеры листовой пластинки (Цельникер, 1978). На изменение размеров листьев воздействует также температурный режим. Как значительное увеличение температуры, так и ее снижение могут вызывать редук-

цию листовой пластинки (Назаров, 1978; Givnish, 1984). Таким образом, изменения размеров листа под влиянием факторов среды являются неоднозначными, и по нашему мнению, могут зависеть от свойств вида.

Betula pendula и *B. pubescens* относятся к основным лесообразующим видам и имеют широкое распространение на Урале от лесотундры до степи, где климатические условия существенно различаются. Несмотря на совместное произрастание на обширной территории, эти виды имеют разные экологические свойства. *B. pendula* занимает более сухие, хорошо дренированные участки, в то время как *B. pubescens* приурочена к местообитаниям с хорошей увлажненностью почвы. На севере распространение *B. pendula* ограничено подзоной северной тайги, в то время как *B. pubescens* продвигается до лесотундры. На юге в пределах степной зоны преобладает *B. pendula*, а *B. pubescens* произрастает в микропонижениях рельефа.

Целью работы было изучение изменчивости размеров листовой пластинки *B. pendula* Roth и *Betula pubescens* Ehrh. вдоль глобального широтного градиента на Урале. Исследования проводили в период 2003–2004 гг. в природных популяциях *B. pendula* и *B. pubescens*, представляющих широтный ряд протяженностью 1600 км от Приполярного до Южного Урала (табл. 1). Для исследований с 20–25 деревьев (возраст 40–50 лет) отбирали хорошо развитые, полностью сформированные листья с укороченных побегов нижней трети кроны в южной экспозиции. С помощью анализатора изображений Simagis Mesoplant (ООО «СИАМС», Екатеринбург, Россия) определяли длину листа и площадь листа.

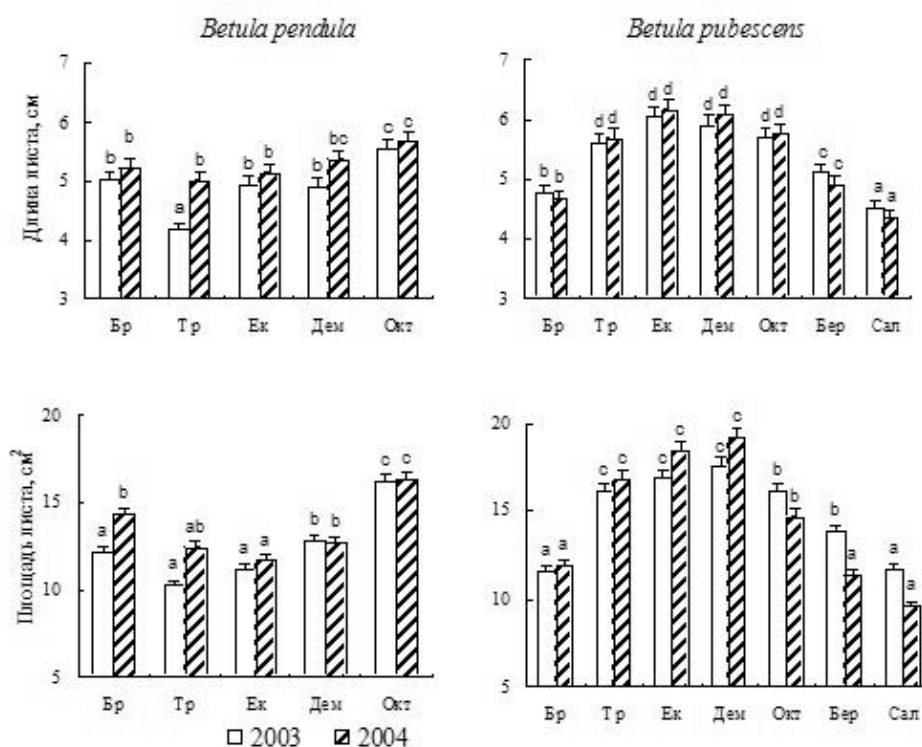
Анализ изменения климатических параметров вдоль широтной трансекты показал, что в направлении с севера на юг увеличивается среднегодовая температура, в то время как количество осадков максимально в средней части градиента (табл.). При этом северные районы, имеющие коэффициент увлажнения более 1, относятся к территориям с избыточным увлажнением, южные – с недостаточным увлажнением ($K < 1$) (Исаченко, 1990). К северу от Екатеринбурга на отрезке Октябрьское – Березово – Салехард основным лимитирующим фактором для роста растений являются низкие температуры. На южном отрезке широтного ряда от Екатеринбурга до п. Бреды, где при положительных среднегодовых температурах резко снижается количество осадков, основным лимитирующим фактором является дефицит влаги. Исследования размеров листьев показали, что участок широтного ряда Екатеринбург–Демьянка является переломным в направлениях изменений этих показателей у обоих видов.

Местоположение, климат и экологическая характеристика районов исследования
г – среднегодовое количество осадков, **Т** – среднегодовая температура воздуха,
К – коэффициент увлажнения.

Географический пункт	Ботанико-географическая зона	г, мм	Т, °С	К
п.Бреды (Бр)	степь	300	2,3	0,5
г.Троицк (Тр)	лесостепь	425	1,5	0,6
г.Екатеринбург (Ек)	южная тайга	530	0,9	0,9
п.Демьянка (Дем)	средняя тайга	490	0,2	1,1
п.Октябрьское (Окт)	средняя тайга	515	–2,8	1,6
п. Березово (Бер)	северная тайга	461	–3,9	1,7
г.Салехард (Сал)	лесотундра	427	–6,7	2,3

Изученные виды берез различались по направлениям изменения площади листьев вдоль широтной трансекты (рис.). У *B. pendula* в северных популяциях (Октябрьское) длина и площадь листа были больше, чем в средней части градиента, независимо от погодных условий сезона. У *B. pubescens*, напротив, на северном (Октябрьское – Салехард) и южном (Троицк–Бреды) участках широтного градиента размеры листа уменьшались. Между вегетационными сезонами 2003 и 2004 гг. не обнаружено достоверных отличий по площади листа, несмотря на то, что погодные условия в эти годы существенно различались по количеству осадков и температуре. Это означает, что размеры листьев берез в большей степени зависели от географического положения популяции, чем от погодных условий текущего сезона.

Результаты наших исследований показали тесную связь листовых параметров берез с климатическими условиями. У обоих видов площадь листа была тесно связана со среднегодовыми количеством осадков и температурой. На северном участке градиента (Екатеринбург – Березово – Салехард) у *B. pendula* обнаружена сильная отрицательная связь между площадью листа и среднегодовой температурой ($r = -0,87$), а у *B. pubescens* – положительная ($r = 0,94$). Напротив, на южном участке трансекты у обоих видов характер этой связи менялся на противоположный (коэффициенты корреляции $r = 0,55$ и $-0,90$ соответственно). У *B. pendula* размеры листа не зависели от среднегодового количества осадков. Для *B. pubescens* обнаружена сильная положительная связь между площадью листа и среднегодовым количеством осадков на всем протяжении широтной трансекты ($r = 0,83$ для южного и $r = 0,54$ для северного участков трансекты).



Изменение параметров листьев *B. pendula* (а, в) и *B. pubescens* (б, г) вдоль широтного градиента в разные вегетационные сезоны

По оси абсцисс – районы исследований (согласно табл.1)

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о разных закономерностях изменения размеров листьев у двух видов берез *B. pendula* и *B. pubescens* под воздействием климатических факторов, что связано с различными механизмами адаптации этих видов к условиям среды. Выявленные закономерности могут быть использованы для прогнозирования реакции данных видов на возможное изменение климата.

Литература

- Гамалей Ю. В., Шийредамба Ц. Структурные типы пустынных растений // Пустыни Заалтайской Гоби: характеристика растений-доминантов. 1988. С. 45–66.
- Иванова Л. А., Пьянков В. И. Влияние экологических факторов на структурные показатели мезофилла листа // Бот. журн. 2002. Т. 87. № 12. С. 17–28.
- Исаченко А. Г. Интенсивность функционирования и продуктивность геосистем. 1990. Сер. геогр. № 5. С. 5–17.
- Лархер В. Экология растений. М., 1978. 185 с.
- Максимов Н. А. Физиологические основы засухоустойчивости растений. Л., 1926. 434 с.
- Махнев А. К. О внутривидовой и географической изменчивости и морфогенезе листьев *Betula verrucosa* Ehrh. и *Betula pubescens* Ehrh. на Среднем Урале // Закономерности формообразования и дифференциации вида у древесных растений / Ред. П. Л. Гочаковский. Свердловск, 1969. С. 39–68.
- Назаров С. К. Структурно-функциональные особенности листа у трех экотипов *Rubus chamaemorus* L. // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. С. 108–112.
- Цельникер Ю. Л. Физиологические основы теневыносливости древесных растений. М., 1978. 215 с.
- Givnish T. J. Ecological aspects of plant morphology: leaf form in relation to environment // Acta Biotheoretica. 1978. Vol. 27. P. 83–142.
- Givnish T. J. Leaf and canopy adaptations in tropical forests // Physiological ecology of plants of the wet tropics. Eds. E. Medina, H. A. Mooney, C. Vasquez-Yanes. Mexico, 1984. P. 51–84.
- Niinemets U., Portsmouth A., Tobias M. Leaf shape and venation pattern alter the support investments within leaf lamina in temperate species: a neglected source of leaf physiological differentiation // Functional Ecology. 2007. Vol. 21. P. 28–40.
- Nobel P. S., Walker D. B. Structure of leaf photosynthetic tissues // Photosynthetic mechanisms and the environment. Ed. Barber J., Baker N. R. Elsevier Science Publishers, 1985. P. 501–536.

УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСНОВЫ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ УМЕРЕННЫХ ШИРОТ НА ДЕЙСТВИЕ ХОЛОДА КАК СТРЕССОРА И КАК ТРИГГЕРА ИХ РАЗВИТИЯ

Мирославов Е. А., Котеева Н. К., Бармичева Е. М., Ходорова Н. В.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Изучению структурно-функциональных адаптаций растений к зимним температурам уделяется много внимания, как в нашей стране, так и за рубежом (Niki, Sakai, 1981; Мирославов, Наумова, 1986; Pomeroy, Siminovich, 2002; и др.). Во всех этих работах холод рассматривается лишь как стрессор. Вместе с тем для нормального развития целого ряда видов умеренных широт нужен холод (Горышина, 1965; Скрипчинский и др., 1968). Таким образом, пониженные температуры являются и стрессором, и в то же время фактором, необходимым для прохождения полного цикла развития растений. Однако, в последнем случае мы практически ничего не знаем о структурной реакции растений на субклеточном уровне в ответ на пониженную температуру. Насколько нам известно, за рубежом в таком плане выполнена одна работа (Sagisaka, 1992). В нашей стране подобные исследования проводятся лишь в лаборатории анатомии БИН на самых различных объектах.

Исследовано субмикроскопическое строение клеток мезофилла хвои тиса – *Taxus cuspidata* у растений открытого и закрытого грунта. У растений, растущих в парке, с наступлением осени формируется целый ряд структур, способствующих повышению морозоустойчивости. Резко снижается парциальный объем центральной вакуоли, образуется высокоразвитый агранулярный эндоплазматический ретикулум везикулярного типа, увеличивается число митохондрий и т.д. Вместе с тем, формируются и структуры, не имеющие явно выраженного адаптивного значения. У пластид возникают перетяжки. Это признак деления хлоропластов. Их число увеличивается до января. В январе хлоропласты попарно сливаются, и их численность в клетке восстанавливается до летней. По всей вероятности, таким путем осуществляется смена популяции хлоропластов. В клетках растений закрытого грунта деления и слияния пластид не происходит. Их численность остается постоянной в течение года. Таким образом, смена популяции хлоропластов (процесс, необходимый для нормального биогенеза пластид) инициируется холодом.

Проведено сравнительное изучение структуры клеток эпителия щитка яровизированных и не яровизированных зерновок пшеницы (*Triticum aestivum*) в процессе их прорастания. В частности, показано, что у яровизированных зерновок клетки эпителия удлиняются значительно сильнее, чем у не яровизированных. Это, вероятно, способствует усилению транспорта веществ между клетками эпителия и эндосперма. Плазмалемма клеток «холодного» варианта образует многочисленные глубокие складки. У клеток не яровизированных зерновок складчатость плазмалеммы выражена гораздо слабее. Эти различия указывают на более высокую секреторную активность клеток «холодного» варианта. В клетках эпителия охлажденных зерновок встречаются пластиды, имеющие обкладки из гранулярного эндоплазматического ретикулума. Мембрана цистерны, обращенная к пластиде, лишена рибосом. Такие пластиды являются характерной чертой терпеноидогенных клеток (Васильев, 1977). К этой категории веществ относятся и гиббереллины. Не исключено, что описанные пластиды принимают участие в биосинтезе данного гормона. В клетках «теплого» варианта таких пластид не обнаружено. Таким образом, в процессе прорастания зерновки озимой пшеницы под влиянием холода формируется целый ряд признаков, необходимых для прохождения определенных этапов морфогенеза зародыша.

Проведено сравнительное изучение пыльцевых зерен *Scilla sibirica* L., растущей в парке и на холодное время года (с 1 ноября) перенесенной в оранжерею. В контроле формирование пыльцевых зерен у *S. sibirica* начинается с осени и заканчивается весной. У растений, перенесенных в оранжерею, в январе наблюдается их полная деструкция. Прежде всего, различия обнаруживаются в структуре ядра. После перенесения луковиц в оранжерею уже через десять дней около оболочки ядра генеративной клетки формируются скопления конденсированного хроматина. Этот признак является типичным для процессов апоптоза.

Существенные изменения происходят и в строении митохондрий. При взятии проб 11 ноября у некоторых митохондрий матрикс в значительной мере просветляется, и численность крист снижается, тогда как остальные органеллы имеют обычное строение. Позднее (15 декабря) все митохондрии имеют редуцированную систему крист и просветленный матрикс. При этом оболочки митохондрий имеют разрывы.

В настоящее время митохондрии рассматриваются как органеллы, играющие важную роль в программируемой клеточной смерти (Lam et al., 2001; Yao et al., 2004; Vianello et al., 2007). В частности показано, что в процессе апоптоза ряд растворимых белков может выходить из митохондрий в цитоплазму, в том числе и цитохром С, являющийся апоптогенным фактором (Самуилов и др., 2000). Это связано и с определенными деструктивными изменениями митохондрий. У *S. sibirica* они выявляются достаточно четко. Оболочки митохондрий часто бывают разорванными. Показательна в этой связи топография митохондрий. В вегетативной клетке *S. sibirica* полуразрушенные митохондрии буквально сплошным чехлом окружают ядро, плотно прилегают друг к другу и к ядру.

Существенные различия выявляются и в степени вакуолизации пыльцевых зерен. У растений, находящихся в парке, стадия вакуолизации пыльцевых зерен практически заканчивается в декабре. У особей, перенесенных в оранжерею, напротив, с декабря вакуолизация только усиливается. Происходит это следующим образом. В декабре в вегетативной клетке образуются автофаговые вакуоли. Сначала в них еще выявляются продукты лизиса цитоплазмы. Потом они исчезают. Вакуоль не имеет никаких включений и становится электронно-прозрачной. Автофаговые вакуоли образуются даже в ядре. В таких ядрах очень трудно выявить хроматин. Вместе с тем, ядро можно с полной уверенностью идентифицировать, ориентируясь как на оболочку, разделяющую генеративную и вегетативную клетки, так и по наличию липидных капель, находящихся в складках оболочки. У *S. sibirica* они плотно прилегают к оболочке, образуя сплошное кольцо. Как известно, автофаговые вакуоли содержат различные гидролитические ферменты. При определенных условиях они могут перемещаться в цитоплазму, вызывая ее разрушение (Hatsugai et al., 2004, 2006).

Происходит и деструкция пластид. Нередко выявляются картины, когда вакуоли как бы вдавливаются в амилопласт. Он теряет свою правильную форму. Число и размеры крахмальных зерен снижаются.

В январе ядро и все органеллы полностью разрушаются.

Итак, у эфемероидных растений, лишенных пониженных температур, выявляются четкие признаки апоптоза. Как известно, программируемая клеточная смерть призвана способствовать нормальному развитию биологических систем (Самуилов и др., 2000). Для *S. sibirica* нормой является прохождение определенных фаз развития в осеннее – зимнее время. Без пониженных температур этого времени *S. sibirica* не проходит полный цикл своего развития. Растение даже не зацветает. Столь сильное отклонение от обычного, скорее всего, и обуславливает программируемую клеточную смерть пыльцевых зерен.

Таким образом, впервые показано, что отсутствие холода может индуцировать апоптоз пыльцевых зерен у ранневесенних эфемероидов.

Работа выполнена при финансовой поддержки РФФИ – гранты 03-04-49494 и 06-04-49028.

Литература

- Горышина Т. К. Регулирование ритма сезонного развития ранневесенних дубравных эфемероидов в экспериментальных условиях // Физиол. раст. 1965. Т. 12. № 3–4. С. 549–550.
- Мирославов Е. А., Наумова Л. В. Сезонные изменения ультраструктуры филлодермы *Phelodendron amurense* (Rutaceae) // Бот журн. 1986. Т. 71. № 2. С. 200–206.
- Самуилов В. Д., Олескин А. В., Лагунова Е. М. Программируемая клеточная смерть // Биохимия. 2000. Т. 65. № 8. С. 1029–1046.
- Скрипчинский В. В., Скрипчинский Вл. В., Шевченко Г. Т. Роль температуры в годичном цикле развития весенних геофитов Северного Кавказа // Бот. журн. 1968. Т. 53. № 9. С. 1233–1245.
- Hatsugai N., Kuroyanagi M., Yamada K., Meshi T., Tsuda SH., Kondo M., Nishimura M., Hara-Nishimura I. A plant vacuolar protease, VPE, mediates virus-induced hypersensitive cell death // Science. 2004. Vol. 305 P. 855–858.
- Hatsugai N., Kuroyanagi M., Nishimura M., Hara-Nishimura I. A cellular suicide strategy of plants: vacuole-mediated cell death. Apoptosis. 2006. Vol. 11 P. 905–911.
- Lam E., Kato N., Lawton M. Programmed cell death, mitochondria and plant hypersensitive response // Nature. 2001. Vol. 411. P. 848–853.
- Niki T., Sakai A. Ultrastructural changes related to frost hardiness in the cortical parenchyma cell from mulberry twigs // Plant Cell Physiol. 1981. Vol. 22. P. 171–183.
- Pomeroy M.K., Siminovich D. Seasonal cytological changes in secondaryphloem parenchyma cells in *Robinia pseudoacacia* // Can. J. Bot. 1971. Vol. 49. P. 787–795.
- Sagisaka S. A cold environment is prerequisite for formation of «plastid initials» in winter buds of poplar // Plant Physiol. 1992. Vol. 99. P. 1657–1663.
- Yao N., Eisfelder B.J., Marvin J., Greenberg J.T. The mitochondrion – an organelle commonly involved in programmed cell death in *Arabidopsis thaliana* // Plant Journ. 2004. Vol. 40 P. 596–610.
- Vianello A., Zancani M., Peresson C., Petrusa E., Casolo V., Krajňáková J., Patui S., Braidot E., Macri F. Plant mitochondrial pathway leading to programmed cell death // Physiol. plantarum. 2007. Vol. 129 P. 242–252.

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ *FESTUCA PRATENSIS* HUDS.

Николаевская Т. С., Лебедева О. Н.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Биологическое разнообразие северных популяций многолетних злаков естественно формируется на генетически контролируемой основе и под действием факторов внешней среды, одним из которых является свет. Один из уровней защиты фотосинтетического аппарата от поглощения избыточной световой энергии

проявляется в морфологической структуре растений (Шульгин, 1973; Smith et al., 1998). Растения имеют характерный габитус растений, который зависит от направления роста побегов и размещения их в пространстве, и определенную ориентацию листьев. Эти структуры максимально адаптированы как для абсорбции световой энергии, так и защиты от избыточного ее поглощения (Terashima, 1986; Smith et al., 1997; Muraoka et al., 1998, Valladares, Pearcy, 1998).

Естественные популяции *Festuca pratensis* Huds. характеризуются разнообразием по форме куста (Синская, 1948) и широким спектром супрессированной хлорофиллдефектности (Land et al., 1971; Титов и др., 1978). Однако, недостаточно изученными оказались особенности взаимосвязи морфотипа растений (ориентация в пространстве побегов и листьев) с другими морфо-физиологическими признаками, а также их вклад в формирование стратегии фотозащиты произрастающих в высоких широтах растений с супрессированной хлорофиллдефектностью.

В работе использованы растения карельской популяции овсяницы луговой с естественно сложившимся генетическим грузом супрессированных хлорофильных мутаций. Проростки, выращенные при постоянном освещении и температуре 35°C, были представлены диким типом (*w-type*) и спектром хлорофиллдефектных фенотипов – светлозеленый (*viridis*), желтый (*xantha*) и белый (*albina*). Растения-ревертанты, восстановившие зеленую окраску при температуре 25°C, культивировались в полевых условиях в течение ряда лет. В каждой фенотипической группе растений, с той или иной присущей им ориентацией листа генеративного побега и формой куста, изучали морфологические признаки: размеры листа вегетативного и генеративного побегов – длина, ширина (см) и площадь (см²), массы семян на побег, на растение и 1000 штук (г), высоту (см) и количество генеративных побегов. Анализировали от 20 до 100 растений, находящихся в фазе цветения. Каждый признак оценивали по отклонению (плюс или минус) его величины от среднеарифметического значения. Отклонение, не превышающее абсолютное значение ошибки среднеарифметической (s_x), считалось минимальным (min).

Оценка габитуса растений овсяницы луговой с супрессированной хлорофиллдефектностью показала, что во всех фенотипических группах обнаружены особи с различной формой куста: компактной (побеги расположены плотно и направлены вверх), раскидистой (побеги расположены рыхло и почти лежат на поверхности почвы), и полукомпактной (промежуточный куст). В экспериментальной выборке растений доминировал полукомпактный куст. Частота его у отдельных фенотипических классов хлорофиллдефектных растений варьировала в очень узком диапазоне (0,49–0,53) и от *w-type* не отличалась. Частоты растений с компактной и раскидистой формой куста характеризовались меньшими значениями (в 2–2,5 раза) по сравнению с полукомпактным кустом. У *viridis*-ревертантов отмечено высокое значение частот растений с компактной формой куста по сравнению с *w-type* и остальными хлорофиллдефектными фенотипами (в 1,7 раза).

Отчетливо идентифицировались растения с «горизонтальной» (лист ориентирован по отношению к генеративному побегу перпендикулярно, угол между ним и побегом почти прямой), «повислой» (верхняя половина листа свисает вниз) и «вертикальной» (лист направлен вверх под острым углом к побегу) ориентацией листа генеративного побега в пространстве. Частота растений с повислым листом доминировала и возрастала в ряду фенотипов по мере усиления хлорофиллдефектности (от 0,42 у *viridis*- до 0,73 у *albina*-ревертантов). В отношении вертикального листа наблюдается обратная картина (от 0,35 у *viridis*- до 0,12 у *albina*-ревертантов). Для горизонтального листа проявлялся менее отчетливый эффект. Выяснено, что различные ориентации в пространстве генеративных побегов и их листьев образуют между собой ряд четко выраженных ассоциаций (табл. 1).

Таблица 1

Частота встречаемости растений с различными ассоциациями ориентации в пространстве побегов и листьев

Ориентация в пространстве		Фенотип растений			
побегов	листьев	<i>w-type</i>	<i>viridis</i>	<i>xantha</i>	<i>albina</i>
компактная	вертикальная	0,44	0,30	0,25	0,32
	повислая	0,35	0,51	0,61	0,59
	горизонтальная	0,21	0,19	0,14	0,09
полукомпактная	вертикальная	0,41	0,40	0,37	0,08
	повислая	0,38	0,37	0,48	0,72
	горизонтальная	0,22	0,23	0,15	0,20
раскидистая	вертикальная	0,50	0,30	0,15	0
	повислая	0,34	0,35	0,71	0,87
	горизонтальная	0,16	0,35	0,14	0,13

Так, у растений овсяницы луговой с супрессированной хлорофиллдефектностью, с одной стороны, увеличена частота растений с повислым листом при неизменном значении полукомпактной формы куста, а с

другой, снижена частоты с вертикальным листом и компактным кустом. Рассматривая эти результаты с позиции формирования хлорофиллдефектными растениями стратегии фотозащиты морфологического уровня, следует отметить, что она опирается на промежуточные значения признаков ориентации в пространстве побегов и листьев, но не на светоустойчивые, как могло ожидать. «Среднепопуляционный» фенотип (полукомпактный куст и повислый лист) обеспечивает, по нашему мнению, функциональную сбалансированность процессов поглощения фотонов и фотостойчивости растений. Хлорофиллдефектные фенотипы оказываются к этому балансу более чувствительными, чем *w-type*. Если, у растений *w-type* все формы ориентации в пространстве побегов чаще сочетались с вертикальными листьями, то у хлорофиллдефектных просматривается отчетливый рост частот с повислыми листьями и его связь со степенью хлорофильного дефекта.

Анализ морфологических признаков генеративного побега, размеров вегетативного и генеративного листьев и репродуктивной способности (жизнеспособности) показывает, что у всех хлорофиллдефектных фенотипов уровень их экспрессии, как правило, связан с вполне определенными типами ассоциаций ориентации в пространстве побегов и листьев (табл. 2).

Среди морфологических признаков, наиболее четко отражающих различия между растениями-ревертантами и диким типом, выделяются площадь листа генеративного побега, количество генеративных побегов на растение и масса семян на растение. Эти различия связаны с морфотипами растений и четко проявляются у растений с компактной и раскидистой формами куста и при вертикальной и горизонтальной ориентациях листа. Значения размеров листа вегетативного побега, показателей семенной продуктивности (масса 1000 семян и масса семян на побег) у всех хлорофиллдефектных фенотипов близки.

Таблица 2

Характеристика морфологических признаков растений овсяницы луговой с супрессированной хлорофиллдефектностью при различной форме куста и ориентации листа

Ориентация в пространстве		Морфологические признаки				
побегов	листьев	Площадь листа		Количество генеративных побегов	Длина соцветия	Масса семян на растение
		вегетативного побега	генеративного побега			
компактная	вертикальная	12,9 ± 1,0	11,5 ± 0,15	72,2 ± 6,9	23,5 ± 1,14	8,65 ± 1,7
	повислая	10,4 ± 0,1	11,6 ± 0,05	56,4 ± 5,8	22,2 ± 1,3	6,60 ± 1,3
	горизонтальная	—	—	—	—	—
полукомпактная	вертикальная	11,8 ± 0,1	10,1 ± 0,06	55,9 ± 11,4	22,9 ± 1,1	7,05 ± 1,4
	повислая	12,1 ± 0,1	15,5 ± 0,03	68,5 ± 7,2	23,3 ± 0,9	9,27 ± 1,8
	горизонтальная	12,0 ± 0,1	11,6 ± 0,03	73,7 ± 7,8	20,7 ± 1,2	8,20 ± 1,4
раскидистая	вертикальная	12,8 ± 0,1	12,3 ± 0,03	83,7 ± 12,7	23,0 ± 0,8	10,78 ± 2,0
	повислая	12,1 ± 0,1	11,4 ± 0,02	67,4 ± 9,4	21,1 ± 1,0	11,96 ± 2,4
	горизонтальная	11,6 ± 1,4	10,8 ± 0,87	12,9 ± 17,3	20,2 ± 0,62	12,78 ± 2,5

Особый интерес в сравнительном анализе представляют характеристики контрастных значений признаков: минимальных и максимальных. Так, признаки с максимальными размерами чаще всего встречаются у растений с повислой и вертикальной ориентацией листа при полукомпактном и раскидистом кусте. У растений с компактным кустом и вертикальным листом соотношение частот признаков с максимальными и минимальными величинами составляет 1:1, с повислым листом, ассоциированным с полукомпактным кустом — 2:1, а с горизонтальным листом и раскидистым кустом — 1:3. «Минимизацию» признаков у растений со светочувствительным морфологическим типом (ассоциация горизонтального листа с раскидистым кустом) можно рассматривать как адаптивный механизм фотозащиты, базирующийся на специфических корреляциях развития отдельных органов растительного организма (Серебряков, 1959). Для отдельных фенотипических групп растений выявляется своя специфика: у *w-type* и *viridis*- и *xantha*-ревертантов при сочетании вертикального листа с той или иной формой куста наблюдались максимальные размеры морфологических признаков, а при сочетании повислого листа в основном с раскидистой формой куста — минимальные. *Albina*-ревертанты обнаруживают противоположную картину: максимальные значения присущи растениям с повислым листом и раскидистым или полукомпактным кустом, минимальные — с вертикальным листом и компактным или полукомпактным кустом.

Показано, что с ориентацией листа коррелирует большее число морфологических признаков, а с ориентацией побегов — меньшее (в 1,5–2 раза). Однако соотношение общего числа значимых коэффициентов корреляций в этих группах для всех фенотипов оказалось специфичным: *w-type* и *xantha*-ревертанты составили одну группу (1:2,3 соответственно с ориентацией побегов и листьев), *viridis*-ревертанты (1:1,4) и *albina*-ревертанты (1:1,2) — другую. У *w-type* и *xantha*-ревертантов морфологические признаки оказались скоррелированными чаще с ориентацией листа, у *viridis*- и *albina* ревертантов как с ориентацией листа, так и побегов.

Анализ данных методом главных компонент выявил, что и количество, и величина обобщенной дисперсии морфологических признаков специфичны для различных форм куста и ориентации листа.

Таким образом, проведенное исследование показало, что морфологические признаки, характеризующие ориентацию в пространстве побегов и листьев, образуют между собой различные ассоциации. Архитектоника растений в целом определяется их генотипическими особенностями, в нашем случае – супрессированной хлорофиллдефектностью.

Выявлены характерные взаимосвязи ориентации в пространстве побегов и листьев с другими морфологическими показателями растений. Специфичность их выражается в корреляциях развития отдельных органов растительного организма и «минимизации» признаков у растений со светочувствительным морфологическим типом (ассоциация горизонтального листа с раскидистым кустом). Этот факт рассматривается нами как морфологический уровень, обеспечивающий защиту от избыточного поглощения фотонов.

Морфологические признаки (ориентация в пространстве побегов и листьев) функционально связаны между собой по принципу баланса абсорбции и сброса избыточно поглощенных фотонов, обеспечивая этим высокую экологическую устойчивость (фотоустойчивость) и жизнеспособность растений в целом.

Литература

- Серебряков И. Г. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования // Ученые записки МГПИ им. В.П. Потемкина / Вопросы биологии растений. М., 1959. Т. 100. С. 3–37.
- Синская Е. Н. Динамика вида. М.-Л., 1948. 525 с.
- Титов А. Ф., Олимпиаченко Г. С., Павлова Н. А. О возможной селективной ценности температурочувствительных хлорофильных мутаций у овсяницы луговой // Журн. общ. биол. 1978. Т. 39. № 4. С. 628–632.
- Шульгин И. А. Растение и солнце. Л., 1973. 251 с.
- Land J. B., Whittington W. L., Norton G. Environment dependent chlorosis in mutant of *Festuca pratensis* Huds. // Ann. Bot. 1971. Vol. 35. N 141. P. 605–613.
- Muraoka H., Takenaka A., Tang Y., Koizumi H., Washitani I. Flexible leaf orientations of *Arisema heterophyllum* maximize light capture in a forest understorey and excess irradiance at a deforested site // Ann. Bot. 1998. Vol. 82. N 43. P. 297–307.
- Smith W. K., Vogelmann T. N., Delucia E. N., Bell D. T., Shepherd K.A. Leaf form and photosynthesis // Bio Science. 1997. Vol. 47. P. 861–867.
- Smith W. K., Bell D. T., Shepherd K. A. Associations between leaf structure, orientation and sunlight exposure in five Western Australian communities // Am. J. Botany. 1998. Vol. 85. N 1. P. 56–63.
- Terashima I. Dorsiventrality in photosynthetic light response curves of a leaf // J. Exp. Bot. 1986. Vol. 37. P. 399–405.
- Valladares F., Pearcy R. W. The functional ecology of shoot architecture in sun and shade plants of *Heteromeles arbutifolia* M. Roem., a Californian chaparral shrub // Oecologia. 1998. Vol. 114. P. 1–10.

ПУТИ СТРУКТУРНОЙ АДАПТАЦИИ ПОЛЫНЕЙ К УСЛОВИЯМ КАЛМЫКИИ

Очирова К. С.¹, Паутов А. А.¹, Чавчавадзе Е. С.², Сизоненко О. Ю.²

¹ Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный университет

² Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Калмыкия является самым засушливым регионом на юго-востоке европейской части России. Годовое количество осадков колеблется от 180 до 330 мм. Относительная влажность воздуха зимой составляет 60–70%, летом – до 30–40%. Среднегодовая температура воздуха равна здесь 10⁰С, продолжительность безморозного периода 170–180 дням в году. Основной особенностью климата является его резкая континентальность: жаркое лето с частыми засухами и постоянными суховеями, сухая продолжительная осень, холодная малоснежная зима с нередкими оттепелями и короткая интенсивно протекающая весна. Каспийское море практически не смягчает климатических условий, так как территория республики находится под влиянием азиатского антициклона, что и обуславливает континентальность климата. В регионе господствуют сухие степи, полупустыни и пустыни. В целом для него характерна однородность климатических условий. Ей способствует более или менее одинаковая равнинная поверхность, свободное перемещение воздушных масс. В тоже время территория очень гетерогенна по характеру почв и микроклиматическим параметрам среды (Агроклиматический справочник РК, 1974; Ташнинова, 2000).

Во флоре Калмыкии насчитывается 910 видов из 384 родов и 84 семейств. Преобладает по числу видов (125) и родов (48) семейство *Asteraceae* (Бакташева, 1994). Наибольшее видовое разнообразие демонстрирует род *Artemisia* L. (20 видов). Ряд полыней вызывает значительный практический интерес в качестве пастбищных растений (лячко, 1983; Джапова и др., 1991). Выделяют белополынные (*Artemisia lerchiana* Web. ex Stechm.), чернополынные (*A. pauciflora* Web.) и полыньковые (*A. austriaca* Jacq.) сенокосы и пастбища, которые встречаются повсеместно (Трофимов, 1987; Джапова, 1993).

С целью выявления специфических черт структурной адаптации полыней к различным условиям среды на территории Калмыкии проведено сопоставление листа и древесины стебля у 14 произрастающих здесь видов, представляющих 3 подрода (подрод *Artemisia*: *A. abrotanum* L., *A. pontica* L., *A. absinthium* L., *A. austriaca*; подрод *Dracunculus* (Bess.) Peterm.: *A. dracunculus* L., *A. salsoloides* Willd., *A. marschalliana* Spreng., *A. arenaria* DC., *A. scoparia* Waldst et Kit.; подрод *Seriphidium* (Bess.) Peterm.: *A. santonica* L., *A. lerchiana*, *A. pauciflora*, *A. taurica* Willd., *A. nitrosa* Web.). При их описании использованы, соответственно, 19 и 23 признака, характеризующих структурные элементы тканей, их удельный вес в сложных тканях, соотносительное развитие самих тканей в пластинке и черешке. Анатомические исследования осуществлялись традиционными методами световой микроскопии. Для систематизации исходного материала применен компонентный анализ (Кендалл, Стьюарт, 1976).

Вторичная ксилема стебля у изученных полыней рассеяннососудистая. Она состоит из члеников сосудов, волокнистых трахеид, клеток лучевой и тяжелой паренхимы. На поперечных срезах древесины сосуды располагаются одиночно, группами и радиальными или косотангентальными цепочками. Членики сосудов от цилиндрических до волоковидных. Перфорационные пластинки простые, округлой или овальной формы, находятся на скошенных в радиальной плоскости поперечных, реже боковых стенках. Клювики встречаются редко и только с одной стороны членика сосуда. Межсосудистая поровость точечная, очередная, сближенная. Механическая ткань представлена волокнистыми трахеидами. Поры на стенках трахеид немногочисленные, мелкие, округлые, расположены свободно, очередно и постенно, на концах трахеид – сближенно диффузно. Аксиальная паренхима скудная – апотрахеальная диффузная. Лучи на поперечном срезе обычно одно- двухрядные, реже многорядные. Они смешанно-гетерогенные, гомогенно-палисадные. Сосудисто-лучевая поровость точечная свободная, сближенная диффузная. Поры мелкие, округлые.

Листья изученных видов очень мелкие (наофиллы, площадь пластинки 0,7–2 см²). Исключение – *A. absinthium*, имеющая мелкий лист (микрофилл), площадью > 4 см². Они перисторассеченные (у *A. dracunculus* – цельные). Мезофилл многослойный (7–9 слоёв), изопалисадного типа. Его центральную часть занимают округлые клетки водозапасающей ткани. Листья амфистоматические.

Отмечая однотипность тканевой организации листа и древесины изученных полыней, следует подчеркнуть высокий уровень изменчивости описывающих их признаков. В случае листа 76% рассмотренных признаков демонстрируют повышенный, высокий или очень высокий ($cv \geq 21\%$ по классификации С.А. Мамаева, 1972) уровни изменчивости, в случае древесины стебля – 60%. Такая ситуация отражает многообразие путей структурной адаптации видов рода *Artemisia* к специфическим условиям среды.

Использование компонентного анализа выявило комплексы признаков, которые в наибольшей степени отражают структурное разнообразие древесины и листа у полыней на территории Калмыкии. В случае древесины в состав такого комплекса входит удельный вес в ней члеников сосудов, волокнистых трахеид и клеток лучей; соотношение числа одиночных и собранных в группы сосудов, их тангентальный диаметр; соотношение числа однорядных и многорядных, а также одиночных и слившихся лучей, плотность их размещения в ткани; толщина стенок и утолщенность трахеид (отношение диаметра трахеиды к толщине её стенки).

Учитывая знак связи каждого из перечисленных признаков, можно отметить, что низкий удельный вес в древесине члеников сосудов и лучей сочетается с высоким весом волокнистых трахеид. Сосуды в такой древесине узкие, сгруппированные. Лучи расположены разреженно, доля среди них многорядных и слившихся лучей снижена. Волокнистые трахеиды толстостенные, сильно утолщенные. Ряд приведенных выше признаков используется для оценки экологической специализации ткани. Считается, например, что объединение сосудов в группы адаптивно в условиях засушливого климата. Оно приводит к увеличению числа контактов между сосудами, что обеспечивает лучшую защиту от блокирования транспорта по водопроводящей системе при закупоривании отдельных члеников пузырьками газа. В случаях меньшего диаметра увеличивается сила сцепления воды со стенками, снижается возможность разрыва водяных нитей (Zimmerman, 1983; Carlquist, 1984). Ксероморфность древесины в наибольшей степени выражена у представителей подрода *Seriphidium*, прежде всего, у *A. pauciflora*, *A. lerchiana*, *A. nitrosa*, *A. santonica*.

Иное строение демонстрирует древесина с высоким удельным весом сосудов и лучей, низким – волокнистых трахеид. Сосуды в ней более широкопросветные, разреженно расположенные. На единице тангентального среза ткани насчитывается большое число радиальных лучей. Они преимущественно многорядные, слившиеся друг с другом. Волокнистые трахеиды тонкостенные, слабо утолщенные. Древесина, обладающая мезоморфными чертами (сильная паренхиматизация, широкопросветные, разреженно расположенные сосуды, мало специальные волокнистые трахеиды) свойственна видам подрода *Artemisia*.

Вторичная ксилема представителей подрода *Dracunculus* занимает по рассматриваемому комплексу признаков промежуточное между *Seriphidium* и *Artemisia* положение. При этом мезоморфные черты в строении данной ткани сильнее выражены у *A. marschalliana*, ксероморфные – у *A. arenaria*.

Плеяда признаков, описывающая отличия листьев различных групп полыней, включает в свой состав параметры эпидермы пластинки (размер клеток, толщина их наружных стенок, степень опушения, плотность размещения устьиц в нижней эпидерме), мезофилла (толщина пластинки, удельный вес в ней хлоропластов и водозапасающей ткани), черешка (площадь ксилемы на его поперечном срезе, величина просветов сосудов, удельный вес в нём склеренхимы) и относительную проводящую поверхность (отношение площади пластинки к площади ксилемы на поперечном срезе черешка).

Тонкая пластинка с высоким удельным весом в мезофилле столбчатой ткани сочетается с мелкоклеточными, сильно опушёнными покровными тканями, имеющими тонкие наружные стенки клеток и увеличенное число устьиц на единице поверхности нижней эпидермы; сильно склерофицированным черешком, значительный объём в котором занимает ксилема, имеющая узкие просветы сосудов; сниженным отношением транспирационной поверхности к проводящей. Описанное сочетание признаков позволяет охарактеризовать данный тип листа как пикноморфный. В наибольшей степени оно выражено в подроде *Seriphidium* и у *A. absinthium*.

Толстая пластинка с высоким удельным весом в мезофилле водозапасающей ткани скоррелирована с крупноклеточными мало опушёнными покровными тканями, обладающими толстыми сильно кутинизированными наружными стенками клеток и разреженно расположенными в нижней эпидерме устьицами; слабо склерофицированным черешком, с незначительным объёмом в нём ксилемы, имеющей крупнопросветные сосуды; повышенным отношением транспирационной поверхности к проводящей. Черты суккулентности в строении листа преобладают у представителей подрода *Dracunculus*.

Листья большинства видов подрода *Artemisia*, а также *A. taurica* и *A. dracunculus* занимают по признакам типификации промежуточное положение между суккулентным и пикноморфным его типами, т.е. имеют наиболее мезоморфное в роде строение.

Итак, у значительной части видов подрода *Seriphidium* выражены ксероморфные черты строения древесины и пикноморфные – листа. Им свойственна надёжная водопроводящая система, высокий уровень водообеспеченности пластинки, наличие густого опушения, препятствующего нерегулируемым потерям воды и способствующего снижению температуры листа за счёт отражения части солнечных лучей и теплоотдачи. Они произрастают в наиболее суровых условиях, в частности, на тяжелосуглинистых солончаках. Кроме высоких температур, атмосферной и почвенной засухи, заметную роль в их местообитаниях играет сильное засоление почвы. Большинство представителей подрода *Dracunculus* отличает сочетание признаков, свидетельствующих об определённой суккулентности их листьев. Адаптивная стратегия группы нацелена на развитие структур, обеспечивающих резервирование воды. В наибольшей степени она выражена у видов, тяготеющих к песчаным почвам или, в случае *A. salsoloides*, к обнажениям известняков. Мезоморфные черты строения листа и древесины присущи значительной части видов подрода *Artemisia*, растущих на лугово-каштановых и светло-каштановых почвах.

Полученные данные свидетельствуют о наличии нескольких направлений структурной специализации листа и древесины стебля полыней, сопряженных с почвенными условиями, в которых произрастают те или иные виды рода. Они отражают дифференциацию р. *Artemisia* на подроды, но не строго специфичны для последних. В каждом из подродов встречаются виды, уклоняющиеся от наиболее характерных направлений специализации.

Авторы признательны А.А. Коробкову, любезно предоставившему образцы древесины для исследования и консультации.

Литература

- Агроклиматический справочник Калмыцкой АССР. Л., 1974. 170 с.
- Бакташева Н. М. Конспект флоры Калмыкии. Элиста, 1994. 81 с.
- Джапова Р. Р. Методические указания по классификации пастбищ равнинной территории Европейской части СССР. М., 1993. 32 с.
- Джапова Р. Р., Санкуева З.М., Трофимов И.А. Сезонная и погодная динамика видового состава, урожайности и запасов корма белополынных пастбищ Северо-Западного Прикаспия (Калмыцкая АССР) //Растит. ресурсы. 1991. Т.27. Вып. 4. С. 1–10.
- Кендалл М. Дж., Стьюарт А. Многомерный статистический анализ и временные ряды. М., 1976. 736 с.
- Лачко О. А. Эколого-биологические особенности и хозяйственная ценность полыни белой в условиях Северо-Западного Прикаспия //Экология растительности степной зоны. Элиста, 1983. С. 48–55.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972. 284 с.
- Ташинова Л. Н. Красная книга почв и экосистем Калмыкии. Элиста, 2000. 216 с.
- Трофимов И. А. Районирование природных кормовых угодий Калмыцкой АССР // Исследование природных ресурсов Калмыцкой АССР с использованием материалов космической фотографии. М., 1987. С. 139–156.
- Carlquist S. Vessel grouping in dicotyledon wood: significance and relationship to imperforate tracheary elements // Aliso. 1984. Vol. 10. N 4. P. 505–525.
- Zimmermann M. H. Xylem structure and ascent of sap. Berlin, 1983. 143 p.

ВНУТРИПОБЕГОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ АУКСИБЛАСТОВ
BETULA PENDULA ROTH.

Рожнова Е. К., Ковригина Л. Н.

Кемерово, Кемеровский государственный университет

Различия между междоузлиями побега выражаются в изменении размеров, анатомического строения и ростовых характеристик (Кренке, 1940), но степень ярусной изменчивости у видов растений различна (Васильев, Паутов, 1981; Кашкарева, 1885; Борисовская, Павловская, 1987; Боровко, 2005). У березы повислой данные закономерности изучены слабо.

Целью данной работы является изучение изменчивости комплекса признаков строения междоузлий долихобластов *Betula pendula* Roth.

Исследования проводили в 2003–2005 гг. Материал собирали в Центральном районе города Кемерово. Для изучения использовали годовичные вегетативные удлинённые побеги, у которых изучали рост, а затем строение сформированных междоузлий в конце вегетации.

При статистической обработке данных использовали пакет прикладных программ Statistica 6.0 (модули факторного и дисперсионного анализа). Факторный анализ проводили по методу главных компонент с целью замены групп скоррелированных признаков на интегрированные показатели. В дисперсионном анализе использовали оценку «внутриклассового коэффициента корреляции» по Фишеру (= «доля влияния»). Рост междоузлий в соответствии с рекомендациями В.М.Шмидта (1984) описывали с помощью таких показателей как продолжительность и скорость роста, сроки наступления критических возрастов, размеры в критических точках (9 признаков). Строение междоузлий изучали на поперечных срезах, определяли число слоёв, размеры и площади тканей, а также соотношение тканей в стебле (42 признака).

Анализ факторной структуры признаков метамеров дал возможность удовлетворительно интерпретировать четыре фактора, суммарная дисперсия которых составляет 69%.

На долю первого фактора (PC1) приходится 40% от общей дисперсии. В состав этой плеяды входят показатели линейных размеров и площади основных тканей, а также характеристики роста междоузлий (кроме продолжительности фазы максимальной скорости роста). Мы определили первый фактор как «фактор роста и размеров междоузлий». Междоузлия, окончившие рост в продольном направлении ранее других, имеют минимальную длину и максимальный диаметр. У них больше площади тканей (кроме механических) и их радиусы.

Со вторым фактором (PC2), суммарная дисперсия которого равна 12%, связаны признаки строения коры (число слоёв коровой паренхимы и колленхимы, толщина и площадь колленхимы, доля первичной коры в стебле, доля колленхимы во вторичной коре. Мы интерпретировали этот фактор как «фактор развития первичной коры и колленхимы в ней». При увеличении значений фактора повышается доля первичной коры в междоузлии, толщина и число слоёв колленхимы, но снижается доля колленхимы во вторичной коре.

Третий фактор (PC3; 11% дисперсии) мы охарактеризовали как «фактор степени развития сердцевин, проводящих и механических тканей». С увеличением доли проводящих, механических тканей и диаметра сосудов ксилемы уменьшается доля сердцевин и колленхимы в первичной коре, а также число слоёв коровой паренхимы.

Четвёртый фактор (PC4; 6% дисперсии) определен нами как «фактор степени развития паренхимных тканей и вторичной коры». У междоузлий с высоким коэффициентом паренхиматизации больше доля вторичной коры и короче продолжительность линейного роста.

Число слоёв феллогена и феллодермы изменяются независимо друг от друга и от остальных изученных признаков.

При изучении изменения значений факторов по побегу выявлены различия метамеров по всем факторам (рис.1).

Изменения первого фактора характеризуются постепенным снижением от максимального значения у первого междоузлия и постепенным монотонным снижением у следующих метамеров («одновершинная кривая»), т.е. от основания побега к апексу увеличивается длина междоузлий, уменьшается их диаметр, толщина и площади тканей (за исключением колленхимы и склеренхимы). Верхние междоузлия позже заканчивают рост, причем скорость роста у них выше, чем у нижележащих.

Значения второго фактора у последовательных метамеров изменяются незначительно: слабо выражены максимумы у первых двух и последнего метамеров («двухвершинная кривая»). У этих метамеров больше доля первичной коры, сильнее развита колленхима (но доля её во вторичной коре меньше).

Значения третьего фактора увеличиваются от основания побега к третьему-четвертому метамеру, а затем снова убывают. Соответственно в центральной части побега максимальна доля механических и проводящих тканей, толще перидерма, меньше слоев коровой паренхимы и доля сердцевин.

В противоположность предыдущему значения четвертого фактора в центральной части побега снижаются; т.е. в этой зоне понижен коэффициент паренхиматизации, увеличена доля вторичной коры и продолжительность фазы максимальной скорости роста.

По годам исследования погодные условия изменялись следующим образом: в 2003 году засушливым был июль, в 2004 – май, в 2005 – май и июнь. В июне 2003 и 2004 гг. количество осадков было выше средне-многолетних показателей; именно в этот период происходит интенсивное удлинение междоузлий (кроме первых двух).

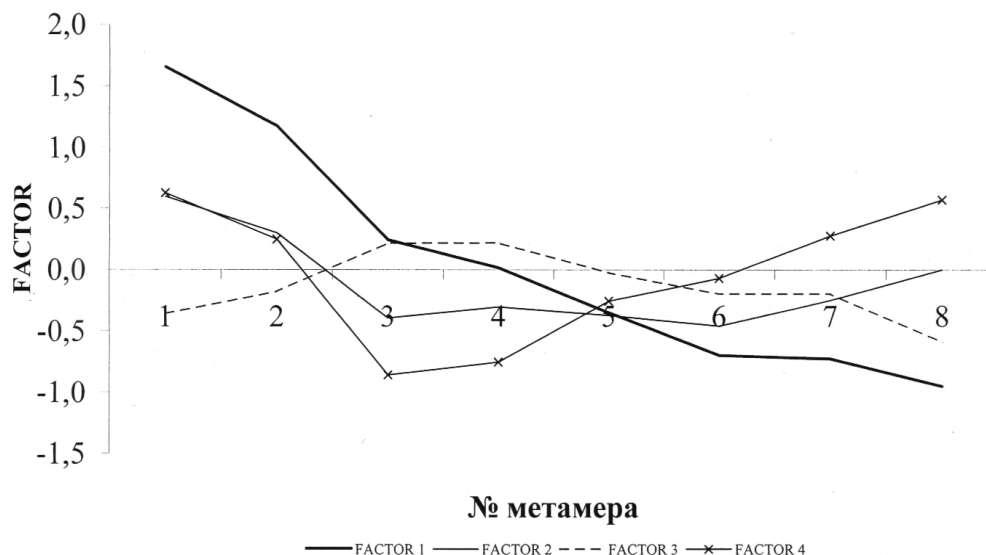


Рис. 1. Характер изменения значений факторов на побеге

В целом характер изменения значений факторов по побегу сохранялся в течение трех лет наблюдения (рис.2). Значения первого фактора для всех метамеров побега были максимальными в 2005 году. Комплекс погодных условий в 2003–2004 гг. оказался благоприятным для развития первичной коры и колленхимы в ней (второй фактор), особенно в 2003 году, а развитие тканей сердцевины (проводящих и механических тканей; третий фактор) – в 2004 году. Степень различий по значениям четвертого фактора довольно сильно варьирует между годами в разных частях побега (наиболее выражена у первых метамеров).

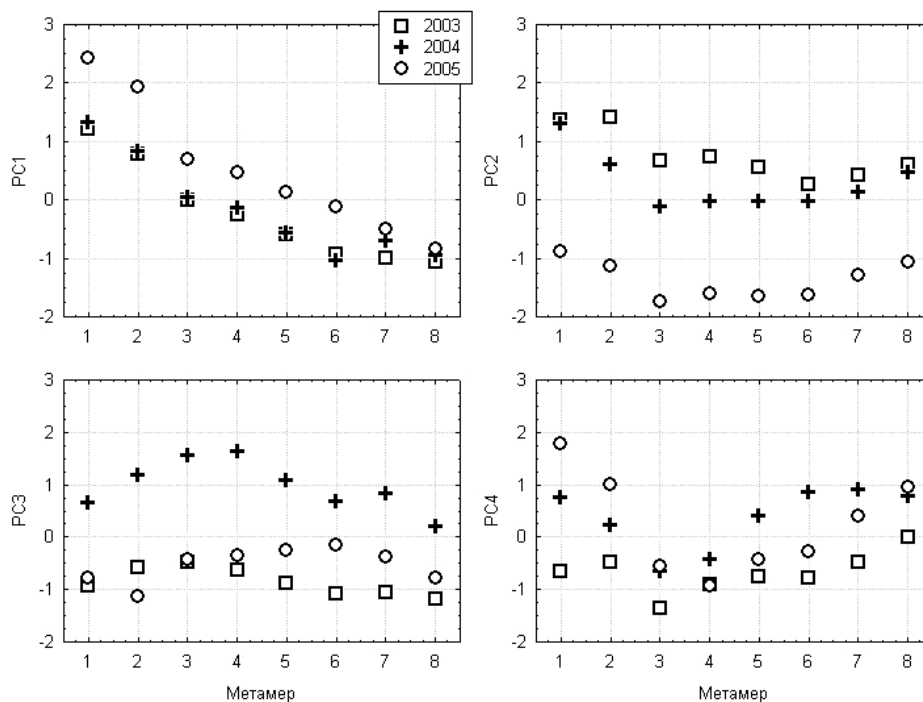


Рис. 2. Особенности изменения метамеров по годам (значения факторов).

Применение двухфакторного дисперсионного анализа для оценки различий между метамерами побега и влияния на их характеристики погодных условий года исследования показало статистическую значимость всех эффектов (при $P_0 < 0.001$). Следует отметить, что наиболее сильно различия последовательных метамеров были выражены по значениям PC1 (82% влияния). Влияние погодных условий (годы исследования) более всего сказалось на изменчивости значений PC2-PC3 (83 и 81%). Наконец, на значения PC4 влияют оба фактора (различия последовательных метамеров побега и влияние погодных условий; 40 и 31%), а также их взаимодействие (18%). Следует также отметить, что именно по значениям PC4 сильнее проявляется и изменчивость между исследованными побегами (= случайная) – 18% (по остальным факторам она колеблется от 2 до 4%).

Таким образом, оценка комплекса признаков строения междоузлий побега березы бородавчатой позволила объединить их в четыре факторные плеяды и оценить закономерности изменения этих интегральных характеристик как в пределах побега, так и влияние на эти различия погодных условий.

С первым фактором коррелирует максимальное количество признаков анатомического строения и параметров роста очередных метамеров. Максимальные различия между метамерами побега отмечены по первому фактору. Под влиянием погодных условий сильнее всего изменяются значения второго-третьего факторов.

Литература

- Борисовская Г. М., Павловская Е. М. Изменчивость листьев по побегу у 9 видов рода *Ranunculus* L. Ленинградской области // Вестн. Ленингр. ун-та. 1987. Сер.3. Биол. Вып.4. № 24. С. 19–24.
- Боровко Н. Г. Строение, рост и развитие очередных метамеров удлиненного годичного побега рябины сибирской: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Кемерово, 2005. 18 с.
- Васильев Б. Р., Паутов А. А. О строении годичного побега *Populus alba* L. (Salicaceae) // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер.3, Биол. 1981. № 3. С. 38–43.
- Кашикарёва Л. Н. Развитие и строение вегетативного годичного побега у *Acer platanoides* L., *A. tataricum* L., *A. negundo* L.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1985. 17 с.
- Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений в онтогенезе. М., 1940. 136 с.
- Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л., 1984. 288 с.

ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ НА СТРОЕНИЕ ОЧЕРЕДНЫХ МЕТАМЕРОВ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ *SORBUS SIBIRICA* HEDL.

Романова Н. Г., Ковригина Л. Н.

Кемерово, Кемеровский государственный университет

Метамеры годичных побегов характеризуются разнокачественностью, которая выражается в различиях по размерам, внутреннему строению, скорости, сроках и продолжительности роста, особенностям формирования. В этом находят отражение влияние внутренних и внешних факторов (Заленский, 1904; Кренке, 1940; Сабинин, 1963; Куперман, 1968; Кондратьева-Мельвиль, 1980; Ростова, 2000). Особенности роста, формирования и строения очередных метамеров годичных вегетативных побегов изучались у ряда видов древесных двудольных растений (Васильев, Гольцова, 1979, 1980; Васильев, Паутов, 1981; Паутов, Васильев, 1982; Кашкарева, 1985; Паутов, 1987, 1995; Еремин, Рой, 2000). Однако влияние условий среды на строение различных метамеров побега изучены слабо.

Цель данной работы – выявить особенности влияния погодных условий на различные метамеры вегетативных побегов древесных растений.

Объект исследования – *Sorbus sibirica* Hedl. У одновозрастных молодых генеративных растений изучали сформированные вегетативные удлиненные годичные побеги с 7 метамерами. Материал собирали в г. Кемерово в 2002 – 2003 гг. В 2003 г. во время формирования побегов (май – середина июля) отмечали более теплую, чем в 2002 г. погоду с выраженным дефицитом осадков.

У каждого метамера описывали 86 признаков: 46 признаков строения междоузлия, 15 – пластинки и 31 – черешка листа. Для характеристики междоузлия и черешка определяли их размеры (длину, диаметр и площадь поперечного сечения), развитие (число слоев, толщину и площадь) покровных, механических, паренхимных и проводящих тканей, а также степень их развития, то есть долю в площади поперечного сечения. При описании строения листовой пластинки учитывали ее размер, число слоев столбчатого и губчатого мезофилла, плотность жилкования, вытянутость верхней палисадной клетки, степень палисадности, число устьиц, клеток верхней и нижней эпидермы на единицу площади, устьичный индекс.

При обработке результатов данные за 2002 и 2003 гг. объединяли в общую базу данных и проводили факторный анализ по методу главных компонент, причем признаки черешка, пластинки листа и междоузлия анализировали отдельно. Для оценки влияния на строение метамера погодных условий и его положения на побеге использовали дисперсионный двухфакторный анализ.

Анализ факторной структуры признаков междоузлия побегов *S. sibirica* позволил удовлетворительно интерпретировать 2 фактора, суммарная дисперсия (FD) которых составляет 54,0%.

Значительная часть признаков, характеризующих развитие тканей междоузлия, положительно коррелирует с первым фактором (F1м): диаметр и площадь междоузлия, радиусы, число слоев и площади пробки, колленхимы, паренхимы первичной коры и сердцевины, проводящих тканей, склеренхимы. Длина междоузлия, доля склеренхимы в нем и колленхимы в коре отрицательно связаны с данным фактором, который интерпретирован как «фактор размера тканей междоузлия» (= фактор разрастания).

Со вторым фактором (F2м – «фактор степени паренхиматизации и васкуляризации междоузлия»), суммарная дисперсия которого равна 15,6%, отрицательно коррелирует доля коры, сердцевины и паренхимы в целом в междоузлии. Доля проводящих тканей и силемы в междоузлии связаны с F2м положительной зависимостью.

Анализ факторной структуры признаков черешка листа *S. sibirica* показал, что на долю первого фактора (F1ч) приходится 44,9%, а на долю второго (F2ч) – 12,7% от общей дисперсии.

С первым фактором F1ч («фактор размера черешка») высокая положительная корреляция отмечена у таких признаков как число слоев и площади тканей черешка, число проводящих пучков, размер отдельного пучка и число сосудов в нем, диаметр и площадь черешка. Доля коры и колленхимы в ней отрицательно коррелируют с этим фактором.

Со вторым фактором (F2ч) отрицательно связаны относительный объем проводящих тканей черешка и силемы в отдельном пучке, а положительно – доля склеренхимы в пучке. Это фактор «степени развития проводящих тканей и склеренхимы в черешке».

В факторной структуре признаков листовой пластинки *S. sibirica* было выделено три фактора с суммарной дисперсией 61,5%.

С первым фактором (F1пл, FD = 26,7%) положительно связаны толщина пластинки, палисадной и губчатой ткани, а отрицательно – плотность жилкования. Данный фактор интерпретировали как «толщина листовой пластинки».

Со вторым фактором (F2пл – «степень палисадности пластинки листа», FD = 21,4%) положительно коррелируют число слоев мезофилла, отрицательно – коэффициент палисадности и степень вытянутости палисадной клетки.

Третья факторная плеяда (F3пл – «размер листа и клеток эпидермы», FD = 13,4%) включает признаки, характеризующие размеры клеток эпидермы и длину листа. Причем число клеток верхней и нижней эпидермы на 1 мм² и длина листа связаны с F3пл отрицательно, а устьичный индекс – положительно.

Значения факторов изменяются на побеге *S. sibirica*. Так, у верхних (4–го) метамеров увеличивается длина междоузлия и доля механических тканей на поперечном срезе, а площадь стебля в целом и отдельных тканей в нем уменьшается (рис. 1а). Некоторое увеличение значений второго фактора отмечены у 4–5-го междоузлий, то есть у них несколько повышена доля проводящих тканей на фоне снижения содержания паренхимы (рис. 1б).

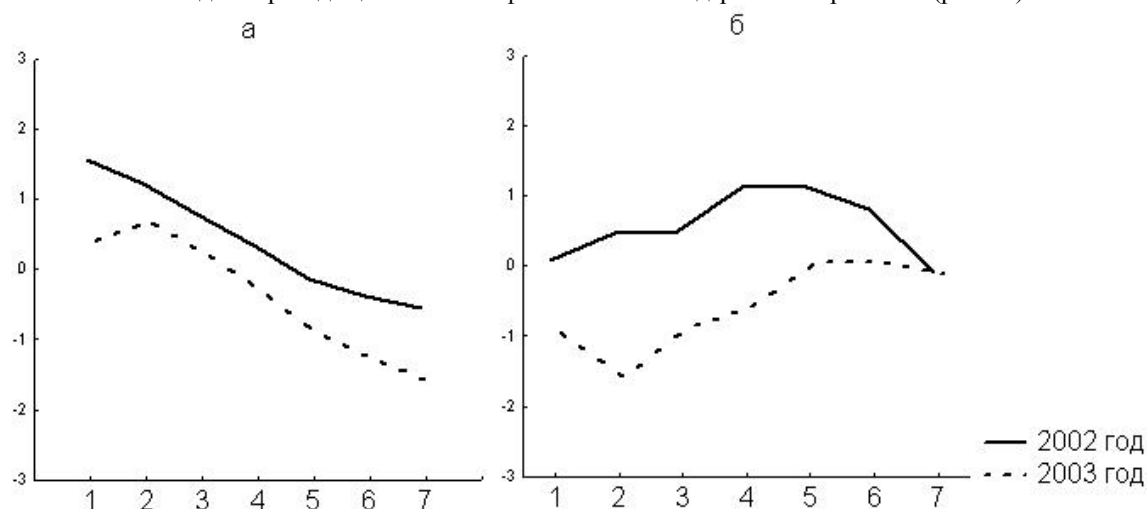


Рис. 1. Изменение значений факторов F1м (а) и F2м (б) в зависимости от положения междоузлия на сформированном годичном побеге *Sorbus sibirica*, 2002, 2003 гг.

Обозначения: по оси абсцисс – номера метамеров, по оси ординат – значения факторов.

Варьирование метеоусловий привело к изменению комплексов признаков у 1, 2 и 4-го междоузлий. В 2003 г. уменьшались размеры (F1м) первого междоузлия одновременно с увеличением доли механических тканей в нем, так как для него отмечено достоверное уменьшение значения первого фактора. Значение второго фактора (F2м) в 2003 г. у 2-го и 4-го метамеров было меньше, чем в 2002 г., то есть у этих междоузлий повышалась степень паренхиматизации и снижалась доля проводящих тканей.

Размеры черешка (F1ч) уменьшаются, а доля коры и колленхимы в нем увеличивается от основания к верхушке побега: последние (5 – 7-ой) метамеры достоверно отличаются от первых по данному комплексу признаков. По степени развития склеренхимы и проводящих тканей в черешке различий между метамерами побега не выявлено (рис.2а, б). Погодные условия не оказывали существенного влияния на строение черешков одноименных листьев.

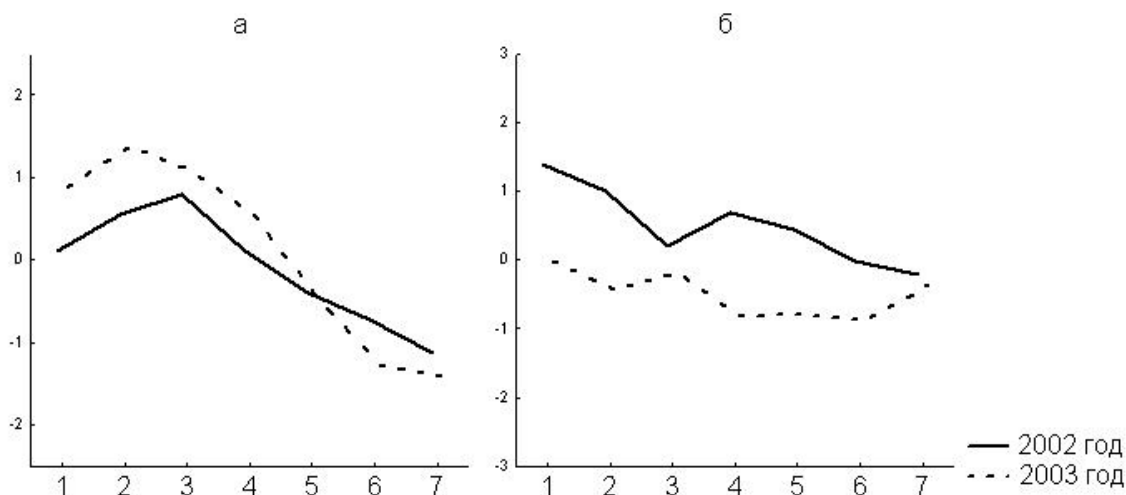


Рис. 2. Изменение значений факторов F1ч (а) и F2ч (б) в зависимости от положения листа на сформированном годичном побеге *Sorbus sibirica*, 2002, 2003 гг.

Обозначения те же, что и на рис.1.

Толщина пластинки листа, мезофилла и густота жилкования (F1пл), степень палисадности, число слоев листа (F2пл) от первого метамера к последнему изменяются незначительно (рис. 3а, б). Размеры листа и клеток эпидермы (F3пл) либо слабо изменяются, либо увеличиваются, а устьичный индекс – уменьшается у последних (6 – 7-го) листьев (рис.3в). В 2003 г. в пластинке 3-го листа отмечали уменьшение числа слоев губчатого мезофилла и повышение степени палисадности.

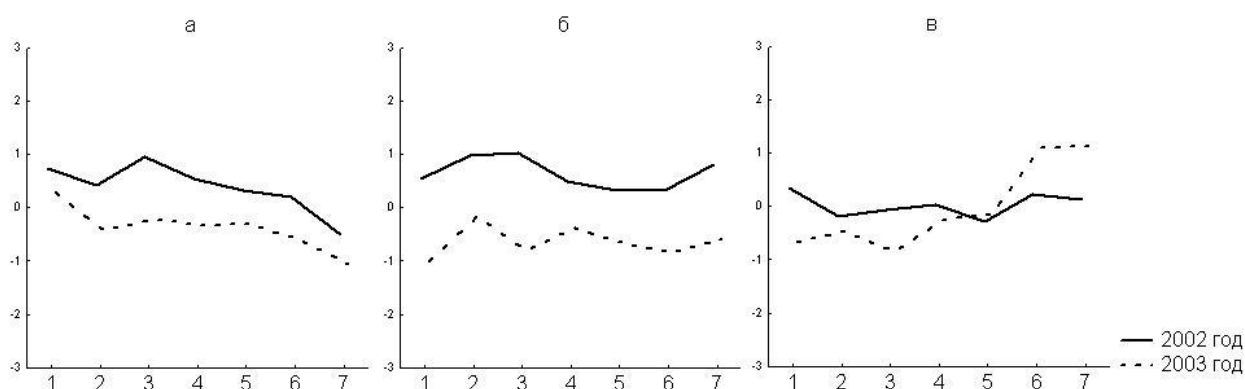


Рис. 3. Изменение значений факторов F1пл (а), F2пл (б) и F3пл (в) в зависимости от положения листа на сформированном годичном побеге *Sorbus sibirica*, 2002, 2003 гг.

Обозначения те же, что и на рис.1.

Таким образом, у сформированных вегетативных удлиненных годичных побегов *S. sibirica* абсолютные размеры тканей междоузлия (F1м) и черешка (F1ч), уменьшаются, а степень развития механических тканей в них увеличивается от основания к верхушке побега. По комплексу остальных признаков (F2ч, F1пл, F2пл, F3пл) очередные метамеры побега достоверно не отличаются. Характер изменения признаков на побеге не зависит от погодных условий.

В 2003 г. отмечали уменьшение значений отдельных факторов у нижних (первого – четвертого) метамеров побега. Под влиянием погодных условий изменялось строение междоузлий 1, 2 и 4-го метамеров и пластинки 3-го листа.

Литература

Васильев Б. Р., Гольцова Н. И. Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* L. Строение метамера и изменчивость его признаков у закончившего рост побега // Вест. ЛГУ. Сер. биол. 1979. № 3. С. 55–66.

Васильев Б. Р., Гольцова Н. И. Некоторые закономерности строения годичного вегетативного побега *Liriodendron tulipifera* L. II. Изменение строения метамеров в зависимости от их положения на закончившем рост побеге // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1980. № 3. С. 44–50.

Васильев Б. Р., Паутов А. А. О строении годичного побега *Populus alba* L. (*Salicaceae*) // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1981. № 3. С. 38–43.

Еремин В. М., Рой Ю. Ф. Формирование тканей коры однолетних стеблей древесных двудольных растений // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 8. С. 33–43.

Заленский В. Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений // Изв. Киев. политехнич. ин-та. 1904. Т. 4. Вып. 1. С. 1–195.

Кашкарева Л. Н. Развитие и строение вегетативного годичного побега у *Acer platanoides* L., *A. tataricum* L., *A. negundo* L.: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1985. 164 с.

Кондратьева-Мельвиль Е. А. Ярусная изменчивость листьев в онтогенезе однолетнего двудольного растения // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 8. С. 1113–1119.

Кренке Н. П. Теория циклического старения и омоложения растений в онтогенезе. М., 1940. 136 с.

Куперман Ф. М. Морфофизиология растений. М., 1968. 255 с.

Паутов А. А. Рост листьев у видов рода *Populus* (*Salicaceae*) // Бот. журн. 1995. Т. 80. № 6. С. 18–27.

Паутов А. А. Изменчивость метамеров годичных побегов *Populus alba* L. (*Salicaceae*) // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1987а. Вып. 3. № 17. С. 52–56.

Паутов А. А., Васильев Б. Р. Анатомическое строение листьев годичного побега *Populus alba* L. (*Salicaceae*) // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1982. Вып. 3. № 15. С. 28–36.

Ростова Н. С. Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 2. Популяции видов рода *Leucanthemum* (*Asteraceae*) в природе и в условиях культивирования // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 46–67.

Сабинин Д. А. Физиология развития растений. М., 1963. 196 с.

ХАРАКТЕР И ТЕМПЫ РОСТА ПОБЕГОВ *JUNIPERUS OBLONGA* (ВИБ.) НА ГУНИБСКОМ ПЛАТО (ДАГЕСТАН)

Садыкова Г. А., Асадулаев З. М.

Махачкала, Горный ботанический сад ДНЦ РАН

Годичные побеги являются четкими структурными элементами, совокупность которых образует тело многолетнего растения. В общей форме годичный побег можно определить, как побег, развивающийся из почки возобновления в течение одного вегетационного периода (Серебряков, 1952)

В ходе онтогенеза многолетних древесных растений развиваются одновременно или в разные этапы жизни весьма разнообразные годичные побеги. В пределах одного растения их различие определяется разнообразием функций отдельных побегов, условиями их возникновения и развития, положением на материнском растении, стадийным и общим возрастным состоянием тканей, породивших тот или иной побег и т.д. (Серебряков, 1952).

Годичные побеги разных растений имеют различную продолжительность роста: от эфемеров с кратковременным весенним ростом побегов до побегов листопадных древесных растений, рост которых растянут на весь вегетационный период.

По мнению некоторых исследователей, побеги можжевельника продолговатого имеют относительно короткий период активного роста: с конца апреля до начала августа (Рубцов и др., 1971). Такая ростовая активность связывается с аридностью условий произрастания этого вида, с незначительным количеством осадков в летний период в пределах ареала *J. oblonga* в Дагестане.

В течение 2007 года проводилось изучение состояния растений и темпов роста побегов в естественных популяциях *J. oblonga* методом экспедиционных выездов, организованных Горным ботаническим садом.

Ежемесячно с апреля по август на территории Гунибского плато на высоте 1730 м проводились наблюдения за ростом годичных побегов (по 10 побегов) на 3 мужских и 3 женских кустах, на трех учетных площадках, две из которых имеют разные условия произрастания.

В пределах одного куста были взяты годичные побеги разного расположения (вертикальные и наклонные) и разных направлений роста (север, юг, запад, восток).

Площадка № 1 была расположена в заповедной части территории Ботанического сада на юго-восточном склоне. Площадка № 2 также находится в заповедной части территории Ботанического сада с пересаженными молодыми кустами. Возраст пересаженных кустов 7 лет. Площадка № 3 расположена на северо-восточном склоне за пределами территории сада с большой пастбищной нагрузкой. Возраст кустов на площадках № 1 и № 3 в среднем около 30 лет.

Как было сказано выше, наши исследования проводились на Гунибском плато Горного Дагестана. Климатические условия оценены республиканской гидрометеостанцией. Приведенные климатодиаграммы, составленные по методу Госсена-Вальтера (Вальтер, 1968), дают представление о ходе ежемесячного выпадения осадков, об изменении температуры воздуха в течение года, о взаимосвязи между осадками и температурой. Из климатодиаграммы (рис. 2) видно, что в течение года осадки выпадают неравномерно. Наибольшее их количество выпадает в летние месяцы (июнь, июль, август). Самым жарким месяцем в Гунибе является август со средней температурой 18,3°C; самый холодный месяц – февраль, со средней температурой –1,9°C. Средняя годовая температура 8°C. Безморозный период длится в среднем 270 дней. Таким образом, в течение девяти месяцев наблюдаются благоприятные условия для развития растений.

На основе полученных данных были составлены графики, отражающие интенсивность роста мужских и женских побегов *J. oblonga* по месяцам на каждом из трех участков.

Особи на площадке № 1 характеризуются умеренным ростом как мужских, так и женских кустов. У мужских кустов наиболее интенсивный рост наблюдается в первые 3 месяца, а с июля по август рост побегов ослабевает (1 см в месяц), и общая длина прироста составляет почти 4 см.

В начале процесса вегетации разница в темпах роста между побегами каждого куста незначительная ($S \pm 1,35$), а к концу значительно увеличивается ($S \pm 3,26$) (табл.).

Средние значения прироста годичного побега по месяцам на трех изучаемых площадках

Номер площадки	ПОЛ	N	АПРЕЛЬ	МАЙ	ИЮНЬ	ИЮЛЬ	АВГУСТ
			$\bar{X} \pm s$	$\bar{X} \pm s$	$\bar{X} \pm s$	$\bar{X} \pm s$	$\bar{X} \pm s$
1	М	30	3,30 $\pm$ 1.35	4,73 $\pm$ 1.63	6,12 $\pm$ 2.26	7,16 $\pm$ 3.04	7,24 $\pm$ 3.26
2	М	30	4,01 $\pm$ 1.93	4,73 $\pm$ 2.02	5,92 $\pm$ 2.59	6,62 $\pm$ 3.38	6,87 $\pm$ 3.65
3	М	30	5,0 $\pm$ 1.99	6,76 $\pm$ 2.18	8,31 $\pm$ 2.72	10,32 $\pm$ 3.75	11,67 $\pm$ 5.19
1	Ж	30	3,49 $\pm$ 1.75	5,27 $\pm$ 2.21	6,19 $\pm$ 2.60	7,00 $\pm$ 3.07	7,50 $\pm$ 3.36
2	Ж	30	7,19 $\pm$ 3.61	8,43 $\pm$ 3.93	10,61 $\pm$ 3.95	12,83 $\pm$ 5.29	14,13 $\pm$ 7.01
3	Ж	30	6,18 $\pm$ 2.41	7,61 $\pm$ 2.52	9,08 $\pm$ 3.07	10,59 $\pm$ 3.56	11,57 $\pm$ 3.83
Все группы		180	4,86 $\pm$ 2.67	6,26 $\pm$ 2.88	7,71 $\pm$ 3.38	9,09 $\pm$ 4.37	9,83 $\pm$ 5.30

У женских кустов рост побегов по месяцам более равномерный с незначительным затуханием с июля по август. Наиболее интенсивный рост побегов происходит с апреля по май (2 см), общая длина прироста за период вегетации составляет 4 см. У женских кустов, как и у мужских различие в темпах роста побегов, расположенных в разных частях кроны к концу процесса вегетации увеличивается.

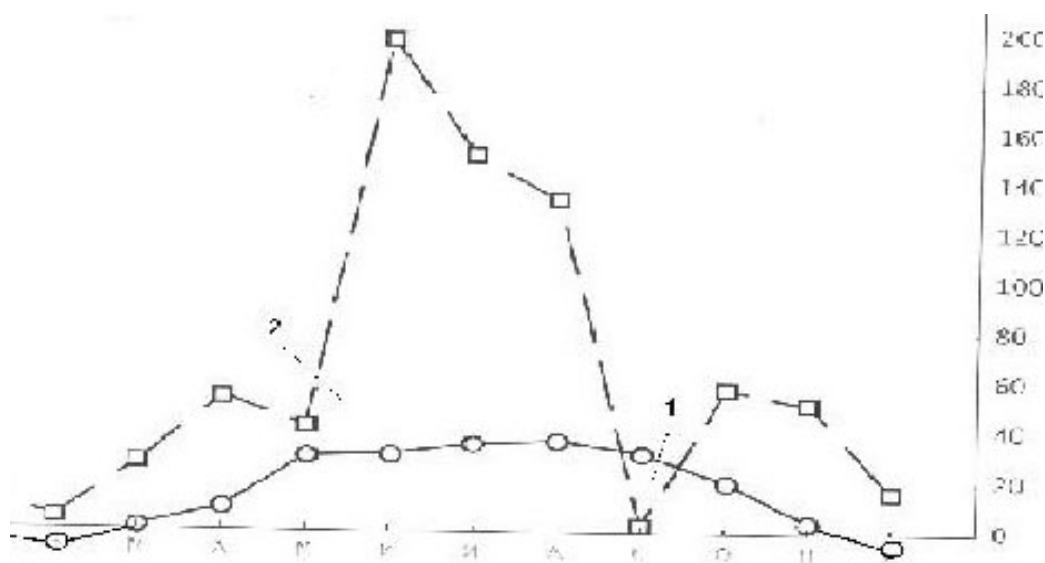


Рис. 1. Динамика роста побегов женских и мужских особей *Juniperus oblonga* на на трех площадках за вегетационный период

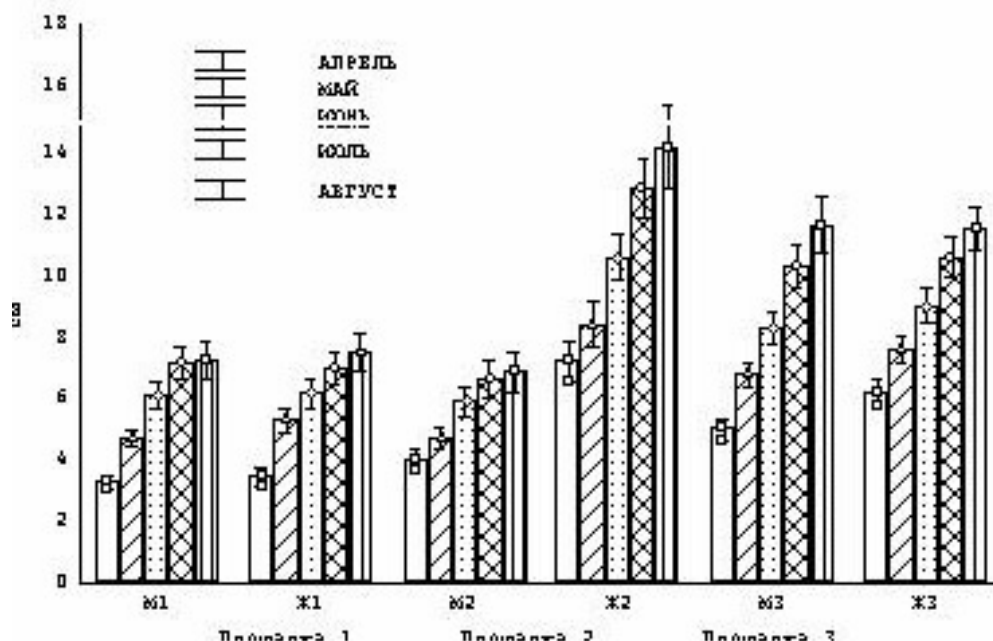


Рис. 2. Диаграмма распределения осадков и температур по месяцам на Гунибском плато за 2007 год

На площадке № 2, где произрастают пересаженные растения, наиболее интенсивный рост годичных побегов наблюдается у женских кустов с увеличением темпов роста с мая по август, и в отличие от побегов на кустах с других площадок затухание роста не наблюдается. Длина прироста с апреля по август на женских кустах составляет в среднем 7,5 см. На мужских кустах этого же возраста рост побегов слабее и средняя длина прироста к концу вегетации составила 2,8 см. Наиболее интенсивный период роста побегов с мужских кустов наблюдается с мая по июнь. В этот период длина прироста увеличивается на 1,2 см.

Как видно (рис. 1), как для мужских, так и для женских кустов с увеличением прироста происходит увеличение изменчивости, это говорит о том, что все побеги начинают свой рост одновременно, но заканчивают рост одни раньше, другие позже. Такой разброс в изменчивости признака может быть связан с различным расположением побегов на кусте: одни побеги верхушечные, другие боковые. Верхушечные побеги продолжают вегетировать, боковые же завершают свой рост и направляют свой потенциал на генеративные процессы, т. е. на формирование генеративных почек.

На площадке № 3 с пастбищной нагрузкой, как у мужских, так и у женских кустов по месяцам наблюдается равномерный и интенсивный рост побегов (средний прирост за месяц составляет 1,5 см), который продолжается до конца августа. Длина побегов с мужских кустов на конец августа достигла 6,7 см., а с женских кустов – 5,3 см, то есть рост побегов на мужских кустах происходит более интенсивно.

На мужских кустах длина прироста побегов значительно колеблется и к концу августа эта изменчивость достигает $S \pm 5,19$, что значительно превышает этот показатель в начале вегетации ($S \pm 1,99$). Значение стандартного отклонения у женских кустов в начале процесса вегетации больше ($S \pm 2,41$) чем у мужских ($S \pm 1,99$), но к концу августа у мужских кустов показатели прироста побегов превышает эти значения у женских кустов ($S \pm 3,83$).

Следовательно, рост побегов на женских кустах начинается в разное время, но заканчивается почти одновременно. Рост женских побегов по месяцам более равномерный. Мужские побеги начинают свой рост более дружно, но в последующем темп роста побегов как бы сбивается, и растут с разной интенсивностью, и как следствие заканчивают свой рост в разное время.

На площадке в заповедной зоне (№ 1) и в пастбищной зоне (№ 3) возраст кустов одинаковый и обе площадки расположены на одной высоте над уровнем моря (1730 м.). На площадке № 1 средний прирост побегов составляет около 4 см как на мужских, так и на женских кустах. А на площадке № 3 средний прирост составляет около 6 см. А так как площадка № 1 расположена на юго-восточном склоне, а площадка № 3 расположена на северо-восточном склоне то, можно предположить, что более интенсивный рост побегов может быть связан с экспозицией склона. На северном склоне высокие температуры иссушают лишь поверхностные слои почвы и растения не испытывают острого дефицита влаги. На южном склоне напротив, высокие темпе-

ратуры оказывают губительное влияние на растения, так как в связи с постоянной солнечной инсоляцией они лишаются резервных источников водообеспечения, особенно в период действия высоких температур. Возможно поэтому, в связи с тем, что наиболее высокие температуры наблюдались в августе месяце, на площадке № 1, расположенной на южном склоне, у особей *J. oblonga* мужского и женского полов в этот период рост побегов останавливается. На площадке № 3 в августе также происходит сбавление темпов роста, но полного прекращения роста не происходит. Считаем что, снижение темпов роста побегов происходит по физиологическим причинам: недостаток воды способствует приостановке активных ростовых процессов.

Сравнивая средние темпы роста женских и мужских кустов по всем площадкам, видно, что рост годовых побегов у мужских кустов наиболее значительный на площадке № 3. Следовательно, можно предположить, что у особей мужского пола на темпы роста побегов большее влияние оказывает экспозиция склона, чем возраст кустов. На рост годовых побегов у женских кустов помимо экспозиции склона, видимо, оказывают влияние и другие факторы, так как у кустов с площадки с пересаженными молодыми растениями наблюдается более мощный прирост. Следовательно, можно предположить, что для молодых женских кустов характерны более высокие темпы роста годовых побегов в молодом возрасте. В начальные периоды жизни у растений женского пола идет интенсивное наращивание зеленой массы, чтобы в последующие периоды жизни растения могли направить весь свой потенциал на генеративные процессы.

Сопоставляя полученные результаты с данными климатодиаграммы видно, что полная остановка ростовых процессов связана с засушливым периодом, наблюдаемым в сентябре месяце, когда коэффициент аридности равен 0,14.

Выводы

Таким образом, исходя из полученных результатов, можно сделать следующие выводы:

1. Рост побегов зависит от абиотических факторов (температуры воздуха, влажности, экспозиции склона).
2. Наблюдается зависимость роста побегов от возрастных особенностей самого куста, его жизненного состояния, разнообразия функций самих побегов в зависимости от положения на материнском растении, от условий возникновения и развития.

Литература

- Вальтер Г. Растительность земного шара. М., 1968.
 Рубцов Л. И. и др. Деревья и кустарники. Справочник. Киев, 1971.
 Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952. 325 с.

ВЛИЯНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА ФОРМИРОВАНИЕ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ У ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ

Салмин С.А.

Орёл, ГОУ ВПО «Орловский государственный университет»

Растение – целостный организм, все его части и органы представляют общую систему, единство которой строго ограничено и наследственно обусловлено для разных таксонов. Развитие надземной сферы растительного организма обуславливается непрерывной деятельностью его подземной сферы. Рост корневых систем, в свою очередь, тесно связан с процессами надземных органов растений, их побегов. Формирование корневой системы является сложным многостадийным процессом. Основную её часть составляют боковые корни разных порядков. Изучение механизмов регуляции ветвления имеет важное значение не только для понимания морфогенеза, но и развития новых приемов агротехники. Имеется много литературных данных относительно механизмов ветвления корней и участия регуляторов роста в этом процессе (Thimann, 1936; Torrey, 1950, 1956, 1961, 1965; Feckett, 1957; Wightman, Thimann, 1960).

Для выяснения роли каких-либо факторов на ветвление корня необходимо разделить в какой мере они непосредственно влияют на формирование корня, а в какой мере посредством воздействия на рост главного корня. Для решения этой проблемы определяют время формирования бокового корня внутри материнского, начиная от первых делений клеток перицикла до выхода бокового корня из материнских тканей (Иванов, 1987). Работу проводили на корнях проростков кукурузы (*Zea mays* L.) сорта Бено 128. Семена кукурузы, предварительно обработанные в течение 20 минут слабым раствором формалина выкладывали в эмалированные кюветы на стекло, обёрнутое влажной фильтровальной бумагой, смоченной водопроводной водой, накрывали вторым стеклом и выдерживали в тёмном термостате течение двух или трёх суток при 27°C. Для дальнейших экспериментов использовали проростки с длиной главного корня 20-30мм или 50-70мм. Проростки помещали в чашки Петри диаметром 90мм на фильтровальную бумагу, смоченную дистиллированной

водой (контроль), или растворами ИУК, α -НУК, 6-БАП в дистиллированной воде. На каждую чашку Петри использовали по 10 мл растворов и помещали по 5 проростков. Чашки выдерживались в тёмном термостате при 27° С. Измеряли линейкой длину корней в течение трёх суток. Длину участков главного корня, несущих боковые корни, измеряли через 48 и 72ч после начала опыта. Подсчитывали число боковых корней в 1-сантиметровых отрезках по длине корня.

Время развития боковых корней внутри материнского, начиная от возникновения примордия до его выхода из материнского корня (Тб.к.) вычисляли по формуле предложенной Ивановым В.Б. (Ivanov et al., 1998).

Для характеристики действия ингибиторов на рост главного корня вычисляли степень ингибирования роста (I) по формуле:

$$I = \frac{L_k - L_i}{L_k} \times 100 \%, \text{ где}$$

L_k – прирост контрольных корней

L_i – прирост корней, растущих в растворе ингибитора

Для подсчёта числа примордиев боковых корней внутри материнского корня фиксировали корни целиком через 72 ч после начала опыта в фиксаторе Чемберлена (Паушева, 1970). Фиксированный материал промывали в дистиллированной воде 5 мин, гидролизировали в 5N HCl 15 мин, снова промывали в дистиллированной воде 5 мин, затем окрашивали в ацетокармине 15 мин (Jensen, 1962). После этого под бинокулярным микроскопом МБ-51-2 с помощью двух препаровальных игл удаляли всю коровую часть и проводили подсчёт примордиев.

Измеряли длину клеток перицикла в первых трёх базальных сантиметрах на центральных продольных срезах живых корней, сделанных от руки лезвием бритвы. Измерения проводили при помощи окулярного микрометра МОВ-1-15 под микроскопом Р-12.

Статистическая обработка результатов проводилась по общепринятой методике (Лакин, 1973) на ПЭВМ с помощью программ Microsoft Excel 7.0 и CSS.

Ветвление корней проростков кукурузы типично для корней большинства изученных растений. Примордии закладываются в акропетальной последовательности – от семени к кончику корня, и в такой же последовательности появляются боковые корни. Рост контрольных корней в течение трёх дней постепенно ускорялся и прирост составлял в 1-й день 29,4±0,9мм, во 2-й – 40,1±1,2мм и в 3-й – 59,8±3,2мм. Средняя сумма приростов 10 корней за трое суток составила 99,9±3,7мм в отдельных опытах. Суммарный прирост корня за трое суток практически не зависел от исходной длины корней ($r=-0,01$). Приросты корней в разные дни практически не коррелировали друг с другом и с величиной общего прироста за трое суток. Первые боковые корни появлялись на 2-е сутки после начала опыта. На рисунке 1 дана гистограмма длин главных корней проростков в момент появления первых боковых корешков.

Через 48ч от момента начала опыта длина главного корня составила 107,6±1,9мм, а длина зоны боковых корней – 27,0±1,5. Через 72ч соответственно 152,8±3,1 и 53,9±1,6мм. Чем длиннее был корень, тем длиннее была зона боковых корней. Коэффициент корреляции между длиной главного корня и длиной зоны боковых корней в 72ч равен 0,506. Однако, в 48ч эта зависимость была выражена слабее и коэффициент корреляции равен 0,362. Длина зоны боковых корней в 72ч слабо коррелировала с приростом корня ($r=0,06$). Длина зоны боковых корней в 48ч практически не коррелировала с приростом корня ($r=-0,23$). Среднее время формирования бокового корня составило 50,8±1,4ч. Оно практически не зависело от скоростей роста корня в 1-е, 2-е, 3-е сутки.

На одном корне образовывалось 44,7±1,4 корня. Число боковых корней не зависит от длины корня, но зависит от длины зоны боковых корней.

Максимальное число корней было в 1-м см корня, а затем их число снижается. Число корней в первом сантиметре не коррелирует с общим количеством корней и числом корней в последующих сантиметрах. Однако, в последующих сантиметрах (со 2-го по 5-й) заметна корреляция между числом корней в данных сантиметрах и числом корней в других сантиметрах ниже первого (за исключением последних сантиметров).

Анатомический анализ показал, что среди боковых корней не было примордиев новых боковых корней.

Измерение размеров клеток перицикла показало, что их длина увеличивается в базальной части корня, значит, что число клеток на один сантиметр уменьшается, число образующихся боковых корней больше. Следовательно, большее число клеток участвует в образовании боковых корней. Выращивание проростков кукурузы на растворах ауксинов показало, что ауксины заметно влияют на ветвление корня при концентрациях выше 10^{-7} М. Однако, эти концентрации ауксинов ингибируют рост главного корня вплоть до его прекращения. Ветвление корней кукурузы при обработке разными ауксинами изменялось по-разному. ИУК вызывала незначительное повышение плотности ветвления на первых двух отрезках и

резкое снижение на последующих. Воздействие НУК, напротив, почти не меняло плотности ветвления на первых двух отрезках главного корня, но вызывало увеличение плотности ветвления на следующих двух отрезках и далее уменьшение числа боковых корней. Следует отметить, что корни проростков кукурузы на момент начала воздействия имели длину 20-30 мм и содержали зачатки боковых корней, следовательно, увеличение плотности ветвления происходило на новых участках корня, где закладывались примордии.

В литературе имеются довольно противоречивые сведения о влиянии цитокининов на рост и ветвление корня. Данные о стимулирующем действии цитокининов на образование боковых корней имеются в работах Торри (Torrey, 1956, 1962; Pillet, 1965; Kathju et al., 1970). При концентрации кинетина 20 мкМ примерно в 2 раза ускорялся рост корней ячменя (Splittstoesser, Hoper, 1970). В наших опытах 6-БАП резко снижал скорость роста корня во всех испытанных концентрациях и независимо от исходной длины корней. При концентрации 10^{-5} М происходила полная остановка роста. По мере снижения концентрации ингибирующий эффект снижался и суммарный прирост при концентрации 10^{-9} М составил $43,5 \pm 2,5$ мм. Ингибирование роста корней показано на примере 10-дневных проростков ячменя, которые опрыскивались раствором кинетина (Дулин, 1976). У проростков гороха, выращенных на питательной смеси Кнопа с добавлением 2,5 мг/л кинетина, длина корней была в 2 раза меньше по сравнению с контрольным вариантом (Кулакова, Фирсанова, 1976). Указания о снижении интенсивности роста корней под влиянием экзогенных цитокининов есть в работах Кулаевой О.Н. (Кулаева, 1972), что автор объясняет возможно высоким содержанием эндогенных цитокининов или тем, что не были подобраны условия для проявления положительного эффекта. У растений пшеницы БАП ингибировал рост корней. Это сопровождалось снижением содержания ИУК в корнях (Kudoyarova et al., 1994). Авторы связывают это с возможным влиянием БАП на торможение транспорта ИУК. Среднее время формирования бокового корня составило у контрольных корней $50,8 \pm 1,4$ ч. 6-БАП не повлиял на время формирования бокового корня. Первые боковые корни появлялись на 2-е сутки после начала опыта. На одном контрольном корне образовывалось $44,7 \pm 1,4$ корня против 10 корней при обработке. Число боковых корней не зависит от длины корня, но зависит от длины зоны боковых корней. Максимальное число боковых корней было в 1-м сантиметровом отрезке корней, где они были заложены до начала опыта, а затем их число снижается, но даже в 1-м отрезке число корней при обработке не превышало контрольный вариант. Есть данные, что к обработке БАП у кукурузы более чувствительны верхние ярусы корневой системы (Заплатин, 1993). Анатомический анализ показал, что среди боковых корней не было примордиев новых боковых корней. Таким образом, установлено, что цитокинины участвуют в регуляции ветвления корня. Однако, исходя из имеющихся данных, трудно объяснить постоянство времени формирования бокового корня, автономность процессов, происходящих в зачатках, от процессов, происходящих в материнском корне. Необходимо искать другие механизмы регуляции ветвления корней.

Литература

- Иванов В.Б. Временные закономерности развития бокового корня как пример использования временной шкалы при анализе изменения метамеров по длине оси // Морфогенез и ритм развития высших растений. М., 1987. С. 19–23.
- Кулаева О.Н. Цитокинины, их структура и функция. М., 1973. 263 с.
- Лакин Г.Ф. Биометрия. -2-е изд., перераб. М., 1973. 343 с.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1970, 255 с.
- Torrey J.G. Auxin and purine interactions in lateral root initiation in isolated pea root segments // *Physiol. Plant*, 1962, V. 15, № 2, p. 177 – 185.
- Splittstoesser W.E., Hoper H.Y. Root growth inhibition by siduron and its relief by kinetin // *Physiol. Plantarum*, 1970, v. 23, p. 964.
- Pillet P.E. Action de la kinetine sur la croissance des racines du Zens // *Ber. Dtsch. Bot. Ges.*, 1965, B. 75, № 1, S. 41.

МОРФОГЕНЕЗ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМ ПОБЕГОВ *PINACEAE*

Скупченко В. Б.

Санкт-Петербург, Санкт-Петербургская государственная лесотехническая академия

Проблема выяснения механизмов, управляющих включением и торможением реализации той или иной морфогенетической программы апикальными меристемами побегов *Pinaceae*, до настоящего времени остается далека от своего разрешения. Это связано с тем, что большинство сведений о жизнедеятельности апикальных меристем побегов, включая и их ультраструктуру, получено на основе данных о клеточных комплексах, принадлежащих апикальной верхушке. Апикальные меристемы являются конечными пунктами в путях транспортировки метаболитов побега. Поэтому направление роста и характер морфогенеза апикальных меристем побега в конечном итоге детерминируются количеством и составом поступающих к ним метаболитов в соответ-

ствии с особенностями роста и гистогенеза в структурах материнского побега, которые также могут воздействовать на меристемы и физико-химическими факторами. В задачу настоящего исследования входило выяснение коррелятивных взаимоотношений между типом морфогенеза апикальных меристем и ростом, накоплением клеточной массы, а также характером гистогенеза структур материнского побега.

Большинство авторов при анализе структуры апексов побегов представителей сем. Pinaceae принимают гистологическую зональность по типу «гинкго» (Foster, 1938). Детальные исследования автора доклада жизнедеятельности апикальных меристем побегов *Picea obovata* P. shrenkiana, *P. abies*, *Larix sibirica*, *Abies sibirica* привели к необходимости выделять в апексах, осуществляющих формирование зачатков фитомеров будущего охвоенного побега, зону клеток прокамбия, которые расположены между периферической и колончатой меристемами (Скупченко, 1974, 1985, 2002). В оси зачатка побега в зоне появляющихся листовых примордиев, спорофиллов и брактеей также присутствуют прокамбиальные пучки, по К. Эсау (1980). Ткань, которая образуется в основании зачатков побегов в зоне колончатой или сердцевинной меристемы и состоит из клеток с утолщенными оболочками, содержащими лигнин и пектины, обозначается как сердцевинная диафрагма по G. Camelfort (1956), которую J. Owens et al. (1977) у *Picea glauca*, а также S. Pillai, B. Chacko (1978) у *P. smithiana* обозначают как «венец» (crown).

Апикальные меристемы побега начинают свою жизнедеятельность ранней весной в составе материнского меристематического зачатка вегетативного побега, который формируется в предшествующий вегетационный период. Это характерно для многих родов сем. Pinaceae – *Picea*, *Abies*, *Larix*, *Pseudotsuga* и др. Такой зачаток листонесущего побега, например у *Picea*, содержит полный набор примордиев листовых фитомеров – бугорков листьев и принадлежащих им стеблевых элементов. Все клетки листовых примордиев и зачатка стебля после зимнего покоя сохраняют меристематичность. Терминальный апекс побега представляет собой остаток апекса прежней генерации, из которого сформировался данный материнский зачаток побега (рис. 1, 1). Латеральные инициалы будущих апексов боковых осей располагаются в пазухах верхних листовых примордиев, как правило, при наличии более широких листовых лакун. Они представляют собой остатки протодермы и периферической меристемы апекса предыдущей генерации (рис. 1, 2).

Ростовые процессы весной начинаются в первую очередь в зачатках хвои, которые занимают в данный период в системе структур меристематического побега около 60% объема (табл.). Начало весеннего роста зачатков хвои у ели сибирской обнаруживается уже при накоплении небольшой суммы положительных температур (до 6-8° С). (Скупченко, Ладанова, 1984). При этом разрыхляется хроматин ядер клеток меристемы мезофилла, увеличиваются ядрышки, возрастает концентрация рибосом, наблюдается деление пластид. В верхней части зачатков хвои эти клетки начинают активное деление перегородками, поперечными оси зачатков. В прокамбиальном пучке на дорсальной стороне дифференцируются первые слои протофлоэмы. Под эпидермой дифференцируются инициалы гиподермы. В дальнейшем митозы и рост клеток мезофилла распространяются к основанию зачатков хвои. Эти процессы осуществляются на фоне высокого накопления в данных клетках крахмала. Активизация ростовых процессов в стебле сопровождается накоплением крахмала в сердцевинной меристеме, паренхиме листовых лакун и в коровой части. Клетки прокамбия имеют повышенную концентрацию РНК. Снаружи от прокамбиальных пучков располагается 1-2 слоя очень крупных (до 7980 мкм³) удлиненных по оси пучков танниновых клеток, содержимое которых ранней весной темнеет. Наружные слои клеток коры мельче, чем расположенные ближе к оси. На эту часть стебля приходится наибольший парциальный объем (около 47%) и число клеток (50%). Прокамбий проводящего цилиндра составляет по объему около 26%, а листовые следы – 7%. Меристема сердцевины занимает по объему около 23%, она содержит самые крупные клетки – до 5200 мкм³, а их число составляет около 4,8%.

В этот период в замедленном темпе начинаются ростовые процессы в апикальных меристемах, которые первоначально приобретают органогенный объем, не участвуя в вычленении боковых примордиев. При этом терминальный апекс изменяет свою форму от уплощенной до полуэллипсоидальной за счет активизации роста и деления апикальных инициалей по оси апекса на поверхности, а также в субповерхностных слоях.

Объем терминального апекса и структурных компонентов побега *Picea obovata* Ledeb. в годичном цикле морфогенеза

Этап развития побега	Апекс, мм ³	Зачаток побега, мм ³	Почка, мм ³	Сердцевина, мм ³	Ксилема, мм ³	Прокамбий, камбий, мм ³	Флоэма, мм ³	Кора, мм ³	Листовые подушки, мм ³	Хвоя, мм ³	Общий объем побега, мм ³	Стебель, мм ³
Выход из состояния покоя	0,00287			0,2845		0,1404		0,359		1,199	1,986	0,784
Начало набухания почки	0,00457			0,3425		0,3213		0,582		2,637	3,887	1,246
Позднее набухание почки	0,01899			1,406	0,1334	0,4171	0,2977	3,518		19,23	25,02	5,772
Окончание формирования почки	0,05623		49,58	92,09	8,449	13,72	2,61	355,7	264,3	2547,4	3334	736,9
Середина этапа заложения нового зачатка побега	0,05264	0,5613	86,12	91,73	92,7	10,73	33,78	775,5	434	3093	4618	1438

В дальнейшем апикальные меристемы приступают к формированию зачатков фитомеров почки новой генерации. Этот процесс начинается под покровами набухающей зрелой почки, которая сформировалась в предыдущий вегетационный период. В период, когда примордии хвои удлиняются более чем в три раза, а стебель – в 2,5 раза по сравнению с зимним состоянием, начинается вычленение терминальным апексом первого яруса кроющих чешуй новой почки. В этом процессе участвуют клетки протодермы и довольно слабо развитая периферическая меристема, имеющая толщину 3-4 слоя клеток. Характерной чертой онтогенеза примордиев кроющих чешуй почки является их способность быстро переходить к росту и дифференциации. Такой характер морфогенеза апикальной меристемы, вероятнее всего, обусловлен ее непосредственной близостью к осуществляющим интенсивный рост и гистогенез листовым примордиям, стеблевым элементам и прокамбияльным пучкам стебля, поддерживающим эти процессы.

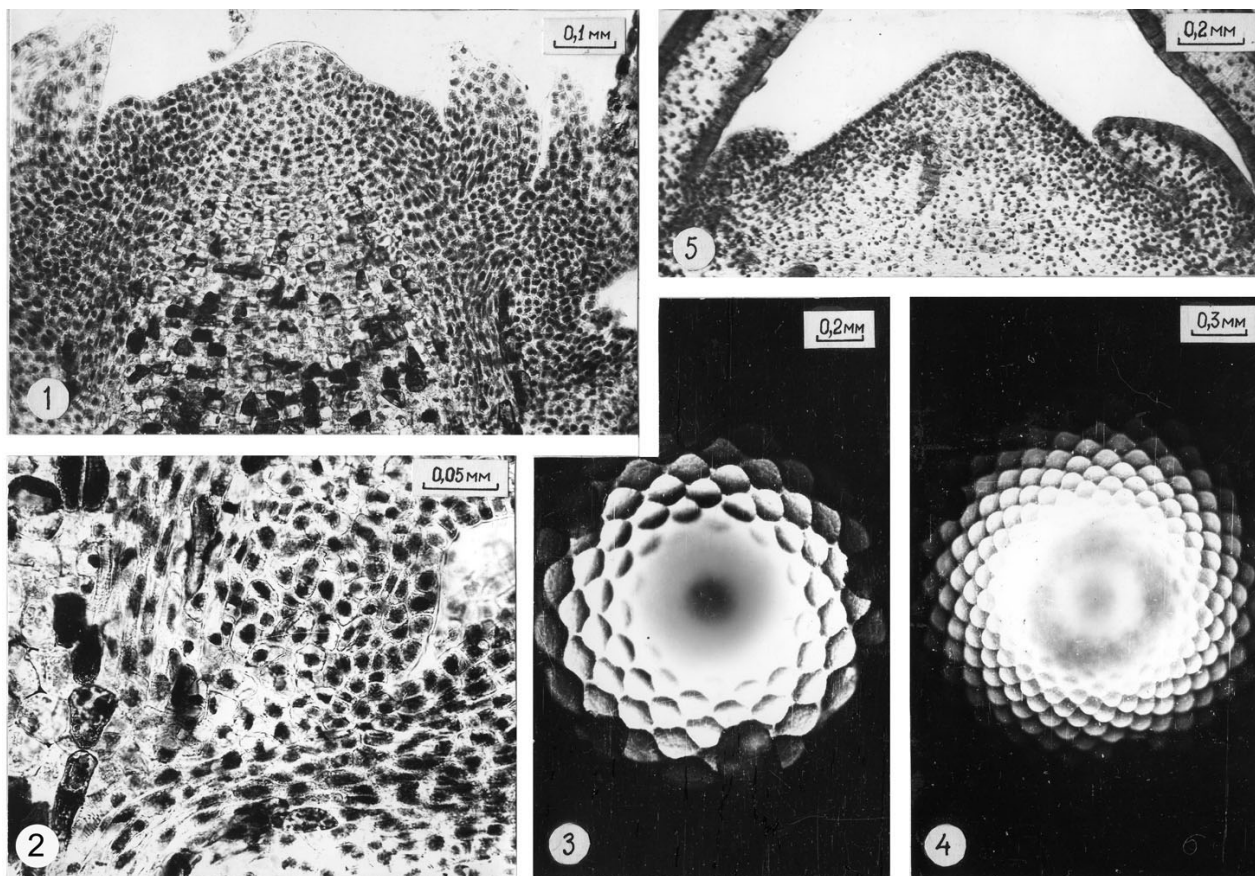


Рис. 1. Апикальная меристема побега *Picea obovata* Ledeb. в годичном цикле морфогенеза. 1. Верхушка зачатка побега в начальный период весеннего роста терминального апекса. 2. Заложение апекса латеральной оси. 3. Апекс на этапе заложения зачатков листовых фитомеров оси 2 порядка ветвления дерева (вид сверху). 4. Апекс на этапе заложения зачатков листовых фитомеров оси 1 порядка ветвления дерева (вид сверху). 5. Апекс в начале этапа заложения листовых фитомеров.

Формирование апексом фитомеров катафиллов осуществляется на фоне активного гистогенеза стебля, в котором происходит разрастание и деление клеток сердцевинной меристемы перегородками поперечными продольной оси стебля с образованием колонок клеток. Из прокамбия дифференцируются трахеиды, протоксилемы и ситовидные клетки протофлоэмы, число слоев последних вначале преобладает над ксилемой. Происходит активное удлинение вдоль пучков и утолщение танниновых клеток обкладки флоэмы. На периферии от этих клеток образуются полости смоляных вместилищ коры, окруженные молодыми секреторными клетками. Молодая хвоя, по мере роста в длину, также увеличивает свой диаметр, благодаря чему она плотно сомкнута и образует сплошной покров на поверхности стебля. После распускания материнской почки ростовые процессы становятся более активными в стеблевой части побегов. Хвоя завершает рост в период, когда стебель вырастает по оси примерно на половину своей максимальной длины. По мере заложения новых ярусов фитомеров почки происходит постепенное увеличение объема апекса. Он приобретает правильную коническую форму. Происходит активное разрастание и дифференциация кроющих чешуй и укороченного стебля почки в их основании, который приобретает плоскую и даже вогнутую форму. Увели-

чивается по диаметру проводящий цилиндр почки, который превышает таковой у нижележащего стебля материнского побега. При этом в противоположность к последнему, в проводящих пучках почки площадь сечения флоэмы преобладает над ксилемой.

В период завершения продольного роста материнского побега прекращается закладка кроющих чешуй почки. Апекс, разрастаясь основанием, приобретает наибольшие сезонные размеры (табл. 1, рис. 1, 5). Закладка фитомеров почки происходит на фоне высокой концентрации РНК в периферической меристеме апекса и относительно низкой концентрации ДНК. В центральных материнских клетках в максимальной мере происходит деспирализация хроматина ядер, которые приобретают наибольший объем среди клеток апекса. В цитоплазме этих клеток наблюдается повышенное содержание РНК. К флангам данной зоны подходят 1-2 слоя вытянутых периклинально и богатых РНК клеток инициалей прокамбия, расположенных на периферии медулярной меристемы. Эти клетки следуют из окончаний прокамбиальных пучков стеблевой части молодой почки, транспортируя метаболиты в терминальную часть апекса побега. В данный период происходит переключение морфогенетической программы апикальной меристемы от заложения кроющих чешуй почки к формированию зачатков листовых фитомеров охвоенного побега новой генерации. Характерной чертой данного типа морфогенеза апикальных меристем является сохранение меристематического состояния листовых примордиев и принадлежащих им стеблевых элементов (рис. 1, 3, 4). Есть основание считать, что такой характер жизнедеятельности апикальной меристемы детерминруется тем, что ее трофика обеспечивается составом метаболитов, поступающим из центрального цилиндра дифференцированной почки. При этом апикальная меристема в системе ее структур является основным центром аттрагирующим метаболиты. Отсутствие в почке активно растущих и дифференцирующихся структур препятствует поступлению из нее в апикальную меристему факторов обуславливающих переход клеток к быстрой дифференциации и росту. Процесс формирования сохраняющих меристематичность листовых фитомеров будущего охвоенного побега продолжается до конца вегетационного периода. При этом апекс закономерно уменьшает свой объем. Реализация данной морфогенетической программы апикальной меристемы осуществляется на фоне остающихся в камбиальной зоне и в феллогене локальных зон вторичного роста стебля материнского побега и почки. Этот этап осуществляется при пониженной концентрации РНК и высокой концентрации ДНК в периферической меристеме апекса.

За период этапа формирования почки образуется 160-170 кроющих чешуй, сложенных в 8-10 ярусов. Они вместе с апексом и структурами стеблевой части почки, включающими паренхиму коры, проводящий цилиндр и сердцевину содержат около 11000000 клеток общим объемом порядка 50 мм³. Для накопления такого количества клеток почки их исходному числу весеннего апекса (3100) необходимо пройти 11,8 циклов митоза. Удвоение клеток в этот период происходит в среднем за 3,3 дня. Общий объем тканей структур почки при этом превышает исходный объем апекса в 8680 раз. На этапе формирования фитомеров охвоенной части побега образуется около 110-120 листовых примордиев, расположенных в 6-7 ярусов на поверхности зачатка стебля. Эти фитомеры в совокупности образуют зачаток побега объемом 1,78 мм³, который содержит около 1100000 клеток. Таким образом, объем всех зачатков фитомеров охвоенного побега превышает в 31,6 раза объем апекса, имеющегося в начале этапа заложения фитомеров хвои, а число клеток увеличивается в 28,9 раза, пройдя 4,85 циклов митоза. В продолжение этапа заложения листовых фитомеров удвоение числа меристематических клеток происходит в среднем за 17,1 дня, что в 5,18 раз медленнее, чем на этапе заложения фитомеров почки.

Есть основание считать, что в период формирования почки апекс увеличивается в размерах за счет базипетального роста основанием. При этом, параллельно вычленению фитомеров кроющих чешуй вниз по оси, вверх вычленяются группы инициалей листовых фитомеров. Затем на этапе заложения листовых фитомеров клетки данных инициальных групп начинают делиться и формируют листовые меристематические бугорки. Причем, этот процесс направлен акропетально к вершине апекса. За счет разрастания инициальных групп фитомеров листьев сокращается объем апекса.

Литература

- Скупченко В. Б. Морфофункциональная характеристика меристем почек ели, сосны лиственницы и пихты в подзоне средней тайги Коми АССР // Биологические исследования на Северо-Востоке европейской части СССР. Сыктывкар, 1974. С. 47–53.
- Скупченко В. Б. Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. Л., 1985. 104 с.
- Скупченко В. Б. Годичный цикл гистогенеза и роста апекса побега *Picea obovata* (Pinaceae) // Тез. докл. II международной конференции по анатомии и морфологии растений. Санкт-Петербург, 2002. С. 243
- Скупченко В. Б., Ладанова Н. В. Развитие хвои *Picea obovata* (Pinaceae) // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 2. С. 203–206.
- Эсау К. Анатомия семенных растений. М., 1980, кн. 1,2.
- Camelfort H. Etude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques gymnosperms. Paris, 1956. 185 p.

- Foster A. S. Structure and growth of the shoot apex in *Ginkgo biloba*. // Bull. Torrey Bot. Club. 1938. Vol. 65. P. 531–556.
- Owens J. N., Molder M., Langer H. Bud development in *Picea glauca*: 1. Annual growth cycle of vegetative buds and shoot elongation as they relate to date and temperature sums // Canad. J. Bot. 1977. Vol. 55. N 21. P. 2728–2745.
- Pillai S.K., Chacko B. Growth periodicity and structure of the shoot apex of *Picea smithiana* (Wall) Boiss: An anatomical and histochemical study // Flora. 1978. Bd 167. H. 6. P. 515–524.

МИНИАТЮРИЗАЦИЯ СТРУКТУР У РАСТЕНИЙ КАК АДАПТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ ВИДОВ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ

Таршис Л. Г., Таршис Г. И.

Екатеринбург, Уральский государственный педагогический университет

Изучение адаптации растений к экстремальным условиям среды на современном этапе является одним из важных направлений ботанических исследований. Этой теме посвящена обширная литература (Шилова, 1988; Чавчавадзе, Сизоненко, 2002; и др.), касающаяся в основном реакции надземных органов растений на воздействие стрессовых экологических факторов. По-прежнему подземные органы покрытосеменных растений представленных во флоре Заполярья, крайне редко являются объектами сравнительных анатомо-морфологических исследований, важных для понимания общей стратегии адаптации растений к экстремальным условиям высоких широт. Поэтому нами были проведены сравнительные анатомо-морфологические исследования у группы видов покрытосеменных растений, обитающих в пределах Уральской равнинно-горной страны, между 52° с.ш.–65° с.ш., и представленных как в центральной ее части (Средний Урал), так и на Крайнем Севере (Полярный Урал).

Полевые работы проводились в процессе экспедиций, начатых Таршис Г.И. еще в 1972 году, и продолжаемых до настоящего времени Таршис Л.Г. Во время экспедиций на Полярном, Приполярном, Северном, Среднем и Южном Урале осуществлялся поиск ценопопуляций ряда видов многолетних трав и кустарничков. Затем выделялись модельные ценопопуляции, расположенные в типичных экотопах всех ботанико-географических зон Урала. При морфологическом анализе трав и кустарничков использовали стандартные методы измерения и подсчета органов и признаков, применяемые в научной практике, при этом всегда учитывали биоморфологические особенности каждого вида согласно методике И.Г. Серебрякова (1964). У генеративных особей в пределах каждой ценопопуляции измеряли количественные и подсчитывали меристические признаки. Затем с помощью общепринятого в ризологии траншейного метода, подземные органы у 10 генеративных особей извлекали из почвы, обычно с глубины до 1 м, а на вечной мерзлоте с глубины до 20 см. Отмытые от почвы подземные органы у особей каждого вида отдельно, после измерений, описания и фотографирования, фиксировали в 75% этиловом спирте, затем транспортировали из районов откопки в лабораторию, где все образцы включали в состав ризотеки – коллекции подземных органов растений. Создание ризотеки позволило нам в любой сезон года проводить сравнительно-анатомические исследования корней, корневищ и других подземных органов дикорастущих видов. В анатомических исследованиях использовали традиционные методы световой микроскопии (Воронин, 1972). Поперечные срезы органов готовили бритвой от руки и с помощью микротомы с замораживающим столиком. Измерение величины анатомо-топографических зон в корнях и корневищах, а также отдельных тканей, клеток и крахмальных зерен производили окулярным микрометром МОВ-1-15^х под микроскопом Биолам Р-12; зарисовку микропрепаратов осуществляли рисовально-проекторным аппаратом РА-6; а микрофотографирование производили с помощью компьютерной микроскопической приставки Intel. Все материалы морфологического и анатомического анализов подвергали математической обработке традиционными способами вариационной статистики (Зайцев, 1984). Для объективного представления о степени изменчивости морфологических и анатомических признаков вегетативных органов рассчитывали коэффициент вариации (CV%); при анализе использовали шкалу уровней изменчивости признаков, составленную С. А. Мамаевым (1973).

На территории Уральской равнинно-горной страны, расположенной в центре Евразии и протянувшейся вдоль меридиана более чем на 1400 км, наиболее суровые условия отмечены в высокогорьях и в пределах ее заполярной части. Здесь в мелколесьях подгольцового пояса на лугах широко распространена Чемерица Лобеля (*Veratrum lobelianum* Bernh.) – кистекорневой однодольный травянистый многолетник, из семейства Melanthiaceae Batsch. На северных пределах ареала вида (в долине реки Сось) молодые генеративные особи Чемерицы достигают высоты 61,3 см, а в центре уральской части ареала вида (Средний Урал, район ж/д станции Палкино) они почти в два раза выше – 120,5 см. Ортотропные корневища у особей с Полярного Урала по высоте не превышают 40 мм, а по толщине 25 мм; тогда как на Среднем Урале их высота составляет 55 мм, а толщина 38 мм. Кроме уменьшения разме-

ров вегетативных органов у особей в ценопопуляциях из высоких широт отмечено сокращение их количества. Так, у генеративных особей на Полярном Урале количество зеленых листьев на побегах не превышает 8, а на Среднем Урале их 13 штук. Количество придаточных корней, сформированных на одном корневище у особи с Полярного Урала, достигало 85, а на Среднем Урале – 95 штук. Элементы микроструктуры корней у особей Чемерицы обнаруживают аналогичные тенденции миниатюризации. Результаты их измерений, представленные ниже (табл. 1) свидетельствуют о том, что размеры поперечного сечения центрального цилиндра и первичной коры в базальной зоне корней у особей с Полярного Урала в два раза меньше, чем со Среднего Урала. Кроме того, на Крайнем Севере в корнях Чемерицы уменьшается количество протоксилемных полюсов, тяжей флоэмы, трахеальных элементов, а также сокращается диаметр тяжей флоэмы, размер клеток паренхимы коры и крахмальных зерен. Такая миниатюризация подземных органов и их микроструктур характерна в экстремальных условиях для корней травянистых однодольных растений, не обладающих способностью к вторичному росту.

Таблица 1

Варьирование размеров и количества микроструктур корней Чемерицы Лобеля у генеративных особей из ценопопуляций в центре и на северных пределах ареала вида

Показатель	Средний Урал		Полярный Урал	
	M ± m	CV%	M ± m	CV%
Радиус (мм)	К о р н я			
	1,69 ± 0,006	3,5	0,81 ± 0,002	0,9
	Центрального цилиндра			
	0,29 ± 0,004	4,3	0,15 ± 0,001	2,3
	Коры			
Количество (шт)	1,40 ± 0,006	13,1	0,66 ± 0,002	0,9
	Протоксилемных полюсов			
	14,1 ± 0,1	2,3	8,2 ± 0,1	3,9
	Тяжей флоэмы			
	13,8 ± 0,1	2,4	8,2 ± 0,1	3,9
Диаметр (мкм)	Трахеальных элементов			
	96,1 ± 1,2	2,8	59,9 ± 0,5	0,5
	Тяжа флоэмы			
	90,0 ± 1,8	6,2	58,0 ± 0,2	1,0
	Клетки паренхимы коры			
	70,0 ± 2,0	8,6	62,0 ± 0,5	2,7
	Крахмального зерна			
	12,0 ± 0,1	2,8	7,6 ± 0,1	0,4

Таблица 2

Варьирование размеров и количества микроструктур корней Калужницы болотной у генеративных особей из ценопопуляций в центре и на северных пределах ареала вида

Показатель	Средний Урал		Полярный Урал	
	M ± m	CV%	M ± m	CV%
Радиус (мм)	К о р н я			
	1,35 ± 0,008	1,8	0,91 ± 0,007	2,5
	Центрального цилиндра			
	0,21 ± 0,002	3,3	0,14 ± 0,002	3,7
	Первичной коры			
Количество (шт)	1,14 ± 0,008	2,2	0,77 ± 0,007	2,8
	Лучей ксилемы			
	6,2 ± 0,2	10,5	5,0 ± 0,0	0
	Тяжей флоэмы			
	6,2 ± 0,2	10,5	5,0 ± 0,0	0
Диаметр (мкм)	Участков камбия			
	6,2 ± 0,2	10,5	5,0 ± 0,0	0
	Тяжа флоэмы			
	81,0 ± 2,6	9,3	91,0 ± 1,4	4,6
	Клетки паренхимы коры			
	62,0 ± 1,3	6,3	84,0 ± 1,9	6,9
	Крахмального зерна			
	27,0 ± 1,2	13,2	19,0 ± 0,7	12,2

Подобную миниатюризацию структур в придаточных корнях обнаруживают в высоких широтах не только однодольные, но и двудольные травянистые многолетники. Например, этот феномен обнаружен

нами у Калужницы болотной (*Caltha palustris* L.), sporadически встречающейся в сырых тундрах и на болотах Полярного Урала, и повсеместно по окраинам болот, водоемов и на сырых лугах на среднем Урале. Результаты сопоставления размеров и количества микроструктур придаточных корней генеративных особей Калужницы болотной – типичного кистекорневого двудольного травянистого многолетника из ценопопуляций со Среднего и Полярного Урала представлены ниже (табл. 2). Они свидетельствуют о том, что у корней Калужницы болотной, несмотря на характерную для них способность ко вторичному росту, в высоких широтах имеет место уменьшение поперечных размеров корня, центрального цилиндра и первичной коры, полностью сохраняющейся у генеративных особей. Даже образование вторичных проводящих тканей из камбия, локализованного между тяжами флоэмы и лучами ксилемы в центральном цилиндре корней Калужницы болотной, приводит лишь к незначительным гистологическим изменениям структурных элементов и их ограниченному росту.

Таблица 3

Варьирование размеров топографических зон корневищ у видов грушанковых в центре и на северном пределе уральской части их ареалов

Виды	Топографические зоны корневищ	Показатели			
		Средний Урал		Полярный Урал	
		M ± m (мкм)	CV%	M ± m (мкм)	CV%
<i>Orthilia secunda</i> L.	Первичная кора	358,4 ± 7,5	6,3	128,8 ± 4,5	10,6
	Стела	494,2 ± 6,0	3,7	217,0 ± 4,5	6,3
	Луб	75,6 ± 1,5	6,0	54,6 ± 1,5	8,3
	Древесина	215,6 ± 4,5	6,3	75,6 ± 1,5	6,0
	Сердцевина	203,0 ± 4,5	6,7	86,8 ± 1,5	5,2
<i>Pyrola rotundifolia</i> L.	Первичная кора	429,8 ± 15,1	10,5	390,6 ± 15,1	11,6
	Стела	403,2 ± 3,0	2,3	282,8 ± 3,0	3,2
	Луб	61,6 ± 1,5	7,4	72,8 ± 1,5	6,2
	Древесина	194,6 ± 3,0	4,7	138,6 ± 1,5	3,3
	Сердцевина	147,0 ± 3,0	6,2	74,1 ± 1,5	6,4
<i>Moneses uniflora</i> (L.) A. Gray	Первичная кора	243,6 ± 7,6	9,3	175,0 ± 6,0	10,4
	Стела	257,6 ± 4,5	5,3	189,0 ± 6,0	9,6
	Луб	72,8 ± 1,5	6,2	57,4 ± 3,0	15,8
	Древесина	92,4 ± 1,5	4,9	65,8 ± 1,5	6,9
	Сердцевина	92,4 ± 1,5	4,9	65,8 ± 1,5	6,9

Следует отметить, что для большинства видов травянистых двудольных растений, в отличие от Калужницы болотной и других видов из семейства *Ranunculaceae* Juss., характерна способность корней к активному вторичному росту. Она сохраняется у видов и в экстремальных условиях произрастания, хотя с разной степенью интенсивности. Однако, в экстремальных условиях высоких широт виды покрытосеменных растений устойчиво сохраняют структурное своеобразие подземных органов: корней и корневищ, наглядно отражаемое с помощью «структурных моделей» (Таршис, 2007). Сопоставление варьирования размеров анатомо-топографических зон столоновидных корневищ у трех видов грушанковых (сем. *Pyrolaceae* Dum.) из ценопопуляций в центре и с северных пределов уральской части их ареалов представлено ниже (табл. 3).

Сравнительный анализ структурных особенностей подземных органов покрытосеменных травянистых многолетников из разных условий обитания позволил сделать следующий вывод: в экстремальных условиях высоких широт, у видов, принадлежащих к различным таксонам и жизненным формам, стратегия адаптации проявляется в миниатюризации не только надземных, но и подземных органов и их структур, при сохранении анатомических особенностей («структурных моделей») этих органов.

Литература

- Воронин Н. С. Руководство к лабораторным занятиям по анатомии и морфологии растений. М., 1972. 160 с.
 Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. М., 1984. 424 с.
 Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства *Pinaceae* на Урале). М., 1973. 284 с.
 Серебряков И. Г. Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.-Л., 1964. Т.3. С. 164–205.
 Таршис Л. Г. Анатомия подземных органов высших сосудистых растений. Екатеринбург, 2007. 220 с.
 Чавчавадзе Е. С., Сизоненко О. Ю. Структурные особенности древесины кустарников и кустарничков арктической флоры России. СПб., 2002. 272 с.
 Шилова Н. В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л., 1988. 212 с.

ЭКОЛОГО-КСИЛОТОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА

Умаров М. У.¹, Чавчавадзе Е. С.², Сизоненко О. Ю.²

¹Грозный, Комплексный научно-исследовательский институт РАН

²Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Особенности геологической истории, физико-географического положения, расчлененность рельефа и высотный фактор определяют разнообразие почвенно-климатических и фитоценологических условий Восточного Кавказа, которые в свою очередь, влияют на распределение и режим существования древесной флоры этих территорий. Немалую роль в способности растений осваивать ту или иную природную обстановку играет организация их водопроводящей ткани (древесины). В настоящей работе, на примере 124 видов двудольных покрытосеменных арборифлоры Восточного Кавказа, рассмотрены закономерности распределения растений по трем биотопам в связи со структурными особенностями их древесины и экологией. Изучены растения с биоморфами – дерево, кустарник, кустарничек, лиана – из мезофильных горных лесных ценозов (35 видов), пойменных лесов с низкой относительной влажностью (64 вида) и аридных горных котловин (25 видов). При этом использована оригинальная система кодирования признаков, включающая 16 групп (типов) и 105 их вариантов, по которым проведен сравнительный эколого-ксилотомический анализ представителей трех названных биоценозов, выбранных по степени усиления аридизации условий обитания. Для краткости рассмотрим в статье только некоторые из них.

Состав трахеальных элементов древесины включает 12 вариантов, из которых наиболее распространены три. Так, в направлении от мезофильных горных лесов к пойменным лесным фитоценозам и далее – к аридным котловинам снижается количество видов, сочетающих членики сосудов с волокнистыми трахеидами (50,8%, 36,7%, 29%), но повышается – с трахеидами и волокнами либриформа (13,3%, 13,9%, 29,2%) или только с волокнами либриформа (6,2%, 11,7%, 66,9%). Очевидно, что с переходом от гумидных к аридным местообитаниям, количество комбинаций в составе трахеальных элементов уменьшается, но увеличивается процент видов, содержащих специализированные структуры – волокна либриформа. Одновременное присутствие во вторичной ксилеме менее специализированных трахеид, волокнистых и сосудистых трахеид (25%) диктуется необходимостью дополнительного запаса воды в стеблях растений.

Рисунок расположения сосудов в годичном слое – рассеяннососудистый, полукольцесосудистый, кольцесосудистый и более сложного рисунка, тесно связан со структурно-функциональной характеристикой гидросистемы. С ухудшением водоснабжения, от лесных ценозов к аридным котловинам, количество видов с примитивной рассеяннососудистой древесиной снижается (67,7%, 51,7%, 8,3%), но повышается с более специализированной полукольцесосудистой (20%, 16%, 41%) и, особенно, кольцесосудистой (12%, 31,7%, 50%), что наряду с присутствием либриформа, четко делит элементы вторичной ксилемы на водопроводящие и механические.

Абсолютное большинство видов (90,6%, 87,7%, 83,3%) сравниваемых местообитаний имеют сосуды малого диаметра – до 120 мкм. Сосуды среднего – 120–200 мкм, и более крупного – свыше 200 мкм, диаметра в лесных биотопах единичны, в аридных котловинах – у 12,5% и 4,2% видов соответственно. Перевес узкопросветных сосудов с более плотным их расположением увеличивает силу сцепления водных нитей со стенками, снижая опасность эмболии.

Важным элементом водопроводящей ткани являются перфорационные пластинки члеников сосудов, включающие 7 типов. Во всех изученных нами биотопах наибольшее число видов имеют простые перфорации (66,2%, 88,7%, 95,8%). Членики сосудов с лестничными и, особенно простыми в сочетании с сетчатыми перфорационными пластинками, заметно уменьшаются (29,2%, 10%, 3,3%). Такое перераспределение видов в пользу сосудов с простыми перфорациями оптимизирует водопроводящую функцию древесины, способствуя активному заселению растениями засушливых территорий, а также сложных многоярусных лесных ценозов (Яценко-Хмелевский, Гзырян, 1954; Крамер, Козловский, 1963; Тахтаджян, 1964; Колосова, 1968; Carquist, 1975; Умаров, 1994).

Не меньшую роль в древесине играет межсосудистая поровость, представленная 8 типами. Специализация этого признака шла от более примитивной лестничной поровости через переходную к супротивной и далее – очередной. Если констатировать факт присутствия в нашем материале отдельно взятых типов межсосудистой поровости, без учета их возможных комбинаций, то следует отметить, что во всех трех сравниваемых местообитаниях широко (более 90% видов) представлена очередная поровость, правда в несколько меньшем количестве в горных лесных ценозах. Однако здесь значительно чаще, чем в пойменных лесах и, тем более, аридных котловинах, встречаются виды с супротивной поровостью (50,7%). Усиление аридизации резко снижает наличие видов с участием (в различных сочетаниях) примитивной лестничной поровости, от 8,3% до полного их отсутствия.

Аксиальная паренхима в любом из изученных нами местообитаний отличается наибольшим морфологическим разнообразием, поэтому выделенные 18 вариантов этого признака, для краткости изложения, разделены на три группы: первая включает все формы и комбинации менее специализированной апотрахеальной паренхимы; вторая – формы и комбинации апотрахеальной в сочетании с паратрахеальной паренхимой; третья – формы и комбинации наиболее в эволюционном отношении подвинутой паратрахеальной паренхимы. Результаты анализа показали, что в составе видов горных фитоценозов чаще, чем пойменных лесов и аридных котловин, присутствует апотрахеальная паренхима (66,6%, 38,4%, 25%). Однако, в двух последних местах произрастания чаще отмечено сочетание апотрахеальной и паратрахеальной паренхимы (16,9% видов против 29,9% и 31,7%) или в основном паратрахеальной (21,5%, 31,6%, 33,4%). Форма и количество аксиальной паренхимы в большой степени зависят от условий произрастания и типа биоморфы.

Радиальные лучи, выполняющие в древесине запасную и проводящую функции, по клеточному составу разделены на 5 типов, и все они присутствуют у видов горных лесов, в пойменных – обнаружено четыре типа, горных котловинах – три. Наиболее распространена вторичная ксилема с гетерогенными лучами, отмеченная у видов всех местообитаний (52,3%, 62,5%, 50%). Высока встречаемость более специализированных гомогенных лучей, особенно среди видов пойменных лесов (43,1%, 46,7%, 37,5%). Нередко у видов аридных котловин (20,8%) обнаруживается тенденция к гетерогенности, типичные же гомогенные лучи присутствуют у них реже, чем в лесных фитоценозах (35,4%, 38,4%, 16,7%). Такое явление объясняется большим количеством низкорослых кустарников и почти полным отсутствием деревьев в горных котловинах с их низкой относительной влажностью воздуха и сухими почвами. Заметим, однако, что усмотреть прямую зависимость всего сложного комплекса морфологических признаков лучей от тех или иных условий роста трудно, в связи с различием особей по возрасту, жизненной форме, положению в ценозе, степени вариабельности признаков и т.д. Это относится, в первую очередь, к пойменным лесам, в условиях которых у растений сложился особый комплекс адаптаций или «экологический дуализм», дающий им возможность успешно существовать в среде с непостоянным водным режимом – от затопления в низкой пойме до летней засухи в высокой пойме (Кулагин, 1990; Умаров, Чавчавадзе, 1990; Сизоненко, Чавчавадзе, 2002).

Эколого-анатомический анализ древесных видов показал, что в составе мезофильных горных лесов значительно чаще, чем в пойменных лесах и аридных котловинах, встречаются примитивные признаки – трахеиды, сосудистые и волокнистые трахеиды, лестничные и сетчатые перфорации на боковых и сильно скошенных поперечных стенках члеников сосудов, узкопросветные одиночные и парные сосуды с угловатыми и округлыми поперечными очертаниями, длинные и средней длины клювики у члеников сосудов; лестничная, переходная и супротивная межсосудистая поровость, рассеяннососудистый тип древесины, апотрахеальная аксиальная паренхима, лучи с длинными однорядными окончаниями и др. В аридных условиях все перечисленные признаки встречаются гораздо реже, а сосуды с лестничной перфорацией полностью отсутствуют; в составе древесины видов чаще, чем в двух других местообитаниях, отмечены волокна либриформа (нередко в сочетании с трахеидами и сосудистыми трахеидами), членики сосудов с простыми перфорациями на слабо-скошенных либо поперечных стенках с короткими клювиками или без них, нередко со спиральными утолщениями на внутренних стенках, очередной межсосудистой поровостью; более толстостенные сосуды округлых или овальных поперечных очертаний, образующие группы и более сложные группировки – дендриты, равноидные, ульмоидные, и другие типы. кольцесосудистость и полукольцесосудистость, паратрахеальная аксиальная паренхима, лучи с короткими однорядными окончаниями, либо без них. Результаты выполненных нами исследований во многом согласуются с данными других авторов (Webber I.E., 1936; Яценко-Хмелевский, Гзырян, 1954; Дадашева, 1963; Колосова, 1968; Carlquist, 1975 и др.).

Таким образом, в ходе естественного отбора и приспособительной эволюции в условиях гор Восточного Кавказа сложился определенный набор древесных видов с разнообразными жизненными формами, вторичная ксилема которых не достигла высокого уровня специализации, что, наряду с резко выраженной гетеробатмией повышает экологическую пластичность видов, позволяя им занимать разнообразные экологические ниши.

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, грант № 07-04-01407.

Литература

- Дадашева Ш. Г. Анатомический анализ водопроводящего комплекса вегетативных органов древесно-кустарниковых растений пустынь и полупустынь Азербайджана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1963. 13 с.
Колосова М. И. Строение древесины как фактор биологической конкуренции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1968. 16с.
Крамер П. Д., Козловский Т. Т. Физиология древесных растений. М., 1983. 464 с.
Кулагин А. Ю. Эколого-биологические особенности ив и техногенез. Уфа, 1990. 19 с.
Сизоненко О. Ю., Чавчавадзе Е. С. Анатомия вторичной ксилемы представителей рода *Salix* (*Salicaceae*) из северных районов России // Ботан. журн. 2002. Т. 87. № 6. С. 67–77.
Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.-Л., 1964. 236 с.

Умаров М. У. Влияние структуры древесины на распределение видов дендрофлоры в различных биотопах // Вестн. АН ЧР. 1994. № 1. Грозный, С. 109–120.

Умаров М. У., Чавчавадзе Е. С. Структурные изменения древесины *Periploca graeca* (Asclepiadaceae) в связи с условиями обитания // Бот. журн. 1990. Т. 75, № 5. С. 675–682.

Яценко-Хмелевский А. А., Гзырян М. С. Анатомия древесины и экологическая эволюция двудольных // Вопросы ботаники. Т. 2. М.–Л., 1954. С. 827–839.

Carlquist Sh. Ecological strategies of xylem evolution. Berkeley, 1975. 260 p.

Webber I. E. The woods of sclerophyllous and desert shrubs of California // Amer. J. Bot. 1936. Vol. 23. N 3. P. 181–188.

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ, РОСТ И РАЗВИТИЕ КОЛЕОПТИЛЯ И МЕЗОКОТИЛЯ ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ

Фролов К. Б., Демченко Н. П.

Санкт-Петербург, БИН РАН им. В. Л. Комарова

Колеоптиль и мезокотиль проростков злаков обладают ограниченной продолжительностью жизни и конкретными функциями. Время жизни колеоптиля проростков кукурузы составляет 4–6 дней. К основным функциям колеоптиля относят защиту листьев и апекса побега от повреждений, синтез индолил-3-уксусной кислоты в его верхушке и её транспорт в нижележащие органы и листья. В ходе прорастания зерновок сквозь почву колеоптиль облегчает выход листьев на поверхность. Мезокотиль выполняет транспортную, синтетическую и распределительную функции. В темноте мезокотиль значительно удлиняется, что позволяет вынести апекс побега и листья к поверхности почвы. В верхнем освещенном слое почвы его рост прекращается, дальнейшее развитие проростка происходит за счет роста побега. В мезокотиле происходит тканеспецифический синтез и накопление значительного количества аминокислот, транспорт которых в листья усиливается после прекращения его роста. Через 2–3 недели мезокотиль отмирает (Садыков, 1962).

Физиологи растений часто используют колеоптиль и мезокотиль проростков злаков как модельные объекты. Однако особенности их роста и развития структуры изучены недостаточно. В верхушке колеоптиля овса описана структура тканей и трахеид проводящих пучков (O'Brien, Thimann, 1965). Данные об анатомии мезокотили единичные и не дают полного представления о его строении. Рост мезокотили изучали под действием различных факторов (Mer, Causton, 1967; Фролов и др., 1999). Однако детальные исследования роста, пролиферации и дифференциации клеток разных участков и тканей мезокотили не проводились.

Целью данной работы было изучение анатомического строения, а также особенностей роста и развития колеоптиля и мезокотили проростков кукурузы.

Работу проводили на этиолированных проростках кукурузы гибрида ZPTK. Зерновки промывали мыльной водой, а затем проращивали в темноте при температуре 26 °С. Материал фиксировали смесью Навашина с интервалом 12 ч от момента замачивания до 3-суточного возраста проростков, а на 4 и 5 сут – один раз. Затем материал заключали в Paraplast Plus по общепринятой методике. Готовили серии продольных и поперечных срезов толщиной 7 мкм. Срезы окрашивали по Фельгену и заключали в канадский бальзам. Гидролиз проводили в 5 Н HCl в течение 1,5 ч и окрашивали реактивом Шиффа в течение 2 ч. Клеточные оболочки подкрашивали алциановым синим 8GS в течение 45 мин. В зародыше зерновки колеоптиль и мезокотиль уже сформированы. Коровая паренхима (КП) занимает наибольший объем этих органов. У 3-суточных проростков измеряли длину клеток коровой паренхимы на всем протяжении мезокотили. На продольных срезах каждого мезокотили анализировали 6 рядов клеток в 10–15-ом слоях коровой паренхимы. Каждый ряд клеток был разделен на участки по 250 мкм, начиная от уровня колеоптильного узла. Для каждого срока фиксации исследовали не менее 5 мезокотили. Длину клеток измеряли окулярной линейкой с точностью ± 1,5 мкм.

Структура колеоптиля и мезокотили в сухой зерновке.

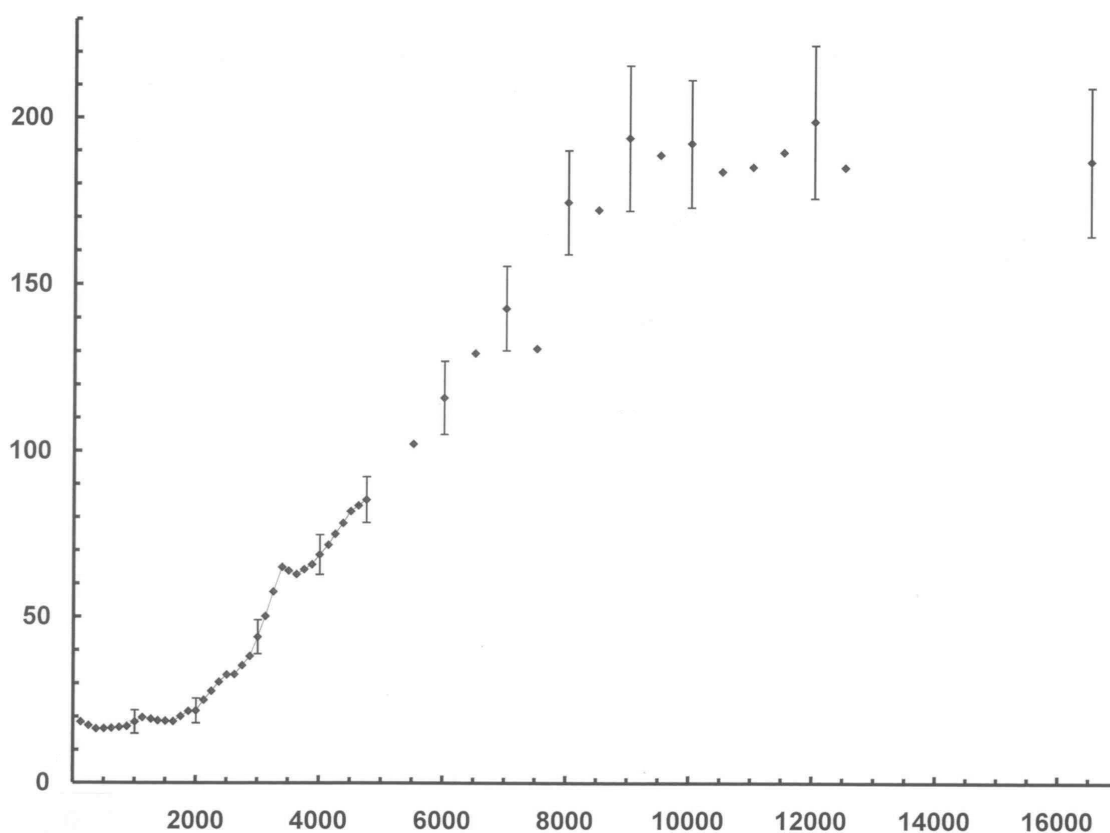
Колеоптиль. Верхушка колеоптиля имеет овальную форму, более широкую со стороны проводящих пучков, а в основании – почти круглый. На расстоянии 0–50 мкм от верхушки колеоптиля клетки КП округлые. В продольном направлении от верхушки колеоптиля к колеоптильному узлу размер клеток КП варьирует незначительно. Клетки наружной эпидермы крупнее клеток внутренней эпидермы и коровой паренхимы. В отличие от клеток КП длина клеток наружной эпидермы варьирует вдоль продольной оси колеоптиля. В основании колеоптиля их длина минимальная, затем она увеличивается к середине и несколько уменьшается к его верхушке. В верхушке колеоптиля ядро в клетках наружной эпидермы лопастное. На участке, где их длина максимальная, ядро имеет вытянутую форму, а в основании колеоптиля – округлую. Во всех участках колеоптиля в наружной эпидерме ядро занимает центральное положение в клетке. Вероятно, ядро в клетках эпидермы эндоредулировано. Колеоптиль имеет два проводящих пучка. Клетки пучков прозенхимные. В пучках некоторых зародышей встречались клетки протоксилемы с вторичными утолщениями клеточной оболочки.

Мезокотиль. На поперечном срезе мезокотиль имеет овальную форму. Эпидерма мезокотилия однослойная. Длина клеток эпидермы одинакова вдоль всей длины мезокотилия и существенно меньше, чем длина клеток эпидермы coleoptilya. Проводящие пучки листьев и coleoptilya сливаются в coleoptильном узле с единственным проводящим пучком мезокотилия. У зародыша проводящий пучок мезокотилия представлен всеми тканями. Наиболее четко прослеживаются продольные ряды клеток метаксилемы с крупными эндоредуплицированными ядрами. По мере удаления от coleoptильного узла длина этих клеток увеличивалась. Флоэма мезокотилия интенсивно окрашивалась.

Рост и делением клеток coleoptilya и мезокотилия в ходе прорастания зерновок. В сухом зародыше длина coleoptilya составляет около 2,4 мм, а мезокотилия – 0,4 мм. В течение 24 ч от начала замачивания зерновок их длина не изменяется. Рост клеток в этих органах начинается через 24 ч от начала замачивания. Через 48 ч длина мезокотилия и coleoptilya была одинаковой и составляла около 5 мм. Длина мезокотилия увеличилась в 12 раз, а coleoptilya – лишь в 2 раза. Через 72 ч длина coleoptilya была уже 9 мм, а мезокотилия – 20 мм. Следовательно, рост клеток мезокотилия происходил более интенсивно, чем в coleoptиле.

В coleoptиле первые деления клеток выявлены через 36 ч от начала замачивания. Максимальное число делящихся клеток обнаружено через 48 ч. К этому времени делящиеся клетки КП и проводящих пучков встречались в нижней половине coleoptilya. Через 3 сут деления клеток наблюдались только в основании coleoptilya. Через 4 сут делящиеся клетки в coleoptиле отсутствовали.

В продольном ряду клеток КП мезокотилия (от узла щитка до coleoptильного узла) сухого семени число клеток было около 30. Средняя их длина равна 13 мкм. Через 36 ч от начала прорастания зерновок их число удваивалось. Наибольшее число делящихся клеток обнаружено через 48 ч. Делящиеся клетки встречались вдоль всей длины мезокотилия. Зона растяжения к этому сроку не была сформирована. В течение третьих суток формировалась меристема и зона растяжения (рис). Средняя длина клеток КП под coleoptильным узлом на протяжении 2 мм не менялась и составляла 20 мкм. Ниже этого участка длина клеток начинала увеличиваться. Рост клеток растяжением происходил в участке 2,0–9,0 мм. К концу зоны растяжения длина клеток была около 185 мкм и ниже не изменялась. Рост мезокотилия в течение третьих суток был максимальный. В последующие сроки длина зоны деления уменьшалась, а переход клеток к росту растяжением начинался раньше (ближе к coleoptильному узлу). В результате этого происходило снижение скорости роста мезокотилия.



Изменение длины клеток коровой паренхимы вдоль продольной оси мезокотилия по направлению от coleoptильного узла к щитковому узлу 3-х суточных этиолированных проростков *Zea mays* L.

По оси абсцисс: расстояние от coleoptильного узла (мкм), по оси ординат: длина клеток (мкм).

Развитие тканей coleoptily и mesokotily в ходе прорастания.

Coleoptиль. В ходе роста и развития проростка структура верхушки coleoptily не изменяется. В этом участке coleoptily ядра эпидермы лопастные, клетки паренхимы округлые. В ходе прорастания на протяжении 500 мкм от верхушки coleoptily клетки КП не делятся. Важной особенностью наружной эпидермы coleoptily является отсутствие клеточных делений на всех этапах роста и развития проростка. Размер клеток и ядер внутренней эпидермы, как и в зародыше, меньше, чем наружной. Через 36 ч от начала замачивания обнаружено начало формирования вторичных утолщений клеточных оболочек ксилемы. По мере роста и развития coleoptily структура проводящих пучков изменяется. На расстоянии 200–300 мкм от верхушки coleoptily пучок состоит только из клеток ксилемы. Клетки флоэмы в пучках выявляются на удалении 300 мкм от верхушки и оказываются окруженными клетками ксилемы. На участке 300–600 мкм проводящий пучок амфизальный. На участке 600–1000 мкм в наружной части пучка уменьшается число ксилемных элементов. На расстоянии 1000 мкм и ниже от верхушки проводящий пучок был уже коллатеральным. Ближе к coleoptильному узлу (на расстоянии 1000–2400 мкм) число ксилемных элементов во внутренней части пучка уменьшается. Ниже этого участка число ксилемных элементов снижается до 12–15 и не изменяется в ниже расположенных участках coleoptily.

Mesokotиль. В верхней части проводящего пучка mesokotily клетки прото- и метаксилемы находятся примерно на одинаковом расстоянии от сердцевидной паренхимы, то есть mesokotиль имеет промежуточное строение между побегом и корнем. Клетки флоэмы mesokotily, в отличие от флоэмы coleoptily, располагаются снаружи, а не внутри проводящего пучка. В нижней части mesokotily расположение клеток ксилемы и флоэмы меняется незначительно. Следовательно, весь mesokotиль представляет собой переходную зону между побегом и корнем. Число рядов клеток прото- и метаксилемы и пучков флоэмы примерно одинаковое (около 20). У 3-суточных mesokотилей длина зон делений клеток в разных тканях различается. В метаксилеме длина зоны деления клеток не превышала 100 мкм. В нижерасположенных клетках метаксилемы происходит эндоредупликация ДНК. Прекращения делений клеток в разных рядах метаксилемы в ходе развития mesokotily происходит в центростремительном направлении. Поэтому, длина клеток в рядах этой ткани, расположенных ближе к центру, больше. Делящихся клеток в протоксилеме в ходе прорастания не обнаружено. Клетки в разных рядах протоксилемы имеют спиральные и кольцевидные вторичные утолщения оболочки. Как и клетки метаксилемы, клетки протоксилемы, расположенные ближе к центру начинают дифференцироваться раньше и не содержат ядер. Флоэма организована в пучки, интенсивно окрашивается, а дифференцировка клеток не завершена. Клетки паренхимы проводящего пучка прозенхимные. Эти клетки интенсивно делятся. В центре проводящего пучка расположена сердцевидная паренхима, размеры клеток которой одинаковы с клетками КП mesokotily. В сердцевидной паренхиме встречаются делящиеся клетки. Клетки эпидермы mesokotily делятся на протяжении 300 мкм, начиная от coleoptильного узла. На протяжении этой зоны число клеток КП, контактирующих с клеткой эпидермы, увеличивается. Вероятнее всего, продолжительность митотического цикла клеток эпидермы больше, чем у клеток наружных слоев КП.

Однако динамика процессов роста, пролиферации и дифференциации клеток coleoptily и mesokotily в ходе прорастания требует дальнейших исследований.

Литература

- Садыков И. М. Биологические особенности прорастания семени кукурузы // Тр. Азерб. НИИ земледелия, 1962. № 12. С. 147–153.
- Фролов К. Б., Демченко Н. П., Полевой В. В. Рост и деление клеток mesokотилей проростков *Zea mays* (Poaceae) в темноте и при освещении красным светом // Бот. журн. 1999. Т. 84. № 6. С. 59–62.
- O'Brien T., Thimann K. V. Histological studies on the coleoptile. I. Tissue and cell types in the coleoptile tip. 1965. Vol. 52. N 9. P. 910–918.
- Mer C. L., Causton D. R. Analytical studies of the growth of the etiolated seedling of *Avena sativa* II. The effects of growth-modifying factors on cell division and extension. // New Phytol. 1967. Vol. 66. N 4. P. 665–681.

СОДЕРЖАНИЕ

СЕКЦИЯ СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА

ПОДСЕКЦИЯ СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ

Бадмаева Н.К., Буинова М.Г. МОРФО-АНАТОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА <i>LEYMUS RACEMOSUS</i> (LAM.) TZVELEV SUBSP. <i>CRASSINERVIUS</i> (KAR. ET KIR.) TZVELEV В ОНТОГЕНЕЗЕ	5
Барыкина Р.П., Луферов А.И. ВОЗРАСТНАЯ И ЯРУСНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НОДАЛЬНОЙ АНАТОМИИ В СЕМЕЙСТВЕ ЛЮТИКОВЫХ (<i>RANUNCULACEAE</i>)	7
Бердибаева Д.Б. КСЕРОМОРФНЫЕ ПРИЗНАКИ В СТРОЕНИИ СТЕБЛЯ ЗЛАКОВ ПУСТЫНИ КЫЗЫЛКУМ	8
Бобров А.В., Романов М.С., Меликян А.П. СТРУКТУРА ПЛОДОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ <i>RHAPIS</i> L. FIL. (<i>ARECACEAE</i> — <i>CORYPHOIDEAE</i>)	10
Бойко Э.В. СЕМЕННАЯ КОЖУРА ПЛОДОВ СЕМЕЙСТВА <i>ASTERACEAE</i>	13
Бондаренко О.В., Блохина Н.И. ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ДРЕВЕСИНЫ <i>LARIX CAJANDERI</i> (<i>PINACEAE</i>)	16
Величкин Э.М., Панасенко Н.Н., Аверина М.Э., Сафенко И.Б. АНАТОМИЯ РАХИСА У ВИДОВ <i>DRYOPTERIS</i> ADANS., <i>GYMNOCARPUM</i> NEWM., <i>POLYSTICHUM</i> ROTH В ЦЕЛЯХ ИХ ДИАГНОСТИКИ И СИСТЕМАТИКИ	18
Гаврилова В.А., Соколова Е.А., Яковлева Е.А. МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОБЕГА КОРОТКОСТЕБЕЛЬНЫХ ФОРМ ПОДСОЛНЕЧНИКА (<i>HELIANTHUS ANNUUS</i> L.)	21
Гаврилова О.А. МОРФОЛОГИЯ КРИПТОПОРОВЫХ И ТРЕХБОРОЗДНО-ОРОВЫХ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ВИДОВ РОДА <i>TETRACERA</i> (СЕМ. <i>DILLENIACEAE</i>)	23
Глазунова К.П. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКТАРНИКА В ЦВЕТКАХ ФАКУЛЬТАТИВНО-АПОМИКТИЧЕСКИХ МИКРОВИДОВ ГРУППЫ <i>ALCHEMILLA VULGARIS</i> L. S. L. (<i>ROSACEAE</i>)	27
Державина Н.М. ТИПЫ АНАТОМИИ ВАЙИЙ ПАПОРОТНИКОВ И ВОЗМОЖНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИХ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ЭВОЛЮЦИИ	29
Еремин В.М., Копанина А.В. АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ ВИДОВ РОДА <i>QUERCUS</i> L. (<i>FAGACEAE</i> DUMORT.), ОБИТАЮЩИХ НА САХАЛИНЕ И КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВАХ	31
Ефремов А.Н. СЕКРЕТОРНЫЕ ТКАНИ ГИНЕЦЕЯ <i>STRATIOTES ALOIDES</i> L. (<i>HYDROCHARITACEAE</i> JUSS.)	33
Жемчужова И.В., Галкин М.А. АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА <i>POLYGALA</i> L., ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА	36
Жукова О.В., Загайнова Е.С., Готов Н.В. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ <i>ALCHEMILLA GRACILIS</i> ORIZ В ЭКОЛОГИЧЕСКИ КОНТРАСТНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ	37
Иванов А.М. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА СПОРОФИЛЛА АНТОФИТОВ	41
Иванова А.Н., Муравник Л.Е., Шевчук С.В. РАЗНООБРАЗИЕ СЕКРЕТОРНЫХ СТРУКТУР У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА <i>ERICACEAE</i>	42
Костина О.В., Муравник Л.Е. ЖЕЛЕЗИСТЫЕ ВОЛОСКИ ПРИЛИСТНИКОВ <i>GALIUM APARINE</i> (<i>RUBIACEAE</i>): МОРФОЛОГИЯ, УЛЬТРАСТРУКТУРА И ГИСТОХИМИЯ	45
Котина Е. Л. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА <i>ARALIACEAE</i>	47
Кравцова Т.Н., Меликян А.П. СТРОЕНИЕ ПЛОДА <i>LOZANELLA ENANTIOPHYLLA</i> (D.SM.) KILLIP & MORTON (<i>URTICALES</i>) В СВЯЗИ С ТАКСОНОМИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ РОДА	50
Круглов Д.С., Ханина М.А. МИКРОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА <i>PULMONARIA</i> L.	53
Матюхин Д.Л. ПОЛИМОРФИЗМ ЛИСТЬЕВ В РОДАХ <i>SHAMAEUCYPARIS</i> SPACH И <i>THUJA</i> L.: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ	55
Меликян А.П., Романов М.С., Бобров А.В. СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ РОДА <i>CAMELLIA</i> L. (<i>THEACEAE</i>)	56
Муравник Л.Е., Шаварда А.Л. ПЕЛЬТАТНЫЕ ТРИХОМЫ ПЕРИКАРПИЯ У <i>PTEROCARYA RHNOIFOLIA</i> (<i>JUGLANDACEAE</i>): МОРФОЛОГИЯ, УЛЬТРАСТРУКТУРА, ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ	59

Нуралиев М.С., Оскольский А.А. СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЦВЕТКА <i>TUPIDANTHUS CALYPTRATUS</i> И БЛИЗКИХ К НЕМУ ВИДОВ <i>SCHEFFLERA</i> И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ПУТЕЙ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОЛИМЕРНОГО ЦВЕТКА В СЕМЕЙСТВЕ <i>ARALIACEAE</i>	61
Озерова Л.В., Тимонин А.К. УНИФАЦИАЛЬНЫЕ И СУБУНИФАЦИАЛЬНЫЕ ЛИСТЬЯ КРЕСТОВНИКОВ НЕ СВЯЗАНЫ «ЗАКОНОМ ВАРЬИРУЮЩИХ ПРОПОРЦИЙ»	64
Паутов А. А., Яковлева О. Б., Сапач Ю. О. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ПЕРИСТОМАТИЧЕСКИХ КОЛЕЦ В ЭПИДЕРМЕ ЛИСТА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ	67
Полева С. В., Золала Х. ОСОБЕННОСТИ ПАЛИНОМОРФОЛОГИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА <i>SAMPANULACEAE</i> S.L.	69
Реимова Г.Е. О МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКАХ ЦВЕТКА <i>ALLIUM OSCHANINI</i> (SEC. СЕРА, <i>ALLIACEAE</i>)	72
Романова М.А., Науменко А.Н., Евкайкина А.И. СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЫ НЕСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ ОПРЕДЕЛЯЮТСЯ ОРГАНОГЕННОЙ РИТМИКОЙ И НЕ ВЛИЯЮТ НА ОСОБЕННОСТИ АПИКАЛЬНОГО МОРФОГЕНЕЗА	74
Романов М.С., Бобров А.В., Романова Е.С. АНАТОМИЯ ПЕРИКАРПИЯ <i>ANAXAGOREA</i> A. ST.-HIL. (<i>ANNONACEAE</i>)	76
Сорокин А.Н. СТРОЕНИЕ СЕМЯН И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА <i>KETELEERIA</i> CARRIERE (<i>PINACEAE</i>)	79
Трусов Н.А., Сазонова Л.И. НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПРИСЕМЯННИКОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ <i>EUONYMUS</i> L. И <i>CELASTRUS</i> L. (<i>CELASTRACEAE</i> R. BR.)	81
Филоненко А.В., Пескова И.М. СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>DIPLOPTERYS</i> A. JUSS. (<i>MALPIGHIACEAE</i>)	83
Хасаева З.Б., Асадулаев З.М., Залибеков М.Д. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПЛОДОВ <i>CORYLUS COLURNA</i> L. В ДАГЕСТАНЕ	86
Шорина Н.И. ВЛИЯНИЕ АНГИОСПЕРМЦЕНТРИЗМА НА ПРЕПОДАВАНИЕ БОТАНИКИ	89
Яковлева О.В. ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СЛИЗЕПРОИЗВОДЯЩИХ КЛЕТОК И ИХ ВЗАИМОСВЯЗЬ С ДРУГИМИ СТРУКТУРАМИ ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ	91
ПОДСЕКЦИЯ ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ	
Антонова И.О., Белова О.А. К ВОПРОСУ О ВЫДЕЛЕНИИ АРХИТЕКТУРНЫХ ЕДИНИЦ КРОНЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ	94
Бездева Т.А., Ван Г.В. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ ХРЕБТА МЯО-ЧАН (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)	96
Безр А.С., Барыкина Р.П. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ПОЛЫНЕЙ, ИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ И НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ	98
Бобров Ю.А. ВТОРАЯ ЛИНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ В СЕМ. ВЕРЕСКОВЫЕ (<i>ERICACEAE</i>)	100
Вишницкая О. Н., Савиных Н. П. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОМОРФ НЕКОТОРЫХ СПЛАВИНООБРАЗУЮЩИХ ГИГРОГЕЛОФИТОВ	103
Ермошкин А.В. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ СКАЛ И КАМЕНИСТЫХ СКЛОНОВ СРЕДНЕГО И НИЖНЕГО АМУРА	105
Жданова С.О., Савиных Н.П. ПОЧКИ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ВИНОГРАДА ДЕВИЧЬЕГО ПЯТИЛИСТОЧКОВОГО (<i>Partenocissus quinquefolia</i> (L.) PLANCH.)	107
Калинкина В.А. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ <i>TRIFOLIUM LUPINASTER</i> L. НА ТЕРРИТОРИИ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ	110
Колдаева М.Н. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ СКАЛЬНОЙ ФЛОРЫ ЮГА ПРИМОРСКОГО КРАЯ	112
Коровкин О.А. СТРУКТУРА ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ КЛОНОВ СТОЛОНООБРАЗУЮЩИХ РАСТЕНИЙ	114
Курченко Е.И. МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЗЛАКОВ И ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ	117
Мазина Е.В., Савиных Н.П. О ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЕ ТУРЧИ БОЛОТНОЙ	120
Мазуренко М.Т. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОДУЛЕЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ	123
Недосеко О.И., Трифонова С.Н. НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИВЫ ВИНОГРАДОВА (<i>SALIX VINOGRADOVII</i> A. SKVORTS.) В ПРЕДЕЛАХ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ, ЕЕ БИОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ПОБЕГОВАЯ СТРУКТУРА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ	125
Николаева Н.Н., Запезалова Д.С. СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОДНОЛЕТНИХ СЕЯНЦЕВ БЕРЕЗЫ	128
Петрова С.Е., Барыкина Р.П. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ НЕКОТОРЫХ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ЗОНТИЧНЫХ	131

Полозова Т.Г. ПОДУШКОВИДНЫЕ РАСТЕНИЯ ЧУКОТСКОЙ ТУНДРЫ	132
Прокопьева Л.В., Глотов Н.В. ФОРМИРОВАНИЕ И РАЗВИТИЕ ПАРЦИАЛЬНЫХ КУСТОВ <i>VACCINIUM VITIS-IDAEA</i> L. НА НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА	135
Савиных Н.П., Мальцева Т.А. ПОБЕГОВАЯ СИСТЕМА НЕКОТОРЫХ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ С ПОЗИЦИЙ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ	138
Силаева Ж.Г., Державина Н.М., Ковынева С.В. ОНТОГЕНЕЗ И ФАЗЫ МОРФОГЕНЕЗА СПОРОФИТА <i>POLYPODIUM VIANEI</i> SCHMAKOV	141
Степанова А.В., Оскольский А.А. СТРОЕНИЕ ВТОРИЧНОЙ КСИЛЕМЫ ЭПИГЕОГЕННЫХ КОРНЕВИЩ НЕКОТОРЫХ ТРАВЯНИСТЫХ ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ	144
Фатьянова Е.В., Антонова И.С. РАЗВИТИЕ ФОРМЫ КРОНЫ <i>DIOSPYROS LOTUS</i> L. НА ОСНОВЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ РАЗНЫХ ТЫПОВ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ	146
Цуцупа Т.А. СТАНОВЛЕНИЕ БИОМОРФЫ <i>HIPPOCREPIS EMERUS</i> (L.) LASSEN SUBSP. <i>EMEROIDES</i> (BOISS. ET SPRUNER) LASSEN В ПРОЦЕССЕ ОНТОГЕНЕЗА	149
Шабалкина С.В., Савиных Н.П. ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ У ВОДНОЙ ФОРМЫ <i>RORIPPA AMPHIBIA</i> (L.) BESS	152
м	
ПОДСЕКЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ	
Бажина Е.В. ОСОБЕННОСТИ МОРФОСТРУКТУРЫ КРОНЫ ДЕРЕВЬЕВ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ГОР ЮЖНОЙ СИБИРИ	155
Баранова Е.Н., Гулевич А.А. ЭФФЕКТ ЗАЩЕЛАЧИВАНИЯ НА СТРУКТУРНУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ЯДЕР И ЯДРЫШЕК КЛЕТОК ПОБЕГОВОЙ И КОРНЕВОЙ МЕРИСТЕМЫ ПШЕНИЦЫ ПРИ ПРОРАСТАНИИ	158
Бойко Т.А. ИНТЕГРИРОВАННЫЙ ПОДХОД К ПРОЦЕССУ МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ	161
Бутник А.А., Нигманова Р.Н. ОНТОГЕНЕЗ РАСТЕНИЙ КАК ОБЪЕКТ МОНИТОРИНГА ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ В АРИДНОЙ ЗОНЕ	163
Васильев Б.Р., Диалло Т.И., Васильева Б.А., Телепова-Тексье М.Н. СТРОЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТА <i>ABELMOSCHUS CAILLEI</i> (A. CHEV.) STEVELS В ГВИНЕЕ	166
Веселкин Д.В. ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СОПРЯЖЕННОСТЬ МЕЖДУ МОРФОЛОГИЧЕСКИМИ ПРИЗНАКАМИ И УРОВНЕМ МИКОРИЗАЦИИ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ВСХОДОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ	168
Вознесенская Е.В., Котеева Н.К., Эдвардс Д. ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ХЛОРЕНХИМЫ И ЭКСПРЕССИЮ ОСНОВНЫХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ В СЕМЯДОЛЯХ C ₄ ВИДОВ С РАЗНЫМ ТИПОМ АНАТОМИИ	171
Герлинг Н.В. ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ МОРФОСТРУКТУРЫ <i>JUNIPERUS SIBIRICA</i> BURGD. НА ЗАПАДНОМ МАКРОСКЛОНЕ СЕВЕРНОГО УРАЛА	173
Демченко К.Н., Цыганов В.Е., Демченко Н.П., Борисов А.Ю. СТРУКТУРНЫЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПРИМОРДИЕВ КОРНЕВЫХ КЛУБЕНЬКОВ С НЕДЕТЕРМИНИРОВАННЫМ ТИПОМ РАЗВИТИЯ	176
Демченко Н.П., Калимова И.Б. ВЛИЯНИЕ НИКЕЛЯ НА ПРОЦЕССЫ МОРФОГЕНЕЗА КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ	179
Дорджиева В.И. ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА И СТРОЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНОГО ГОДИЧНОГО ПОБЕГА КАМФОРΟΣМЫ МОНПЕЛИЙСКОЙ (<i>CAMPOROSMA MONSPELACUM</i> L.)	182
Евстюгин А.С. ОСОБЕННОСТИ ФИЗИОЛОГИИ И МОРФОЛОГИИ ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ РАЗНЫХ ТИПОВ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ	183
Жалдак С.Н. ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ СТЕПЕНИ ЗАСОЛЕНИЯ ПОЧВЫ НА КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ УСТЬИЧНОГО КОМПЛЕКСА <i>SALICORNIA EUROPAEA</i> L.	185
Жапакова У.Н., Бутник А.А., Аишурметов О.А., Матюнина Т. Е. АДАПТИВНЫЕ ПРИЗНАКИ РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП ПУСТЫНИ КЫЗЫЛКУМ	187
Жуйкова Т.В., Безель В.С. ХАРАКТЕРИСТИКА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ВЕГЕТАТИВНОЙ И ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ ПОТОМСТВА <i>TARAXACUM OFFICINALE</i> S. L., ВЫРАЩЕННОГО В УСЛОВИЯХ ВЫРОВНЕННОГО ПОЧВЕННОГО ФОНА	190
Зверева Г. К. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК ЗЛАКОВ ФЕСТУКОИДНОГО ТИПА	192
Копанина А.В., Еремин В. М. СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОРЫ СТЕБЛЕЙ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ АРБОРИФЛОРЫ ОСТРОВА КУНАШИР В УСЛОВИЯХ ГИДРОСОЛЬФАТНОЙ АКТИВНОСТИ ВУЛКАНА МЕНДЕЛЕЕВА	195
Котеева Н.К., Вознесенская Е.В., Берри Дж., Эдвардс Дж. ЛОКАЛИЗАЦИЯ ОСНОВНЫХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ И ИХ МРНК В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ ЛИСТА C ₄ РАСТЕНИЙ	198

Кравкина И.М. СТРУКТУРНАЯ РЕАКЦИЯ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ НА УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ	199
Кумахова Т.Х. СТРУКТУРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ КЛЕТОК ПЛОДОВ <i>MALUS DOMESTICA</i> (<i>ROSACEAE</i>) К УСЛОВИЯМ ГОР НА РАННИХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ	202
Лапиров А.Г. ОНТОГЕНЕЗ НАЗЕМНОЙ И ПОГРУЖЕННОЙ ФОРМЫ ЧАСТУХИ ЗЛАКОВОЙ (<i>ALISMA GRAMINEUM</i> L.) КАК АДАПТАЦИЯ К СПЕЦИФИЧЕСКОЙ СРЕДЕ ОБИТАНИЯ	205
Мигалина С.В. Иванова Л.А. ИЗМЕНЕНИЕ РАЗМЕРОВ ЛИСТЬЕВ БЕРЕЗ <i>BETULA PENDULA</i> И <i>B. PUBESCENS</i> ВДОЛЬ ШИРОТНОГО ГРАДИЕНТА НА УРАЛЕ	208
Мирославов Е.А., Котеева Н.К., Бармичева Е.М., Ходорова Н.В. УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСНОВЫ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ УМЕРЕННЫХ ШИРОТ НА ДЕЙСТВИЕ ХОЛОДА КАК СТРЕССОРА И КАК ТРИГГЕРА ИХ РАЗВИТИЯ	211
Николаевская Т.С., Лебедева О.Н. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ <i>FESTUCA PRATENSIS</i> HUDS.	212
Очирова К.С., Паутов А.А., Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю. ПУТИ СТРУКТУРНОЙ АДАПТАЦИИ ПОЛЫНЕЙ К УСЛОВИЯМ КАЛМЫКИИ	215
Рожнова Е. К., Ковригина Л.И. ВНУТРИПОБЕГОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ АУКСИБЛАСТОВ <i>BETULA PENDULA</i> ROTH.	218
Романова И.Г., Ковригина Л.И. ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ НА СТРОЕНИЕ ОЧЕРЕДНЫХ МЕТАМЕРОВ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ <i>SORBUS SIBIRICA</i> HEDL.	220
Садыкова Г.А., Асадулаев З. М. ХАРАКТЕР И ТЕМПЫ РОСТА ПОБЕГОВ <i>JUNIPERUS OBLONGA</i> (VIEB.) НА ГУНИБСКОМ ПЛАТО (ДАГЕСТАН)	223
Салмин С.А. ВЛИЯНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА ФОРМИРОВАНИЕ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ У ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ	226
Скупченко В.Б. МОРФОГЕНЕЗ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМ ПОБЕГОВ <i>PINACEAE</i>	228
Таришис Л.Г., Таришис Г.И. МИНИАТЮРИЗАЦИЯ СТРУКТУР У РАСТЕНИЙ КАК АДАПТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ ВИДОВ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ	232
Умаров М.У., Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю. ЭКОЛОГО-КСИЛОТОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА	235
Фролов К.Б., Демченко Н.П. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ, РОСТ И РАЗВИТИЕ КОЛЕОПТИЛЯ И МЕЗОКОТИЛЯ ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ	237

СЕКЦИЯ ЭМБРИОЛОГИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ

Анисимова Г.М. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ <i>VACCINIUM ULIGINOSUM</i> (<i>ERICACEAE</i>)	243
Аиурметов О.А., Матюнина Т.Е., Жапакова У.Н., Хамраева Д.Т., Халбекова Х.У. ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ ВИДОВ <i>ZYGORHYLLACEAE</i> И <i>CHENOPODIACEAE</i> ПУСТЫНИ КЫЗЫЛКУМ	245
Бабро А.А., Шамров И.И. РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ГИНЕЦЕЯ И СЕМЯЗАЧАТКА У <i>RHODODENDRON SCHLIPPENBACHII</i> (<i>ERICACEAE</i>)	248
Батова Ю.В., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ <i>ALOPECURUM PRATENSIS</i> И <i>RHILEUM PRATENSE</i> В УСЛОВИЯХ КАРЕЛИИ	251
Бубеев Н.Н. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГИГАНТСКИХ ХРОМОСОМ В АНТИПОДАХ ПШЕНИЦЫ	253
Вережагина В. А., Колясникова Н.Л., Новоселова Л.В. ЭМБРИОЛОГИЯ МНОГОЛЕТНИХ И ОДНОЛЕТНИХ ВИДОВ РОДА <i>MEDICAGO</i> (<i>FABACEAE</i>)	256
Вишнякова М.А. ЭВОЛЮЦИЯ СТРУКТУРНЫХ МЕХАНИЗМОВ РЕАКЦИИ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ	259
Воронова О.Н. АНОМАЛИИ В РАЗВИТИИ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ ПОДСОЛНЕЧНИКА	262
Гончарова Э.А. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СТРЕССЫ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ У РАСТЕНИЙ В РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПЕРИОД	265
Жинкина Н.А., Батыгина Т.Е. К ЭМБРИОЛОГИИ <i>SIDERITIS CATTILARIS</i> (<i>LAMIACEAE</i>)	266
Зимницкая С.А., Кутлунина Н.А. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ ОДНОЛЕТНИХ И МНОГОЛЕТНИХ БОБОВЫХ	267
Кашин А.С., Юдакова О.И., Кочанова И.С., Полянская М.В., Миндубаева А.Х. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАФЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА В СЕМЕЙСТВАХ <i>ASTERACEAE</i> И <i>ROSACEAE</i> (НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ ФЛОРЫ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ)	269
Ковалёва Л.В., Тимофеева Г.В., Воронков А.С., Захарова Е.В.*, Андреев И.М. ФАКТОРЫ ПРОРАСТАНИЯ И РОСТА <i>IN VITRO</i> МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА ПЕТУНИИ	272

Кутлунина Н.А., Зимницкая С.А., Жеребцова М.И. ПРОЦЕССЫ СТЕРИЛИЗАЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ВЕГЕТАТИВНО ПОДВИЖНЫХ РАСТЕНИЙ	275
Лабутина М.В., Пузырькина М.В., Смертина Н.А. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ КУПЕНЫ МНОГОЦВЕТКОВОЙ В УСЛОВИЯХ МОРДОВИИ	277
Матюнина Т.Е., Рахимова Н.К. ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ И СТРУКТУРЫ ПЫЛЬНИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА <i>HAPLOPHYLLUM</i> (RUTACEAE)	279
Милюкова Н.А. МУТАЦИЯ ТОМАТА <i>LANCEOLATA</i> : ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ, ЭФФЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С ДРУГИМИ ГЕНАМИ, КОНТРОЛИРУЮЩИМИ ТИП ЛИСТА	281
Миндубаева А.Х., Шакина Т.Н., Кашин А.С. ИССЛЕДОВАНИЯ МИКРО- И МЕГАГАМЕТОФИТА У НЕКОТОРЫХ СОРТО- И ВИДООБРАЗЦОВ <i>FESTUCA RUBRA</i> , <i>F. PRATENSIS</i> И <i>F. ARUNOLINACEAE</i>	283
Носкова Н.Е., Третьякова И.Н. ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКЦИИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ АДАПТАЦИИ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНИВШЕГОСЯ КЛИМАТА СИБИРИ	285
Осипова М.А., Долгих Е.А., Лутова Л.А. МЕРИСТЕМ-СПЕЦИФИЧНЫЕ ГЕНЫ В РАЗВИТИИ КЛУБЕНЬКА ГОРОХА	288
Полянская М.В., Кашин А.С. ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ <i>ARTEMISIA</i> (ASTERACEAE)	289
Родионова Г.Б. ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ СЕМЕЙСТВ <i>BRASSICACEAE</i> И <i>CAPPARACEAE</i> В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ	291
Толубеева В.И., Амелин А.В. ОСОБЕННОСТИ СЕМЯОБРАЗОВАНИЯ У РАЗНЫХ МОРФОГЕНОТИПОВ <i>PISUM SATIVUM</i>	294
Торшилова А.А. МИКРОСПОРОГЕНЕЗ И ФОРМИРОВАНИЕ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА У <i>DIOSCOREA NIPPONICA</i> (<i>DIOSCOREACEAE</i>)	296
Третьякова И.Н. СХОДСТВО И РАЗЛИЧИЯ ЗИГОТИЧЕСКОГО И СОМАТИЧЕСКОГО ЭМБРИОГЕНЕЗА СИБИРСКИХ ВИДОВ ХВОЙНЫХ	298
Ходачек Е.А. ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКЦИИ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ АРКТИКИ И ИХ РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ	300
Чабан И.А. ГЕНЕЗИС АНТИПОДАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА ПШЕНИЦЫ	302
Шамров И.И. ЧЕРТЫ СХОДСТВА В РАННЕМ МОРФОГЕНЕЗЕ СПОРАНГИЕВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ	306
Яндовка Л.Ф., Шамров И.И. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МИКРОСПОРОГЕНЕЗА У ВИДОВ <i>CERASUS</i> (<i>ROSACEAE</i>)	309

Научное издание

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

Материалы всероссийской конференции

ЧАСТЬ 1

**СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА
ЭМБРИОЛОГИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ**

Материалы публикуются в авторской редакции

Ответственные за выпуск:

Крышень А.М.

Сысоева М.И.

Фото И. Георгиевского

Рисунок на обложке Т. Анненкова

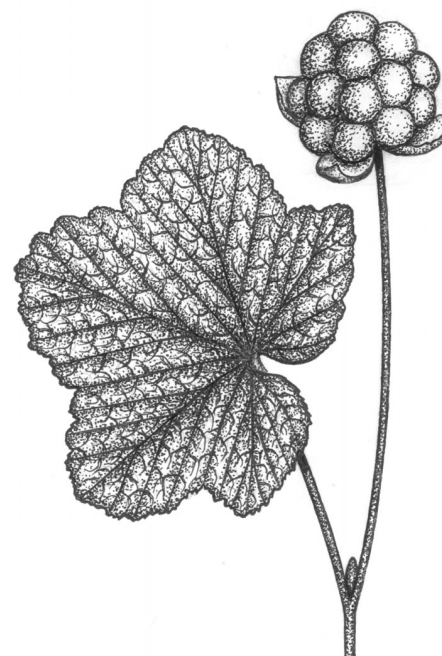
Сдано в печать 14.08.08 г. Формат 60x84¹/₈. Гарнитура Times New Roman.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 38,0 Усл. печ. л. 37,2. Тираж 400 экз.
Изд. № 107. Заказ № 736.

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50



РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

XII съезд



**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

(Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.)

ЧАСТЬ 1

Петрозаводск
2008

РУССКОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО
ОТДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКИХ НАУК РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ НАУК
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН
САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР РАН
ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ



XII съезд
РУССКОГО БОТАНИЧЕСКОГО ОБЩЕСТВА

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

**МАТЕРИАЛЫ ВСЕРОССИЙСКОЙ КОНФЕРЕНЦИИ
(Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.)**

Часть 1

**СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА
ЭМБРИОЛОГИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ**

ПЕТРОЗАВОДСК
2008

УДК 58

ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА: Материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22–27 сентября 2008 г.). Часть 1: Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. 320 с.

ISBN 978-5-9274-0329-5

В 6 книгах представлены материалы Всероссийской научной конференции «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века», проведенной в рамках XII съезда Русского ботанического общества. Их содержание отражает состояние современной ботанической науки в России. Распределение материалов по 17 секциям проведено программным комитетом с учетом мнения авторов. Материалы каждой секции являются фактически самостоятельными сборниками статей, и все они в свою очередь сгруппированы в 6 частей. Часть 1 – «Структурная ботаника», «Эмбриология и репродуктивная биология». Часть 2 – «Альгология», «Микология», «Лихенология», «Бриология». Часть 3 – «Молекулярная систематика и биосистематика», «Флора и систематика высших растений», «Палеоботаника», «Культурные и сорные растения», «Ботаническое ресурсосведение и фармакогнозия», «Охрана растительного мира». Часть 4 – «Сравнительная флористика», «Урбанофлора». Часть 5 – «Геоботаника». Часть 6 – «Экологическая физиология и биохимия растений», «Интродукция растений».

Редакционная коллегия:

Батыгина Т.Б., Жинкина Н.А., Иванова А.Н., Мирославов Е.А., Муравник Л.Е.,
Паутов А.А., Сысоева М.И., Торшилова А.А., Шамров И.И., Яковлева О.В.

Съезд и Конференция проведены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований, Президиума РАН, Отделения биологических наук РАН, Санкт-Петербургского научного центра РАН, Карельского научного центра РАН

ISBN 978-5-9274-0329-5

© Карельский научный центр РАН, 2008
© Коллектив авторов, 2008

С Е К Ц И Я

**ЭМБРИОЛОГИЯ
И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ**



РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ *VACCINIUM ULIGINOSUM* (ERICACEAE)

Анисимова Г.М.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л.Комарова РАН

Голубика топяная (*Vaccinium uliginosum*) – ценное ресурсное (лекарственное и пищевое) растение сем. *Ericaceae*. Биология развития этого вида изучена недостаточно. В литературе имеются данные по некоторым аспектам репродуктивной биологии растений *V. uliginosum*, произрастающих в Бельгии (Jasquemart, 1996; Jasquemart, Thompson, 1996; Albert et al., 2005), Московской (Баландина, 1983), Мурманской (Синская, Щенкова, 1928; Комалетдинова и др., 2002; Комалетдинова, 2004; Лянгузова, Мазная, 1996; Лянгузова и др., 1999), Ленинградской областях, Карелии (Синская, Щенкова, 1928; Куприянова, Алешина, 1978; Лянгузова и др., 1999), на Сахалине (Ишин и др., 1979), Украинском Полесье (Кондратюк, Шабарова 1968). Имеются сведения о строении зрелых пыльцевых зерен (Куприянова, Алешина, 1978), зрелых семян (Никитин, Панкова, 1982; Комалетдинова и др., 2002; Комалетдинова, 2004; Anisimova, 2005). Однако эмбриология этого вида подробно не изучена.

Наблюдения и сбор материала (бутоны, цветки, завязи, плоды) проводились в Ленинградской обл. (Кировский, Лужский районы) в период с 2004–2007 гг. Материал обрабатывали по общепринятой методике (Паушева, 1974). Статистическая обработка полученных данных проводилась с использованием программы «Microsoft Office Excel 2003».

В июне-июле в пазухе 2–3 верхних листьев годовичного побега закладываются генеративные почки. В каждой почке формируется 1–4, чаще 1–2 бутона. В третьей декаде апреля – первой декаде мая следующего вегетационного периода происходит дальнейшее развитие бутонов. Цветение начинается в третьей декаде мая и заканчивается в конце июня.

Цветки у *V. uliginosum* различаются по строению. Это проявляется, прежде всего, в вариативности числа членов всех органов цветка. Чашечка почти полностью срастается с завязью. Зубцы чашечки (4–6, реже 3 или 7) одинаковые (чашечка 4–5 зубчатая) либо различаются размерами и формой (чашечка 3-, 6-, 7- зубчатая). Венчик колокольчатый, беловато-зеленый или бледно-розовый, сростнолепестный, кроме апикальной части, и состоит из 4–5 лепестков.

В цветке развивается от 7 до 11 тычинок, но чаще их 8. Тычиночная нить имеет слабовыраженный S-образный изгиб и на поперечном срезе овально-продолговатая. Связник как ее продолжение соединяет теки лишь в средней части пыльника. В апикальной части пыльников тычинок формируются два трубчатых отростка, каждый из которых к моменту созревания пыльцы вскрывается апикальной воронковидной порой. Отростки одинаковые по длине либо один немного короче. Как и у многих видов сем. *Ericaceae* (Hermann, Palser, 2000), на каждой теке пыльника выше связника в направлении трубчатых отростков развивается иглоподобный придаток. Придатки располагаются под углом и направлены наружу к стенке венчик, способствуя высыпанию пыльцы при проникновении насекомых в цветок.

Сформированная стенка пыльника состоит из эпидермы, эндотеция, 1–2 средних слоев и тапетума. Тапетум секреторного типа, нерегулярно двуслойный, его клетки 1–2 ядерные. Зрелые пыльцевые зерна 2 клеточные, 3-бороздные, сохраняются в тетрадах, иногда встречаются одиночные пыльцевые зерна.

Гинецей в области столбика и верхней части завязи – паракарпный, тогда как в середине и основании завязи – синкарпный. Завязь нижняя, 1-гнездная вверху и 4-гнездная, реже 3–5-гнездная в средней и нижней частях. Многочисленные семязачатки развиваются на головчатовидных плацентах разной морфологической природы: париетальных – в верхней части и центрально-угловых – в направлении основания завязи. Сформированные семязачатки геми-кампилотропные, унитегмальные. Интегумент в средней части сформированного семязачатка 5–6-слойный. Зародышевый мешок формируется из халазальной мегаспоры линейной тетрады по Polygonum-типу. Микропилярная часть зародышевого мешка расширена. Яйцевой аппарат состоит из яйцеклетки и двух синергид грушевидной формы. Нитчатый аппарат в синергидах не выявляется. Центральная клетка в средней части окружена интегументальным тапетумом. В халазальной части зародышевый мешок постепенно сужается. 3 антиподы располагаются линейно, реже Т-образно. Эндосперм развивается по целлюлярному типу и имеет терминальные гаустории. Микропилярный гаусторий 4-клеточный, а халазальный 2-клеточный. Клетки обоих гаусториев многоядерные, имеют 2–4 ядра. Зародыш развивается по Solanad-типу. В зрелом семени он слегка изогнут, цилиндрический, дифференцирован на две короткие семядоли, апекс стебля, гипокотиль и зародышевый корень с чехликом.

Как и у других ранее изученных видов *Vaccinium* (*V. myrtillus*, *V. vitis-idaea* – Анисимова и др., 2005; Anisimova, 2006; Анисимова, 2007), в плодах *V. uliginosum*, собранных в период диссеминации, семена различаются по размеру, цвету, морфологии и анатомическому строению. На основании этих признаков были выделены 3 фракции семян: крупные, средние и мелкие и подфракции подфракции: крупные выполненные, крупные невыполненные, средние выполненные, средние невыполненные. Характеристика фракций у этих видов сходна, однако соотношение семян различных фракций различается (табл. 1).

Таблица 1

Фракции и подфрак- ции семян	Размер семени, мм									% се- мян в пло- де
	Длина			Ширина			Толщина			
	min	max	среднее	min	max	среднее	min	max	среднее	
Крупные										
Крупные выпол- ненные	1,1	1,8	1,54±0,01	0,53	1,15	0,83±0,01	0,80	0,95	0,85±0,01	32,8
Крупные невыпол- ненные	1.3	1,8	1,60±0,05	0,63	1,00	0,79±0,04	0,20	0,63	0,30±0,06	2,9
Средние										
Средние выпол- ненные	0,83	1,45	1,16±	0,45	0,78	0,62±0,04	0,48	0,61	0,55±0,77	0,6
Средние невыпол- ненные	0,60	1,48	1,07±0,02	0,35	0,85	0,54±0,01	0,10	0,30	0,20±0,01	16,6
Мелкие	0.20	0.98	0.57±0.01	0.10	0.65	0.30±0.03	0.05	0.25	0.14±0.02	47.1

Общее число семян в плодах и в каждой фракции значительно варьирует как в пределах одного плода, так и в зависимости от года, что совпадает с литературными данными (Jasquemart, 1996; Jasquemart, Thompson, 1996, и др.). По нашим данным в одном плоде развивается от 34 до 130 семян, значительная часть которых (крупные невыполненные, средние невыполненные, мелкие семена) являются неполноценными (табл.2). Они не содержат нормально развитые зародыш и эндосперм и в дальнейшем не способны прорасти.

Таблица 2

Число семян в одном плоде	2004 г.	2005 г.	2006 г.	2007 г.
Всего (среднее)	81,3±3,4	76,0±3,6	95,1±3,6	76,0±8,8
Минимальное	34	44	66	52
Максимальное	126	112	130	115
Выполненных	25,2±2,9	18,9±3,1	40,2±4,1	24,75±6,5
Минимальное	3	3	11	12
Максимальное	104	74	83	62
Невыполненных	57,0±3,5	57,04±3,9	54,9±4,2	51,3±8,9
Минимальное	10	11	17	20
Максимальное	115	105	92	101
% невыполненных семян	70,4	75,0	57,9	67,1

Таким образом, исследование эмбриологии *V. uliginosum* выявило сходство по основным эмбриологическим признакам с рядом ранее изученных видов сем. *Ericaceae* и прежде всего с представителями рода *Vaccinium* (*V. myrtillus*, *V. vitis-idaea*) и *Rhododendron* (*R. luteum*, *R. schlippenbachii*) строению стенки пыльника, зрелого пыльцевого зерна, зародышевого мешка, микро- и мегаспорогенезу, эндосперма, зародыша. Отмечены отклонения в развитии и строении пыльцевого зерна, зародышевого мешка, семени, проявляющиеся в дегенерации этих структур на разных стадиях развития (Анисимова и др., 2005; Anisimova, 2006; Анисимова, 2007; Бабро и др., 2007; Шамров, Анисимова, 2007).

Работа выполнена при поддержке гранта Президента РФ «Ведущие научные школы РФ», № НШ-2096.2008.4. и Программы ОБН РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами».

Литература

- Anisimova G.M. Embryology of *Vaccinium vitis-idaea* (*Ericaceae*) // Programme Book of Abstracts XIX International Congress on Sexual Plant Reproduction "From gametes to genes". Budapest, Hungary. 2006. P.114.
- Анисимова Г.М. Особенности семенной репродукции представителей сем. *Ericaceae* // Матер. II межд. школы молодых ученых «Эмбриология, генетика и биотехнология», Уфа, 3–7 декабря 2007 г. Уфа, 2007. С. 10–12.
- Анисимова Г.М., Шамров И.И., Яковлева О.В. Семязачаток, семя и гетероспермия *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) // Бот. журн. 2005. Т.90. № 10. С.1499–1516.
- Бабро А.А., Анисимова Г.М., Шамров И.И. Репродуктивная биология *Rhododendron schlippenbachii* и *R. luteum* (*Ericaceae*) при интродукции в ботанические сады г. Санкт-Петербурга // Раст. ресурсы. 2007. Т.43. Вып.4. С.1–13.

- Баландина Т.П. Голубика обыкновенная // Биологическая флора Московской области / Ред. Т.А.Работнов. М., 1983. Вып.7. С.177–187.
- Ишин Ю.Д., Корнева И.Г., Ишина Н.Б., Сабиров Р.Н. *Vaccinium uliginosum* L. в средней части Сахалина // Биология и интродукция полезных растений Сахалинской области. Южно-Сахалинск, 1979. С. 3–7.
- Комалетдинова Э. М. Репродуктивная способность некоторых видов р. *Vaccinium* в условиях промышленного загрязнения : Автореф. ... канд. биол. наук. СПб, 2004. 16 с.
- Комалетдинова Э.М., Яковлева О.В., Лянгузова И.В. Влияние промышленного загрязнения на ультраструктуру семян видов р.*Vaccinium* // Тр. межд. конф. по анат. и морфол. растений. СПб, 2002. С.286–287.
- Кондратьев Е.Н., Шабарова С.И. К характеристике плодов и семян некоторых вересковых // Бюл. ГБС. 1968. Вып.70. С. 93–95.
- Куприянова Л.А., Алешина Л.А. Сем.*Vacciniaceae* S.F.Gray – Брусничные // Пыльца двудольных растений флоры европейской части СССР. Л., 1978. С.154–156.
- Лянгузова И.В., Мазная Е.А. Влияние атмосферного загрязнения на репродуктивную способность дикорастущих ягодных кустарничков сосновых лесов Кольского полуострова // Раст. ресур. 1996. Т.32. Вып. 4. С. 14–22.
- Лянгузова И.В. Мазная Е.А., Комалетдинова Э.М. Оценка качества семян некоторых ягодных кустарничков Северо- и Южнотажных сосновых лесов // Матер. II Межд. науч. конф. «Биологическое разнообразие. Интродукция растений». СПб, 1999. С.358–359.
- Никитин А. А., Панкова И.А. Голубика обыкновенная // Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений. Л., Наука. 1982. С.207–212.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 288 с.
- Синская Е., Щенкова М. К вопросу о полиморфизме некоторых видов *Vaccinium* // Тр. прикл. ботан., генет. и селек. 1928. Т.18. Вып.4. С.185–222.
- Шамров И.И., Анисимова Г.М. Нарушения в морфогенезе семязачатка семени и возможные причины, приводящие к гетероспермии // Биологическое разнообразие. Интродукция растений (Матер. Четвертой Межд. научной конф. 5–8 июня 2007 г., г. Санкт-Петербург) / Отв. ред. Ю.С.Смирнов. СПб, 2007. С.637–639.
- Albert T., Raspé O., Jacquemart A.-L. Diversity and spatial structure of clones in *Vaccinium uliginosum* L. populations // Canad. J. Bot. 2005. Vol.83. N 2. P.211–218.
- Anisimova G.M. Morphological diversity of mature seed in *Vaccinium* species (*Ericaceae*) // Program and Abstracts I International School for Young Scientists “Embryology and biotechnology”. Saint-Petersburg, 2005. P. 28.
- Hermann P.M., Palser B. Stamen development in the *Ericaceae*. I. Anther wall, microsporogenesis, inversion, and appendages // Amer. J. Bot. 2000. Vol. 87. N 7. P. 934–957.
- Jacquemart A.-L. Biological flora of the British isles. *Vaccinium uliginosum* L. // J. Ecology. 1996. Vol.84. N 193. P. 771–785.
- Jacquemart A.-L., Thompson J.D. Floral and pollination biology of three sympatric *Vaccinium* (*Ericaceae*) species in Upper Ardennes, Belgium // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74. N 2. P.210–221.

ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ ВИДОВ *ZYGOPHYLLACEAE* И *CHENOPODIACEAE* ПУСТЫНИ КЫЗЫЛКУМ

Ашурметов О.А., Матюнина Т.Е., Жапакова У.Н., Хамраева Д.Т., Халбекова Х.У.

Ташкент, НПЦ «Ботаника» АН РУз

Проблема адаптации растений к аридным условиям привлекает внимание ботаников в связи с усиливающимся процессом опустынивания, своеобразием адаптивных свойств пустынных растений, представляющих уникальный по адаптивным признакам экологический тип ксерофитов, генофонд которых может служить источником повышения засухоустойчивости хозяйственно ценных растений. Спектр адаптивных эмбриологических и карпологических признаков, характерных для каждого экологического типа направлен в основном к перенесению высоких температур, засухе и инсоляции и варьирует в различных семействах.

В данной работе рассмотрена структура репродуктивных органов пастбищных растений из семейств *Zygophyllaceae* и *Chenopodiaceae* для прогнозирования поведения ценных кормовых растений из разных экологических групп.

У видов *Zygophyllum* – *Z. miniatum* (гипсофит), *Z. jaxarticum* (гемигалофит), *Z. oxianum* (галогликофит) – цветки сочетают энтомофильные (яркая окраска лепестков, пыльников) и анемофильные (сильное выдвижение из цветка длинного столбика и тычинок с подвижными пыльниками) признаки. У *Z. oxianum* и *Z. jaxarticum* цветки протерандричные и преобладает ксеногамия. У *Z. miniatum* большинство цветков гомогамные, а часть – слабо протогиничные, в связи с чем автогамия сочетается с ксеногамией. У всех трех видов присутствует также гейтоногамия. Наиболее приспособлен к условиям пустыни *Z. miniatum*, имеющий 3 типа опыления (ксеногамию, автогамию, гейтоногамию) и более высокую выполненность пыльцы. Развитие мужских и женских генеративных структур в целом характерно для семейства

Zygophyllaceae (Phatak, 1971; Камелина, 1985). Особенности развития пыльника изученных видов являются: 1–2-слойный тапетум, сохранение клеточной структуры тапетума до стадии одиночных микроспор, двухклеточные зрелые пыльцевые зерна, генеративная клетка вытянутой формы. Особенности зрелого пыльника следующие: многослойная стенка пыльника, состоящая из крупноклеточного, покрытого толстым слоем зубчатой кутикулы эпидермиса, нескольких средних слоев и эндотеция с сильно развитыми фиброзными поясками; непостоянное количество средних слоев в разных частях зрелого пыльника – от 3 на уровне связника, до 2–3 на большем протяжении, до их отсутствия в местах вскрытия гнезд; отсутствие фиброзных поясков в средних слоях. Функциональная активность средних слоев способствует ускоренному созреванию пыльцевых зерен до начала цветения. В женских эмбриональных структурах отмечены – анатропный на длинном фуникулусе семязачаток, слабое развитие нуцеллуса, 1–2-слойная паритетальная ткань, сильно выступающее микропиле, образованное внутренним интегументом, особенно у *Z. jaxarticum*, хорошо выраженный на стадии развития зародыша интегументальный тапетум.

Изученные виды *Zygophyllum* характеризуются одним морфогенетическим типом образования перикарпия и семенной кожуры, но различаются по темпам дифференциации клеток наружного слоя наружного и внутреннего интегумента и интегументального тапетума. Спермодерма у всех видов 3-слойная. Наибольшей трансформации достигает теста, которая подразделяется на экзо- и эндотесту. Высота экзотесты значительно превышает остальные слои спермодермы. Клетки экзотесты образуют палисадоподобный слой с тонкими первичными стенками, снабженными вторичными утолщениями различной конфигурации. Преобразование вторичных утолщений радиальных стенок экзотесты происходит на более поздних стадиях в период от максимальных размеров незрелых плодов до полной спелости. Структура этих утолщений, содержащих слизь, разнообразна и может служить в качестве диагностического признака. Таким образом, благодаря такому строению, экзотеста имеет полифункциональное значение. Кубические клетки эндотесты содержат крупные кристаллы. Все три вида *Zygophyllum* характеризуются сходным строением покровов зрелых плодов. Защитная функция полностью отведена спермодерме. У зрелых семян первичные тонкие стенки клеток экзотесты разрушены и вся поверхность имеет неровный шероховатый контур за счет переплетающихся спиралей и тяжей различной конфигурации. В результате абсорбции воды этими структурами выделяется слизь. По мнению многих авторов (Boesewinkel, Bouman, 1984; Терехин, 1996), адгезия – главная функция таких образований. С помощью слизи семена прикрепляются к почве. Однако, помимо этой функции, значительная высота вторичных утолщений, образующих “шапку” над семенем, способствует защите зародыша от перегрева и пересыхания. Слои спермодермы густо пигментированы, что в засушливых условиях имеет адаптивное значение. Благодаря такому строению, экзотеста имеет полифункциональное значение. Вся структурная организация зрелых плодов исследованных видов обуславливает сочетание двух типов диссеминации – барохорию и гемиянемохорию. Эти способы не обеспечивают широкого их распространения, но, в комбинации с высокой семенной продуктивностью и ослизнением семян, виды, при соответствующих условиях, могут быть эдификаторами или субэдификаторами в той или иной популяции. У *Z. miniatum* и *Z. oxianum* семена могут долго находиться в сухом перикарпии. Эта своеобразная антителихория служит дополнительной защитой семян от неблагоприятных условий.

В семействе *Chenopodiaceae* исследованы представители следующих экологических групп: псаммофиты, петрофиты, галофиты (гипер- и эугалофиты). В литературе нет единого мнения в отношении способа опыления у представителей семейства *Chenopodiaceae* (Ильин, 1946; Бочанцева, 1949; Пономарев и Лыкова, 1960; Коньчева, 1962, 1965; Беспалова, 1965; Демьянова, 1970). Отмечено, что в пределах семейства эволюция идет от анемофилии к энтомофилии в тесном контакте с морфогенией самого цветка.

У псаммофита *Salsola richteri* ввиду того, что пыльники вскрываются до дифференциации рыльца, тип опыления скорее всего гейтоногамный при помощи анемофилии, вероятно и энтомофилия. У псаммофита *S. arbuscula* отмечено 3 типа цветков: протерандричные, слабо протогиничные и функционально женские с недоразвитыми пыльниками и спирально закрученными рыльцами. У обоих видов такие признаки цветка, как хорошо выраженный подпестичный нектароносный диск, покрытый одноклеточными папиллами, слабо развитая сосочковая поверхность рылец и длинные придатки пыльников, выполняющие роль вторичных аттрактантов, сочетаются с ярко выраженной протерандрией, что является структурной адаптацией цветка к ксеногамии путем энтомофилии. Характерными эмбриологическими особенностями являются: нарушения процесса мейоза при образовании микроспор, приводящие к дегенерации пыльников в функционально женских цветках; наличие зрелого зародышевого мешка к моменту оплодотворения, медленное развитие зародыша, защита развивающегося семязачатка мощным подпестичным диском и неоппадающими тычиночными нитями, которые после процесса оплодотворения сильно расширяются и охватывают завязь.

Зрелые плоды *S. richteri* и *S. arbuscula* имеют тонкие паренхимные перикарпий и спермодерму. Функция диссеминации и защита зародыша отведена склерифицированному околоцветнику, имеющему веерообразные крылья. Структурные особенности околоцветника направлены на широко распространенный способ диссеминации в пустыне – анемохорию.

У эугалофита *S. dendroides* такие признаки как длинные разрастающиеся сосочки рылец, отсутствие нектароносного диска, незначительно выраженные придатки пыльников сочетаются с протогинией, направленной на осуществления ксеногамии путем анемофилии. Особенностью развития мужских генеративных структур является синхронность прохождения мейоза во всех 5 пыльниках без значительных нарушений, фиброзный слой в зрелом пыльнике окружает каждую теку, как по периферии, так со стороны связника, где он местами многослойный.

Для *S. dendroides* характерна сильно развитая паренхиматизация покровов плода и семени, что сближает этот вид с гипергалофитами. Крупные клетки паренхимы околоцветника, возможно, обеспечивают данному виду высокую солеустойчивость при созревании плода. Анемохорный способ диссеминации сочетается с барохорией, так как паренхимный околоцветник, несущий очень тонкие крылья, не уравнивает сравнительно большую массу семени.

У гипергалофита *Halostachys belangeriana* цветки очень мелкие, сильно редуцированные. Прослеживается тенденция к преобладанию ксеногамии путем анемофилии ввиду наличия протерандричных и протогиничных цветков. Особый признак анемофилии – сильно удлинняющиеся сосочки по всей поверхности лопастей рылец. Подпестичный диск отсутствует. Микро – и макроспорогенез, развитие пыльцевых зерен и зародышевого мешка проходят в бутонах глубоко погруженных в цилиндрические побеги. Сильная редукция андроеца до 1 тычинки, отсутствие кутикулы в эпидермисе стенки зрелого пыльника, мелкоклеточный эндотеций со слабым развитием фиброзных поясков обусловлены тем, что основную функцию защиты генеративных структур выполняют членистые сочные цилиндрические побеги.

Плоды *H. belangeriana* имеют тонкие покровы без склерификации, околоцветник и перикарпий паренхимные. Семя – экзотестально-эндотегминальное, с обильным периспермом и зародышем, занимающим периферическое положение. Защиту зародыша осуществляет, главным образом, малослойная спермодерма, экзотеста которой представлена тангенциально вытянутыми клетками с сильно утолщенными наружными стенками и густо импрегнированные флорафенами.

У гипергалофитов *Climacoptera intricata*, *C. lanata* и *C. longistylota* среди рассмотренных видов семейства *Chenopodiaceae* наиболее выражены черты энтомофильной организации. Крупные пузыревидные, ярко окрашенные придатки пыльников, служащие вторичными аттрактантами привлекают насекомых, а своей тяжестью способствуют отгибанию пыльников наружу и раздвижению самой верхней части листочков околоцветника, благодаря чему создается воронка, способствующая проникновению насекомых в цветок и экспонированию рылец. Все это препятствует самоопылению. Однако нельзя полностью исключить гейтоногамию и автогамию путем анемофилии, особенно при неблагоприятных погодных условиях и сильных ветрах. Адаптивными признаками мужских генеративных структур у видов рода *Climacoptera* являются: многослойный фиброзный эндотеций со стороны связника, способствующий вскрыванию пыльника; женских – дифференциация центрального тяжа в париетальной ткани нуцеллуса для прохождения пыльцевой трубки и защита семязачатка подпестичным диском.

Адаптация плодов у *C. intricata*, *C. lanata* и *C. longistylota* шла в несколько ином направлении, чем у *H. belangeriana*. Опушение, утолщение наружных стенок эпидермы, склерификация околоцветника, наличие пигментов, гидроцитных клеток, удерживающих влагу, способствуют защите зародыша от неблагоприятных условий аридной зоны. Развитие крупноклеточной паренхимы возможно, связано с их лучшей приспособленностью к засоленным местообитаниям. Сравнительный анализ размеров тканей всех органов зародыша показал их крупные размеры у более молодой секции *Climacoptera* (*C. lanata* *C. longistylota*). Возможно, это связано с усилением суккулентности при повышении засоления почвы. Морфологические признаки плода (усиление защитной роли околоцветника) и способ диссеминации (анемогеохория) обеспечивают лучшую степень адаптивности к ксеротермическим условиям пустынных регионов.

Таким образом, исследованные виды семейства *Zygophyllaceae* при ярко выраженной энтомофилии цветков, обладают некоторыми признаками анемофилии, тогда, как у представителей семейства *Chenopodiaceae* наблюдается обратное соотношение. Наличие подпестичного диска, придатков пыльников, окрашенных рылец и тычиночных нитей, небольшая воспринимающая поверхность рылец у рассмотренных представителей семейства *Chenopodiaceae* коррелятивно связаны с энтомофилией. Это следует рассматривать как прогрессивный адаптивный признак. Различное сочетание способов и типов опыления способствует образованию лабильно-адаптивной системы их организации к ксеротермическим условиям пустыни Кызылкум и образованию семян с разными наследственными признаками.

Работа поддержана Фондом фундаментальных исследований Республики Узбекистан (проект № ФА-ФЗ-Т154).

Литература

Беспалова З. Г. О цветении некоторых представителей семейства *Chenopodiaceae* // Тр. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова. Л., 1965. Сер. 3. Вып. 17. С.100–114.

- Бочанцева З. П. Материалы по биологии и эмбриологии *Salsola richteri* Kar. // Тр. бот. сада АН УзССР. 1949. Вып. 1. С. 132–148.
- Демьянова Е. И. Антэкология маревых каменистой и солончаковой пустыни Юго-Восточного Казахстана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук, Пермь, 1970. 18 с.
- Ильин М. М. Энтомофилия у семейства *Chenopodiaceae*, ее распространение и значение // Советская ботаника. 1946. Т. 14. № 4. С. 247–254.
- Камелина О. П. Семейство *Zygophyllaceae*. Сравнительная эмбриология цветковых. Л., 1985. С. 145–152.
- Коньчева В. И. К биологии цветения и эмбриологии *Salsola rigida* (Pall.) // Узб. биол. журн. 1962. № 6. С. 43–48.
- Коньчева В. И. К вопросу о биологии цветения и эмбриологии *Salsola gemmascens* Pall. // Узб. биол. журн. 1965. № 5. С. 58–63.
- Левина Р. Е. Морфология и экология плодов. Л. 1987. 160 с.
- Пономарев А. Н. Лыкова Е. И. Клейстогамия у маревых // Докл. АН СССР. 1960. Т. 135. № 5. С. 1262–1265.
- Терехин Э. С. Семя и семенное размножение. СПб., 1996. 376 с.
- Boesewinkel F. D., Bouman F. The seed: structure. Embryology of angiosperms. Berlin, 1984. P. 567–610.
- Masand P. Embryology of *Zygophyllum fabago* L. // Phytomorphology. 1963. Vol. 13. № 3. P. 293–302.

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ГИНЕЦЕЯ И СЕМЯЗАЧАТКА У *RHODODENDRON SCHLIPPENBACHII* (ERICACEAE)

Бабро А.А., Шамров И.И.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

Rhododendron schlippenbachii Maxim. (рододендрон Шлиппенбаха) относится к высокодекоративным растениям и используется для озеленения. В настоящее время почти все популяции этого вида в пределах ареала на территории России находятся под угрозой исчезновения. Семенное размножение является наиболее доступным способом возобновления рододендронов. Однако в условиях интродукции реализация этого типа размножения сопряжена с трудностями, одними из которых являются неадекватные условия произрастания и их нестабильность во время основных периодов развития. Для общей оценки успешности репродукции важное значение приобретает изучение гинецея и семязачатка, нормальное прохождение репродукционных процессов в которых обеспечивает формирование фертильных семязачатков. Поскольку эмбриологически рододендроны изучены фрагментарно (исследовались чаще всего особенности строения гинецея, морфология семязачатка и отдельные стадии мега- и спорогенеза – Якобсон, 1969, 1976; Пачулия, 1982; Palser et al., 1991), целью данной работы явилось выявление особенностей развития и строения гинецея и семязачатка, начиная с самых ранних этапов их формирования.

Наблюдения за растениями *R. schlippenbachii* и сбор материала проводили в течение 2002–2007 гг. в ботанических садах Санкт-Петербурга: Санкт-Петербургской государственной лесотехнической академии и Ботанического института им. В.Л.Комарова РАН. Исследуемые растения произрастают в открытом грунте. Обработка материала для световой микроскопии проводилась по общепринятой цитозембриологической методике.

Гинецей состоит из 5 плодолистиков, завязь верхняя. В литературе гинецей у рододендронов определяют как синкарпный (Пачулия, 1982; Palser et al., 1991). Поскольку строение гинецея у *R. schlippenbachii* различается от основания завязи до рыльца, его генезис может быть описан с позиций разных концепций. Исходя из **концепции кондупликатного плодолистика**, гинецей возникает как паракарпный, при этом как абаксиальные, так и адаксиальные края смежных плодолистиков оказываются сросшимися. Организация гинецея в ходе развития становится неодинаковой относительно продольной оси: вверху завязь остается одногнездной как в паракарпном гинецее, в середине она становится ложно 5-гнездной за счет соприкосновения плацент, а в основании – 5-гнездной как в синкарпном гинецее в результате постгенитального срастания плацент в центре. В средней части завязи границы плацент четко видны за счет эпидермальных густоплазменных и, возможно, секреторных клеток. Следует подчеркнуть, что строение столбика и рыльца оказывается таким же, как и вверху завязи, т.е. напоминает структуру одногнездного паракарпного гинецея. Однако апикальные области рыльца каждого плодолистика являются самостоятельными (как в апокарпном гинецее), возникающие при этом лопасти рыльца плотно сомкнуты в центре и закрывают канал столбика. Согласно **концепции пельтатного плодолистика**, или концепции вертикальной зональности гинецея, строение гинецея у *R. schlippenbachii* происходит в рамках второго варианта синкарпии (Волгин, Тихомиров, 1980). Для него характерны синасцидиатная (основание завязи, где происходит срастание плодолистиков и видны 5 гнезд), симпликатная (средняя и верхняя части завязи, где плаценты плодолистиков разрастаются от периферии к центру и имеется только одно общее гнездо; столбик и нижняя часть рыльца с каналом) и асимпликатной (соответствует лопастям рыльца) зонами. Подобное строение столбика, рыльца и завязи в средней части было описано также у некоторых видов *Rhododendron* (Palser et al., 1989, 1991).

Плаценты у рододендронов массивные, плацентация осевая (Creech, 1955; Palser et al., 1991), а в некоторых случаях в верхней части завязи она может быть охарактеризована как париетальная (Palser et al., 1985). У *R. schlippenbachii* семязачатки развиваются на плацентарных выростах разной морфологической природы. В верхней части (до границы со столбиком) плацентация париетальная, в средней части – сутурально-угловая, в нижней части – центрально-угловая. На каждой плаценте развивается от 50 до 150 семязачатков, располагающихся в 4 ряда с небольшим смещением относительно друг друга.

Для *R. catawbiense* (Якобсон, 1976), *R. williamsii* и *R. schlippenbachii* было указано, что семязачатки иницируются за счет периклиналиных делений клеток субэпидермы плаценты (Palser et al., 1989). Дальнейшее формирование примордия семязачатка не прослежено. Проведенное нами исследование показало, что его образованию предшествуют деления клеток в апикальной части плацентарного выроста. В субэпидерме плаценты клетки делятся сначала только антиклинально. Но постепенно в центре формирующегося примордия семязачатка выделяется крупная субэпидермальная клетка, которая делится периклиналино. В нижележащих слоях деления клеток ориентированы различно, но все же доминируют периклиналиные деления. Затем вследствие «смещения» слоев примордия семязачатка относительно исходных слоев плаценты верхняя производная поделившейся субэпидермальной клетки становится археспориальной клеткой, а нижняя производная вместе с дериватами, возникшими в результате делений клеток третьего слоя плаценты, образуют осевые ряды. Такой характер деления клеток плаценты позволяет диагностировать строение нуцеллуса с самых ранних стадий развития – под археспорием (в дальнейшем мегаспороцитом и зародышевым мешком) будет формироваться базальная область нуцеллуса. Следует отметить, что у вида *Vaccinium myrtillus*, относящегося также к сем. *Ericaceae*, инициация семязачатка происходит за счет периклиналиных делений не одной, а трех субэпидермальных клеток плаценты (Anisimova, Shamrov, 2000; Анисимова и др., 2005). Однако у этого вида, в отличие от *R. schlippenbachii*, обнаружено образование потенциально многоклеточного археспория.

Возникает **примордий семязачатка**, связанный прокамбиальными тяжами клеток с плацентарным проводящим пучком. В нем можно выделить следующие зоны: периферическую (эпидермальный слой), апикальную (археспориальная клетка), латеральную (субэпидермальный слой) и базальную (1–3 продольных рядов клеток).

Дифференциация примордия семязачатка начинается с инициации интегумента из клеток эпидермы. На этом уровне выделяются инициали гипостазы. Апикальная часть примордия семязачатка над интегументом и гипостазой представляет собой нуцеллус (его формирование происходит преимущественно за счет периклиналиных делений клеток субэпидермального слоя плаценты), а базальная часть – халазу. В результате конгенитального срастания наблюдается объединение инициальной фуникулуса и интегумента с адаксиальной стороны семязачатка, что приводит к формированию рафе. Фуникулус как самостоятельная структура не развивается. Постепенно происходит поворот семязачатка, сначала в гемитропное положение со смещением гипостазы, халазы и проводящего пучка из прокамбиальных клеток. Для такого семязачатка характерна прямая продольная ось, образованная халазой, нуцеллусом и микропиле. Образование анатропного семязачатка не происходит. Со стадии тетрады мегаспор начинается изгибание продольной оси семязачатка. У *R. nuttallii* были выявлены нарушения в морфогенезе. В этом случае возникает длинный фуникулус, который не срастается с интегументом (рафе не образуется), что приводит к формированию морфологического типа семязачатка, близкого к гемитропному (Palser et al., 1990).

В **нуцеллусе** топографически, не считая эпидермы, выделяются два слоя: субэпидермальный (латеральная область по отношению к мегаспороциту) и ряд клеток под мегаспороцитом (базальная область). В ходе развития клетки нуцеллуса сильно вытягиваются. Эпидермальные клетки, самые крупные на первых стадиях, постепенно уплощаются, их ядра в апикальной части нуцеллуса становятся удлинёнными, а в цитоплазме начинается деструкция содержимого. Наиболее отчетливо эти процессы выявляются со стадии функционирующей мегаспоры. После дегенерации апикальных клеток эпидермы в основании формирующегося 2-ядерного зародышевого мешка образуется колонковидная структура – постамент-подиум (по терминологии Шамрова, 1999). Ее клетки имеют удлинённую форму и более плотную цитоплазму, но постепенно клетки постамент-подиума начинают разрушаться и в семязачатке перед оплодотворением видны лишь их темно-окрашенные остатки.

Семязачаток – унитегмальный. **Интегумент** имеет дермальное происхождение. Сначала он 2-слойный, но постепенно число слоев увеличивается, вероятно, за счет периклиналиных делений клеток внутренней эпидермы. В сформированном семязачатке интегумент состоит из 6–7 слоев, при этом часть клеток внутренней эпидермы специализируется в интегументальный тапетум, или эндотелий. Его дифференциация начинается в период мегаспорогенеза и завершается к моменту формирования зародышевого мешка. Клетки, сначала изодиаметрические, постепенно вытягиваются в радиальном направлении и становятся таблитчатыми. На ранних стадиях формирования эндотелий простирается вдоль всего нуцеллуса и захватывает нижнюю часть микропиле. По мере деструкции клеток нуцеллуса он начинает выделяться только вокруг зародышевого мешка, не доходя до антипод. После оплодотво-

рения эндотелий постепенно разрушается. Микропиле – узкое, длинное, слегка изогнутое. Перед оплодотворением в тканях семязачатка, особенно интегументе и халазе накапливается крахмал. Оболочки клеток наружной эпидермы интегументы, преобразующихся затем в экзотесту, начинают утолщаться, а в протопласте наряду с крахмалом появляется слизь полисахаридной природы.

Халаза составляет небольшую часть семязачатка, т.е. ее можно охарактеризовать как мезохалазу. **Гипостаза** является пограничной тканью между нуцеллусом, интегументом и халазой. Ее инициация происходит с началом дифференциации примордия семязачатка. Формируется единый инициальный слой и на стадии мегаспорогенеза гипостаза принимает форму диска. Во время формирования зародышевого мешка ее клетки делятся, она становится 2–3-слойной, принимая форму чаши, верхние края которой направлены в сторону эндотелия. Таблитчатые клетки гипостазы ориентированы перпендикулярно продольной оси семязачатка. Для них характерна плотная цитоплазма и тонкостенные клеточные оболочки. Такой тип строения гипостазы, когда ее клетки характеризуются более плотной цитоплазмой и интенсивно окрашивающимися оболочками по сравнению с окружающими клетками, было предложено называть как «цитоплазматическая гипостаза» (Palser et al., 1971).

Таким образом, сформированный семязачаток у *R.schlippenbachii* является геми-кампилотропным, мегаспороцитным, унитарным и мезохалазальным. Поскольку собственно фуникулус отсутствует, семязачаток является сессильным, или сидячим. Полученные нами результаты о строении и развитии семязачатка согласуются с литературными данными лишь относительно происхождения и строения интегумента, а также отсутствия собственно фуникулуса. Что касается морфологического типа семязачатка и строения нуцеллуса, то считается, что семязачаток у рододендронов анатропный и теноуцеллальный (Якобсон, 1969, 1976; Пачулия, 1982; Palser et al., 1991).

В субэпидермальном слое примордия семязачатка дифференцируется одна археспориальная клетка, которая без отделения париетальной клетки преобразуется в мегаспороцит. В результате мейоза образуется линейная тетрада мегаспор. В оболочках клеток диады обнаруживается каллоза. Самой крупной мегаспорой тетрады является халазальная, которая дает начало развитию зародышевого мешка по Polygonum-типу. Зрелый зародышевый мешок состоит из 3 клеток яйцевого аппарата (яйцеклетка и 2 синергиды), 3 антипод и центральной клетки. 2 полярных ядра центральной клетки сливаются до оплодотворения. Яйцеклетка занимает боковое положение относительно стенки зародышевого мешка и слегка вытянута. Синергиды имеют грушевидную форму и их ядра располагаются в средней части, а вакуоли – по полюсам. Нитчатый аппарат в них не выявляется. Антиподы, располагающиеся в форме треугольника, меньше по размерам клеток яйцевого аппарата, содержат плотную цитоплазму и 1 ядро. Они эфемерные и дегенерируют во время оплодотворения. Период зимнего покоя семязачатки проходят на стадии функциональной мегаспоры или двужаберной зародышевого мешка, что совпадает с имеющимися данными по *R. schlippenbachii* (Palser et al., 1989).

Литература

- Анисимова Г.М., Шамров И.И., Яковлева О.В. Семязачаток, семя и гетероспермия у *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) // Бот. журн. 2005. Т.90. № 10. С. 1499–1516.
- Волгин С.А., Тихомиров В.Н. О структурных типах моноциклического синкарпного гинецея покрытосеменных // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т.85. Вып.6. С.63–74.
- Пачулия К.Г. Особенности строения и развития цветков некоторых видов рододендронов. // Тр. Сухум. Бот. сада. 1982. Вып. 27. С. 30–45.
- Шамров И.И. Семязачаток как основа семенного воспроизведения цветковых растений: классификации структур // Бот. журн. 1999. Т.84. № 10. С.3–35.
- Якобсон Л.Я. Цито-эмбриологические исследования некоторых видов рододендрона (*Rhododendron* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Рига, 1969. 16 с.
- Якобсон Л.Я. Эмбриологические исследования рододендронов // Изв. Акад. наук Латвийской ССР. № 11. 1976. С. 84–96.
- Anisimova G.M., Shamrov I.I. Ovule and seed development in *Vaccinium myrtillus* L. (*Ericaceae*) // Acta Biol. Cracov. Ser. Bot. 2000a. Vol.42. N 1. P. 47–54.
- Palser B. F., Philipson W. R., Philipson M. N. Embryology of *Rhododendron*. Introduction and ovule, megagametophyte and early endosperm development in *R.yunnanense* // J. Indian Bot. Sci. 1971. Vol. 50A. P. 172–188.
- Palser B. F., Philipson W. R., Philipson M. N. The ovary, ovule and megagametophyte in *Rhododendron* // Notes Royal Bot. Garden Edinburgh. 1985. Vol. 43. P. 133–160.
- Palser B. F., Philipson W.R., Philipson M.N. Characteristics of ovary, ovule and mature megagametophyte in *Rhododendron* L. (*Ericaceae*) and their taxonomic significance // Bot. J. Linn. Soc. 1991. Vol. 105. N 2. P. 289–390.
- Palser B.F., Rouse J.L., Williams E.G. Coordinated timetables for megagametophyte development and pollen tube growth in *Rhododendron nuttallii* from anthesis to early postfertilization // Amer. J. Bot. 1989. Vol. 76. № 8. P.1167–1202.
- Palser B. F., Rouse J. L., Williams E. G. Aberrant ovules and megagametophytes in *Rhododendron nuttallii* (*Ericaceae*) // Bot. Gaz. 1990. Vol. 151. N 1. P. 73–87.

РЕПРОДУКТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ *ALOPECURUS PRATENSIS* И *PHLEUM PRATENSE*
В УСЛОВИЯХ КАРЕЛИИ

Батова Ю.В., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф.

Петрозаводск, Институт биологии Карельского научного центра РАН

Изучение биологического разнообразия и адаптивных возможностей систем репродукции у растений является одним из наиболее важных разделов ботанических исследований. Тем не менее, репродуктивные возможности многих видов изучены лишь фрагментарно, слабо освещены в научной литературе «региональные аспекты» репродуктивной биологии растений (Батыгина, 1998). *Alopecurus pratensis* L. и *Phleum pratense* L. относятся к семейству Poaceae, которое по своей практической значимости занимает первое место среди цветковых растений. Указанные виды широко распространены в умеренном климате, являются ценными кормовыми культурами и успешно возделываются в различных, в том числе, северных регионах. Однако, существующие в литературе данные о репродуктивных возможностях *A. pratensis* и *P. pratense* сравнительно немногочисленны и не дают полного представления об особенностях и закономерностях формирования у них семенной продуктивности. Поэтому, целью нашего исследования было изучение репродуктивных возможностей двух видов многолетних злаков – *A. pratensis* и *P. pratense* – в условиях культуры в Карелии.

Исследования были проведены на Агробиологической станции Института биологии Карельского научного центра РАН, расположенной в юго-западной части Республики Карелия в окрестностях г. Петрозаводска (0.5 км). Объектами исследования являлись *A. pratensis* сорт Серебристый и *P. pratense* сорт Олонецкая местная. Экспериментальные питомники были заложены по методике ВНИИ кормов им. В.Р. Вильямса РАСХНИЛ (Методика селекции..., 1969). В качестве приема, позволяющего смоделировать различные стартовые условия для развития растений, были использованы разные сроки посева – семена высевали в период с 10 июня по 20 августа с 10-дневным интервалом. Полевые наблюдения проводили в течение 4 лет. Морфофизиологический анализ растений осуществляли по методике Ф.М. Куперман (1984). Сезонный и суточный ритмы цветения изучали согласно рекомендациям Р.Е. Левиной (1981) и А.Н. Пономарева (1960), семенную продуктивность и качество семян оценивали по общепринятым методикам (Вайнагий, 1974; Методические указания..., 1980).

В условиях культуры в первый год жизни растения *A. pratensis* и *P. pratense* формируют только укороченные вегетативные побеги, при этом растения *A. pratensis* превосходят растения *P. pratense* по высоте и скорости линейного роста листьев. У *A. pratensis* формирование соцветий начинается осенью 1-го года жизни и к концу вегетационного сезона от 7 до 12% побегов (в зависимости от срока посева) имеют конус нарастания на этапе формирования лопастей соцветия (IV этап органогенеза), а 23–46% – в переходном состоянии (III этап органогенеза). У растений *P. pratense* формирование соцветий начинается весной второго года жизни. Появление генеративных побегов и образование семян отмечается ежегодно начиная со 2-го года жизни.

Изученные виды различаются по продолжительности цикла развития побегов и длительности отдельных фенологических фаз. Так, у *A. pratensis* сезонный цикл развития побегов составляет 83–95 дней. Созревание семян завершается к середине-концу июля. Период от начала отрастания до начала колошения сравнительно короткий – 24–48 дней. Начало цветения отмечается уже через 7–14 дней после начала колошения. Общая продолжительность цветения соцветия может значительно (6–20 дней) варьировать в зависимости от погодных условий. Для растений *P. pratense* характерны более длительные периоды от начала отрастания до начала колошения (47–62 дня), и от колошения до цветения (13–27 дней). Соцветие отцветает за 58 дней. Сезонный цикл развития побегов длится 102–118 дней. Семена созревают в августе.

A. pratensis и *P. pratense* близки по строению соцветия – колосовидная метелка с одноцветковыми колосками, расположенными на коротких, плотно прилегающих к оси соцветия веточках, а также по типу (ксеногамия) и способу (анемофилия) опыления. При этом для *A. pratensis* характерна выраженная дихогамия в виде протогинии. В пределах соцветия рыльцевая фаза цветения наступает в среднем на 4 дня раньше тычиночной. При таком разделении фаз цветения автогамия в пределах цветка исключена, а в пределах соцветия (гейтоногамия) возможна. У *P. pratense* протогиния носит факультативный характер, разрыв во времени между пестичной и тычиночной фазами цветения наблюдается крайне редко и не превышает суток.

Известно, что результативность опыления у растений определяется качеством пыльцы и эффективностью механизмов ее доставки (Злобин, 1993). Проведенный нами анализ фертильности пыльцы не выявил существенных нарушений процессов микроспоро- и гаметогенеза у изученных видов в условиях Карелии. У растений *A. pratensis* и *P. pratense* данный параметр имеет стабильно высокие значения (80–93% и 86–89%, соответственно). У анемофильных видов эффективность опыления в значительной степени зависит от скоординированности сезонного и суточного ритмов цветения в пределах популяции. Установлено, что у ряда видов многолетних злаков синхронизация сезонного ритма цветения достигается благодаря увеличению скорости развития побегов более высокого порядка (Серая, 1975). Такой тип развития генеративных побегов характерен, в частности, для *P. pratense*, поэтому продолжительность основных фенологических фаз у растений

этого вида варьирует незначительно, развитие побегов происходит синхронно. У *A. pratensis* переход побегов в генеративное состояние растянут во времени: начинается осенью и продолжается до начала фазы цветения летом следующего года. В результате, продолжительность фенологических фаз значительно варьирует в зависимости от погодных условий, а доля побегов, участвующих в переопылении в период массового цветения, как правило, не превышает 50%.

По суточному ритму цветения *A. pratensis* и *P. pratense* относятся к злакам утреннего цветения. Массовое пыление происходит в 7.00–9.00 часов. При этом цветение *A. pratensis*, наблюдаемое в более ранние сроки (июнь), осуществляется при более низкой температуре (2–21°C) и в более широком диапазоне относительной влажности воздуха (31–100%), чем у *P. pratense* (7–25°C и 44–100%, соответственно), цветущей в июле. Интенсивность цветения у *A. pratensis* значительно ниже (18–84 цветка на соцветие в сутки), чем у *P. pratense* (62–188 цветка на соцветие в сутки). Кроме того, у *P. pratense*, в отличие от *A. pratensis* в неблагоприятных погодных условиях наблюдается временное прекращение цветения или даже изменение суточного ритма.

В условиях культуры в Карелии растения *A. pratensis* и *P. pratense* характеризуются высокими (в пределах видовых значений) потенциальными возможностями семяобразования. У *A. pratensis* в зависимости от условий вегетационного сезона и возраста растений формируется от 150 до 500 генеративных побегов на квадратный метр. Количество цветков в соцветии составляет 180–250 шт. У растений *P. pratense* количество генеративных побегов варьирует от 480 до 750 шт./м². Соцветие имеет в среднем 430–460 цветков. Однако по степени реализации репродуктивного потенциала изученные виды заметно различаются. Если у *P. pratense* процент семенификации составляет в зависимости от условий вегетационного сезона 63–71%, то у *A. pratensis* этот показатель значительно ниже – 38–39%. По-видимому, одной из основных причин неполной реализации репродуктивного потенциала у *A. pratensis* является недостаточность опыления, которая обусловлена в большей степени видовыми особенностями развития генеративных побегов, в меньшей – спецификой климатических условий района проведения исследований.

Использование разных сроков посева позволило изучить влияние условий, в которых проходили рост и развитие растений на начальных этапах онтогенеза на показатели репродукции. Установлено, что сроки посева оказывают наиболее существенное влияние на формирование показателей репродукции в первый год генеративного развития. При этом развитие растений *P. pratense* проходящее на начальных этапах онтогенеза в условиях короткого дня и сравнительно низких температур (поздние сроки посева), приводит к снижению всех показателей репродукции в первый год генеративного развития. У растений *A. pratensis* в тех же условиях снижение репродуктивного потенциала (количества генеративных побегов, количество цветков в соцветии) сопровождается увеличением степени его реализации, о чем свидетельствует увеличение количества семян в соцветии и процента семенификации (табл.).

Анализ взаимосвязи между показателями репродукции, а также величиной надземной биомассы у растений 1-го года генеративного развития в зависимости от срока посева показал, что у растений *P. pratense* существует тесная взаимосвязь показателей генеративной сферы и значительная зависимость большинства из них от величины надземной биомассы, сформировавшейся к началу фазы цветения, а у растений *A. pratensis* эти взаимосвязи выражены слабо.

Влияние срока посева на показатели репродукции у растений *A. pratensis* и *P. pratense* в 1-й год генеративного развития

Срок посева	Количество генеративных побегов, т./м ²	Количество цветков в соцветии, шт.	Количество семян в соцветии, шт.	Семенификация, %
<i>A. pratensis</i>				
10.06	144±44	150±6	45±3	31±2
20.06	128±20	220±14	64±7	32±4
30.06	108±36	217±13	57±7	27±3
10.07	284±16	207±7	59±4	30±2
20.07	236±36	187±7	81±9	43±4
30.07	70±6	142±10	75±7	54±4
10.08	140±18	153±4	65±3	44±2
20.08	94±9	185±13	90±7	50±3
<i>P. pratense</i>				
10.06	484±164	499±37	366±32	73±3
20.06	584±82	379±40	256±50	63±9
30.06	486±14	497±74	289±50	59±5
10.07	548±36	574±52	447±56	77±3
20.07	688±28	342±29	242±28	71±5
30.07	—	—	—	—
10.08	328±86	470±61	275±37	58±5
20.08	256±26	278±21	118±19	42±5

В целом, проведенное изучение динамики развития генеративных побегов, биологии цветения и формирования семенной продуктивности у *A. pratensis* и *P. pratense* в условиях Карелии позволило установить некоторые особенности репродуктивной стратегии изученных видов, способствующие адаптации к условиям произрастания. У *A. pratensis* основные этапы развития генеративных побегов проходят в начале лета, что позволяет максимально эффективно использовать весенние запасы влаги в почве. Однако, поскольку начало вегетационного сезона характеризуется наиболее нестабильным температурным режимом, репродуктивная стратегия у *A. pratensis*, направлена на повышение пластичности генеративной сферы за счет усложнения внутрипопуляционной структуры (асинхронность развития побегов) и ослабления корреляционных связей между отдельными составляющими урожая семян. Это обеспечивает большую надежность репродукции в нестабильных условиях, характерных для начала вегетационного сезона, но не позволяет достигать высокого уровня семенной продуктивности даже при оптимальном сочетании внешних условий. Репродуктивная стратегия *P. pratense* базируется на создании мощной системы вегетативных органов, необходимых для обеспечения одновременного роста и развития большого количества генеративных побегов, формирующих много семян. В благоприятных для роста и развития условиях растения этого вида характеризуются высоким репродуктивным потенциалом и высоким уровнем его реализации. В неблагоприятных условиях (поздние сроки посева, недостаточное увлажнение) происходит снижение всех показателей репродукции.

Литература

- Батыгина Т.Б. Эмбриология растений на рубеже XX-XXI веков // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. СПб., 1998. С.101–102.
- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн., 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
- Злобин Ю.А. Популяционное и ценоотическое регулирование репродукции у цветковых растений // Проблемы репродуктивной биологии семенных растений. СПб., 1993. С. 8–15.
- Куперман Ф.М. Морфофизиология растений. М., 1984. 240 с.
- Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М., 1981. 96 с.
- Методика селекции многолетних трав. М., 1969. 110 с.
- Методические указания по семеноведению интродуцентов. М., 1980. 64 с.
- Пономарев А.Н. Изучение цветения и опыления растений // Полевая геоботаника. М.-Л., 1960. Т.2. С. 9–18.
- Серая Г.П. Особенности онтогенетических изменений морфологической структуры верхушечной меристемы побегов разных порядков в кусте мятлика лугового и полевицы белой // Индукция цветения и морфогенез монокарпических побегов травянистых поликарпических растений. Свердловск, 1975. С. 119–125.

СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГИГАНТСКИХ ХРОМОСОМ В АНТИПОДАХ ПШЕНИЦЫ

Бубеев Н. Н.

Москва, ВНИИСХБ РАСХН

Во многих ранних публикациях отмечалось, что в клетках антиподального комплекса представителей семейства *Graminaea* происходит эндоредупликация ДНК, в результате чего в ядрах формируются гигантские хромосомы (Поддубная-Арнольди, 1976; Ивановская, 1973). Некоторые авторы, по аналогии с хромосомами клеток слюнных желез двукрылых, называют эти хромосомы «политенными» (Zhimulev, 1996). Общий принцип организации гигантских хромосом остается практически не изученным.

В настоящей работе была изучена динамика формирования гигантских хромосом клеток антиподального комплекса (АК) пшеницы (*Triticum aestivum* 2n=42, озимого сорта Московская 39) в ходе эмбрионального развития.

Семязачатки пшеницы фиксировали в 2,5% глутаровом альдегиде на 0,1М фосфатном буфере, содержащем 0,1М сахарозы. Зародышевые мешки выделяли под бинокулярной лупой с помощью препаровальных игл. Заключение образцов в эпоксидную смолу (Эпон812) проводили по стандартной методике. Для изучения на светооптическом уровне зародышевые мешки окрашивали ДНК-специфическим флуорохромом DAPI и заключали в мовиол. Окрашенные DAPI зародышевые мешки на разных стадиях развития изучали в микроскопе Carl Zeiss с цифровой камерой AxioCam. Ядра антипод фотографировали на последовательных оптических сечениях с интервалом 0,3 мкм. Полученные изображения обрабатывали с помощью алгоритма деконволюции, позволяющего ликвидировать фоновое свечение.

На ранней стадии формирования АК (сразу после оплодотворения) ядра антипод во много раз превышают по размеру ядра эндосперма, что косвенно свидетельствует о эндоредупликации ДНК, однако в таких ядрах

отдельные хромосомы не визуализируются. Отчетливо виден уровень компактизации ДНК – протяженные нитчатые структуры, по-видимому, соответствующий хромономе (рис. 1).

На средней стадии развития АК в ядрах происходит структурное обособление индивидуальных хромосом. В составе таких хромосом выявляется уровень компактизации ДНК, представленный латерально сближенными хромономами, по толщине примерно соответствующий анафазным хроматидам, часто наблюдаемым в делящемся эндосперме. В декомпактизованных теломерных районах гигантских хромосом, контактирующих с ядерной оболочкой, этот уровень не выявляется (рис. 2).

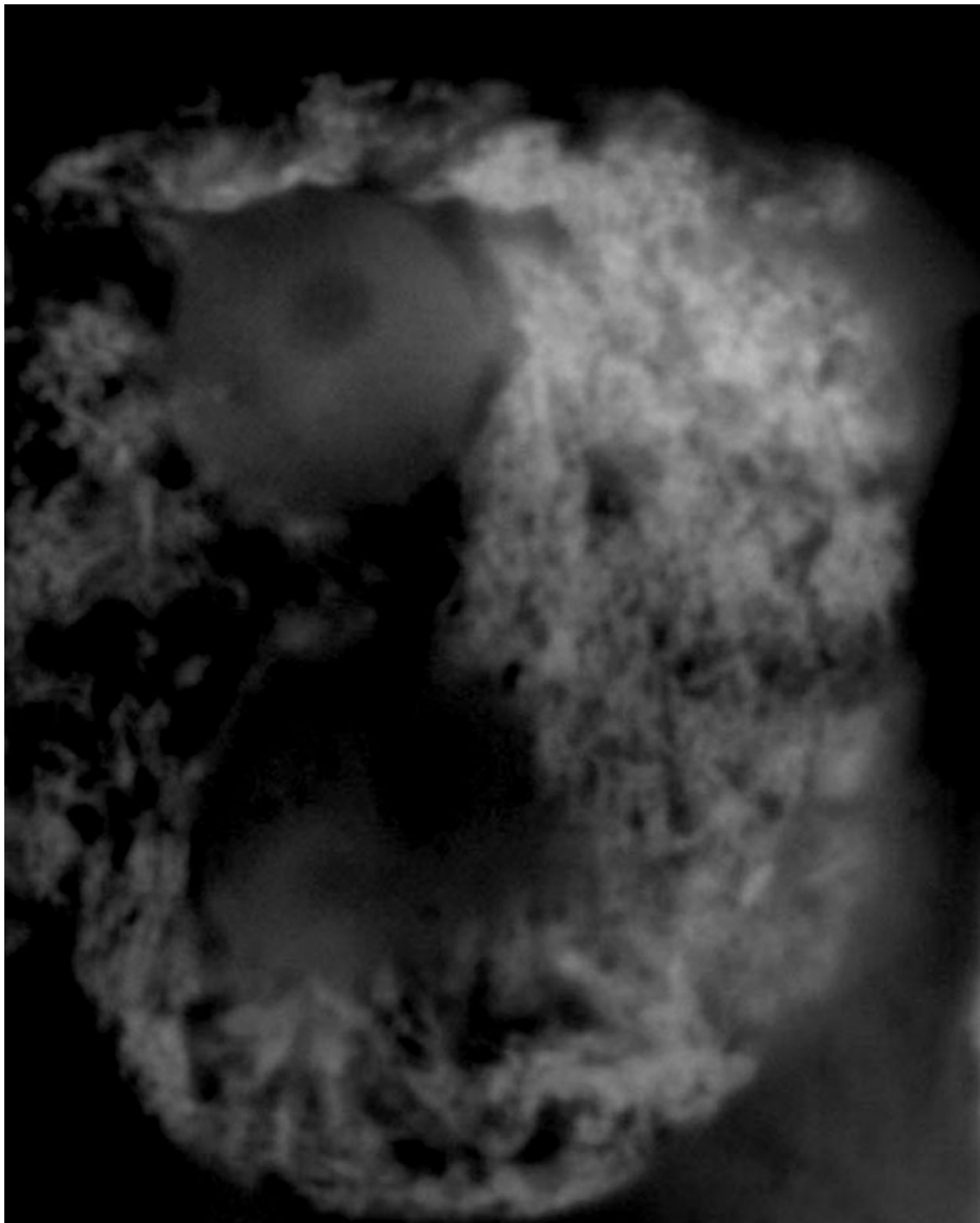


Рис. 1. Ранняя стадия развития антипод

Характерной особенностью гигантских хромосом антипод пшеницы является отсутствие дисков и междисков, наличие которых является типичным признаком политенных хромосом *Diptera*. В целом гигантские хромосомы представляют собой комплексную структуру, состоящую из продольно уложенных хромоном. Такая архитектура ядра сохраняется до поздней стадии развития.

На поздней стадии развития антипод структура ядерных компонентов – (ядрышка, хроматина и РНП-частиц) резко нарушается. Обособленные хромосомы исчезают, хроматин становится «губкообразным». Ядрышко сильно дефрагментируется (рис. 3). Такие изменения показывают, что в антиподах на этой стадии развития включается программа апоптоза.

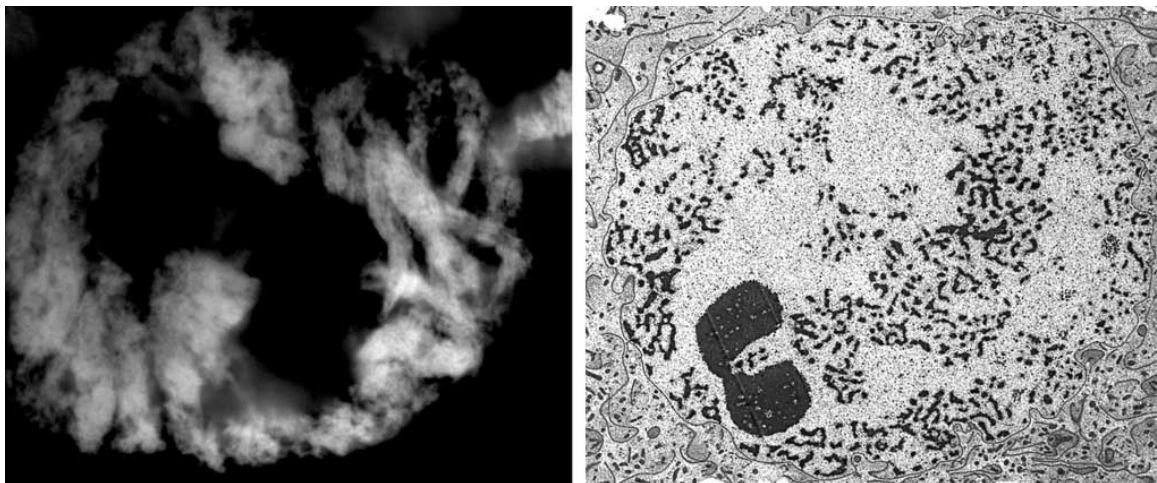


Рис. 2. Средняя стадия развития антипод

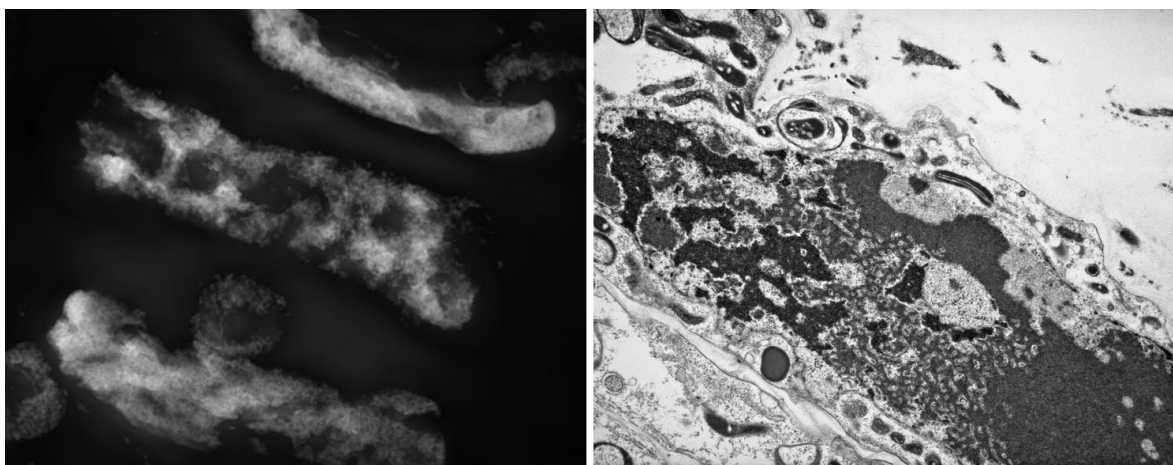


Рис. 3. Поздняя стадия развития антипод. Апоптотические ядра в световом

Для сравнительного анализа гигантских ядер антипод с нормальными интерфазными клетками были изучены клетки эндосперма на стадии интерфазы.

В интерфазе (ранней G_1) хроматин клеток эндосперма представлен протяженными фибриллярными структурами – хромономами, по толщине сопоставимыми с элементарными структурами гигантских хромосом антипод, что дает основание говорить об универсальности этого уровня компактизации как для тетраплоидных интерфазных ядер эндосперма, так и для эндоредуплицированных хромосом антипод.

Таким образом, структурная организация гигантских хромосом клеток антиподального комплекса принципиально отличаются от структуры политенных хромосом двукрылых и, на этом основании, для описания гигантских хромосом антипод целесообразнее использовать термин «полинемные», имея в виду, что в их состав входит несколько элементарных структур – хромоном.

Литература

Поддубная-Арнольди В.А. Цитозмбриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М., 1976, 507с

- Ивановская Е. В. Функциональная морфология политеменных хромосом антипод пшеницы // Цитология. 1973. Т. 15, № 12. С. 392–396.
- Zhimulev I. F. Morphology and structure of polytene chromosomes // Advances in Genetics. 1996. Т. 34 С. 1–359.

ЭМБРИОЛОГИЯ МНОГОЛЕТНИХ И ОДНОЛЕТНИХ ВИДОВ РОДА *MEDICAGO* (*FABACEAE*)

Верещагина В.А., Колясникова Н.Л., Новоселова Л.В.

Пермь, Пермский государственный университет

Исследована репродуктивная биология 26 однолетних и 14 многолетних видов рода *Medicago*, представленных более чем 470 образцами различного географического происхождения, в том числе из коллекции Всероссийского института растениеводства имени Н.И. Вавилова (Верещагина, Колясникова, Новоселова, 2004). Описаны две системы размножения в пределах одного рода (Верещагина, Новоселова, Колясникова, 2003), создана база данных «Репродуктивная биология видов семейства Fabaceae» и ее Интернет версия (Базы данных..., 2000, http://www.psu.ru/db_plant). В данной работе представлены результаты исследования развития и фертильности мужского и женского гаметофитов, процесса двойного оплодотворения, развития зародыша и эндосперма в связи с семенной продуктивностью.

Развитие и фертильность пыльцевых зерен

Пыльники люцерны четырехгнездные, стенка пыльника формируется по типу двудольных. Самые ранние стадии развития пыльников наблюдаются в крошечных бутонах, расположенных в пазухах листьев. В этот период ткань пыльника уже дифференцирована: выделяется спорогенная ткань и стенка пыльника, которая в период мейоза микроспоритов включает эпидермис, эндотеций, средний слой и тапетум. Одноядерный тапетум секреторного типа дегенерирует ко времени обособления микроспор. Стенка зрелого пыльника образована эпидермисом и эндотецием; клетки эндотеция вытянуты в радиальном направлении и имеют фиброзные утолщения; клетки эпидермиса уплощены. Зрелая стенка пыльника у всех видов имеет сходное строение. Спорогенные клетки располагаются в 1–2 слоя, у них крупные ядра. Образование микроспор симультанное, расположение их тетраэдрическое. Высвобождение микроспор в пределах цветка и даже пыльника асинхронно. Зрелые пыльцевые зерна двухклеточные, округлые, трехполюсные. У *M. intertexta* обнаружены пыльцевые зерна с четырьмя порами.

Средняя величина зрелых пыльцевых зерен у однолетних видов варьирует от 25,2 мкм у *M. lupulina* до 53,4 мкм у *M. turbinata* по полярной оси и от 22,2 мкм до 52,2 мкм у этих же видов в поперечнике по экватору. Соотношение этих величин наиболее близко к единице (1,02) у *M. turbinata*, наибольшее (1,14) у *M. lupulina*. В процессе развития, с момента образования микроспоры до зрелого пыльцевого зерна линейный размер по полярной оси увеличивается в 1,5–2,4 раза. Размеры пыльцевых зерен у многолетних видов люцерн по диаметру варьируют от 22,8 мкм до 43,4 мкм. *M. difalcata* и *M. trautvetteri* достоверно отличаются от остальных видов по размерам пыльцевых зерен. Среди последних выделяются две группы: *M. coerulea*, *M. quasifalcata*, *M. polychroa*, *M. sativa* с пыльцевыми зернами от 33,8 до 34,6 мкм и *M. glutinosa*, *M. falcata*, *M. cancellata* с пыльцевыми зернами 35,8–36,5 мкм. Менее всего из многолетних видов варьируют по размерам пыльцевых зерен *M. difalcata* и *M. polychroa*. Наименьшие размеры пыльцевых зерен зарегистрированы у диплоидных видов, несколько крупнее пыльцевые зерна тетраплоидов, самые крупные – у гексаплоидного вида *M. cancellata*.

Фертильность пыльцевых зерен изучена у 167 коллекционных образцов однолетних видов. Средний показатель фертильности пыльцевых зерен высок и колеблется от 85 до 100%. У 8 из 18 видов обнаружены коллекционные образцы с 100% фертильностью пыльцевых зерен. Средний процент фертильности по 9 многолетним видам варьировал от 67,2 до 83,9, но в пределах каждого вида встречаются как высоко-, так и среднефертильные растения. Наиболее высока фертильность у *M. difalcata* и *M. falcata* – 80 процентов растений этих видов имеют 76–100% фертильных пыльцевых зерен. Наиболее варьирует фертильность у *M. coerulea*, у которой лишь 38,5% изученных образцов имеют пыльцевые зерна с таким же высоким процентом фертильности. *M. sativa* по фертильности занимает промежуточное место среди исследованных видов. У многолетних видов не обнаружено ни одного коллекционного образца со 100% фертильностью или высокостерильного.

В целом в развитии пыльника и пыльцевых зерен однолетних видов не выявлено каких-либо отличий от многолетних видов *Medicago*. Раннее развитие мужского гаметофита, созревание которого происходит задолго до раскрытия цветка, в зеленых бутонах, скрытых чашелистиками, характерно и для многолетних, и для однолетних видов люцерны. Отличительной чертой однолетних *Medicago* является прорастание пыльцевых зерен в пыльниках.

Развитие и фертильность зародышевых мешков

Все исследованные виды люцерны имеют кампилотропные, крассинуцеллятные, двупокровные семязачатки. Самый верхний семязачаток со стороны рыльца обычно повернут к столбику, в то время как остальные – к основанию завязи.

Число семязачатков у разных видов люцерны различно, но постоянно у каждого вида. Число семязачатков в завязи у исследованных однолетних видов *Medicago* варьирует от 1 у *M. lupulina* до 15 у *M. orbicularis*. Наибольшее среднее число семязачатков зарегистрировано у *M. orbicularis* ($13,3 \pm 0,5$) и *M. intertexta* ($9,3 \pm 0,5$). Коллекционные образцы одного вида, разные по происхождению, не различаются существенно по числу семязачатков в завязи.

Общее число закладывающихся в завязи семязачатков у многолетних видов колеблется от 5,8 у *Medicago cancellata* до 9,6 у *M. coerulea*. Число семязачатков не коррелирует ни с длиной пестика, ни с размерами цветка, хотя длина пестика от основания завязи до кончика рыльца наименьшая у *M. cancellata* (в среднем 4,8 мм при длине распутившегося цветка 6,1 мм), но самые длинные пестики отмечены у *M. trautvetteri* (5,7 мм и 8,1 мм соответственно), среднее число семязачатков в завязи которых занимает промежуточное положение (9,0).

У всех исследованных видов люцерны обнаруживается дегенерация части семязачатков до опыления. Среднее число стерильных семязачатков на завязь для разных видов невелико (1–2) и в разные годы непостоянно, этот признак не является видовым.

В результате мейоза наряду с линейными тетрадами мегаспор формируются и тетраэдрические. Халазальная мегаспора из тетрады образует зародышевый мешок, остальные макроспоры дегенерируют, их остатки сохраняются длительное время. Зародышевый мешок развивается по Polygonum – типу. Антиподы эфемерны, они дегенерируют в процессе созревания зародышевого мешка.

После обособления клеток яйцевого аппарата, антипод и центральной клетки начинается увеличение размеров зародышевого мешка, которое идет параллельно с развитием бутона.

В созревающем зародышевом мешке в центральной клетке и яйцеклетке откладывается большое число крахмальных зерен; вычлененные зародышевые мешки, окрашенные йодидом калия, практически черного цвета. Мы подразделили крахмальные зерна, встреченные у однолетних видов, по размерам на крупные, мелкие и пылевидные. Пылевидные крахмальные зерна присутствуют в зародышевом мешке и в интегументах семязачатка. Они обнаруживаются в зародышевом мешке на всех стадиях его развития. Крупные и мелкие крахмальные зерна присутствуют только в зародышевом мешке. По наличию или отсутствию в зародышевом мешке крахмальных зерен определенного размера однолетние виды *Medicago* отличаются друг от друга. Большинство видов имеют крупные и пылевидные крахмальные зерна: *M. intertexta*, *M. orbicularis*, *M. arabica*, *M. scutellata*, *M. turbinata*. Причем у *M. scutellata* иногда крупные крахмальные зерна отсутствовали и присутствовали только пылевидные. У *M. turbinata* в разных зародышевых мешках встретились крупные и пылевидные крахмальные зерна или мелкие и пылевидные. У *M. lupulina* обнаруживаются только мелкие и пылевидные крахмальные зерна, а в отдельных случаях – только пылевидные. У видов, в зрелых зародышевых мешках которых присутствуют крупные крахмальные зерна, установлено постепенное увеличение размеров крахмальных зерен в процессе развития зародышевого мешка. Время появления крупных и мелких крахмальных зерен различно. Мы наблюдали появление крахмальных зерен в стадии двуядерного мешка у *M. scutellata*, *M. orbicularis*, *M. turbinata*, *M. lupulina*. У *M. intertexta* крахмальные зерна появляются на стадии четырехядерного зародышевого мешка. В зрелом зародышевом мешке у всех видов присутствует большое количество крахмальных зерен. Крахмальные зерна чаще всего скапливаются в центральной клетке, около полярных ядер, но нередко весь зародышевый мешок заполнен крахмальными зернами. В норме зародышевый мешок может содержать разное количество крахмальных зерен. Чаще всего встречались мешки с очень большим содержанием крахмальных зерен. Зародышевый мешок окружен углеводной оболочкой, которая становится заметной на стадии двуядерного зародышевого мешка. Толщина углеводной оболочки различна у разных видов. Самая мощная углеводная оболочка встретилась у *M. lupulina*, у *M. arabica*, *M. orbicularis*, *M. turbinata* она очень тонкая.

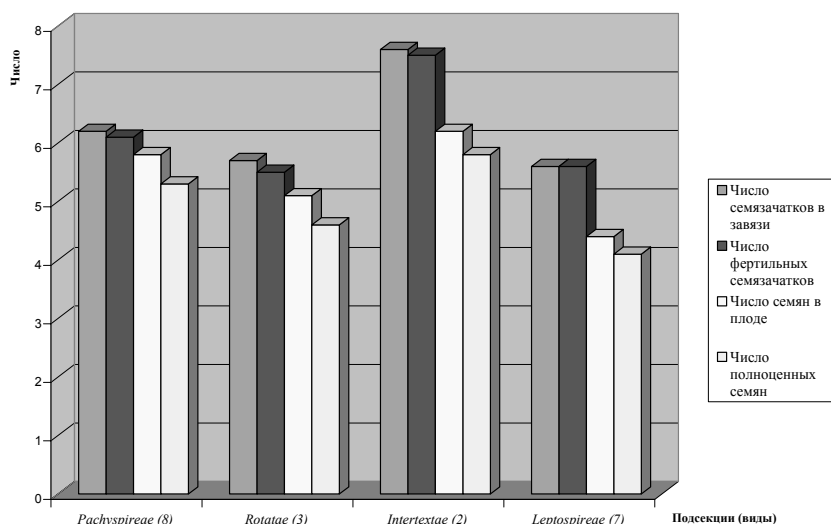
Зародышевые мешки, содержащие большое число крахмальных зерен, мы относили к фертильным. У однолетних видов к стерильным можно отнести зародышевые мешки длиной менее 100 мкм; зародышевые мешки, в которых (в результате нарушения синтеза крахмала), во-первых, встречаются мелкие крахмальные зерна у видов, для которых характерны в норме крупные крахмальные зерна; во-вторых, отсутствуют пылевидные крахмальные зерна у видов с мелкими и пылевидными зернами; в-третьих, зародышевые мешки с толстой углеводной оболочкой.

В развитии семязачатков и зародышевых мешков многолетних видов выявлены нарушения: гибель семязачатков происходит на всех стадиях развития завязи и семязачатков, начиная с заложения спорогенной ткани – археспориальных клеток – до момента созревания семян. Генетически закрепленная частичная гибель женского гаметофита наблюдается у видов как с малым, так и с достаточно большим числом семязачатков в завязи. Аномалии в строении семязачатков разнообразны, частота их встречаемости варьирует как у разных растений одного вида, так и между видами. Подобные нарушения выявлены и у однолетних видов люцерны, но они единичны.

Двойное оплодотворение. Зародыш и эндосперм. Семенная продуктивность

Период времени от начала прорастания пыльцы на рыльце до двойного оплодотворения составляет от 4 до 24 часов у разных видов. Процесс двойного оплодотворения у однолетних и многолетних видов рода *Medicago* не имеет особых отличий. Оплодотворение порогаемое, пыльцевая трубка изливает свое содержимое в одну из синергид, иногда разрушенными оказываются обе синергиды. Зигота после некоторого периода созревания делится поперечной перегородкой, образуя апикальную и базальную клетки. У многолетних видов первое деление зиготы отмечено через 48 часов после опыления, когда формируются 4–6 ядер эндосперма. У однолетних видов через 48 часов после искусственного триппинга наблюдались линейные и шаровидные зародыши с суспензором. У многолетних видов после принудительного самоопыления нормальное развитие зародыша выявлено в 2–3 семязачатках завязи (общее количество семязачатков в завязи от 5 до 15), в остальных семязачатках обнаружены дегенерирующие неоплодотворенные зародышевые мешки. У однолетних видов почти все семязачатки оплодотворены. Развитие зародыша исследованных видов идет по типу Caryophyllad, вариации *Medicago*. Длина подвеска варьирует в зависимости от числа образующих его клеток.

У многолетних видов соотношение числа семян и числа закладывающихся семязачатков составляет 1:10, у однолетних видов при благоприятных условиях в большинстве случаев число семян близко к числу закладывающихся семязачатков (рис.).



Потенциальная и реальная семенная продуктивность завязей однолетних видов из подсекций секции *Spirocarpos* рода *Medicago*.

Таким образом, сравнительно-эмбриологическое изучение формирования репродуктивных органов у однолетних и многолетних видов, различающихся системами размножения, указывает на сходство механизмов формирования мужского и женского гаметофитов, подтверждающее филогенетическое родство исследованных видов.

Различия между однолетними и многолетними видами рода *Medicago* L. по основным эмбриологическим характеристикам заключаются в количественных параметрах и темпах развития, которые можно использовать в качестве таксономических признаков.

Литература

База данных «Репродуктивная биология видов семейства *Fabaceae*» // Проблемы создания ботанических баз данных: рабочее совещ. Верецагина В.А., Новоселова Л.В., Колясникова Н.Л., Сивков А.В. Новосибирск, 2000. С.15–17.

Верецагина В.А., Новоселова Л.В., Колясникова Н.Л. Многолетние и однолетние виды *Medicago* L – две системы размножения // Ботанические исследования в Азиатской России: материалы XI съезда РБО. Барнаул, 2003. Т.2. С.133–134.

Верецагина В.А., Колясникова Н.Л., Новоселова Л.В. Репродуктивная биология видов рода *Medicago* L.- Пермь, 2004. 225 с.

ЭВОЛЮЦИЯ СТРУКТУРНЫХ МЕХАНИЗМОВ РЕАКЦИИ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

Вишнякова М.А.

Санкт-Петербург, ГНУ ГНЦ РФ ВНИИР им. Н. И Вавилова

Реакция самонесовместимости препятствует самооплодотворению путем предотвращения контакта мужского и женского гаметофитов, что морфологически проявляется в отторжении собственных мужских гаметофитов пестиком на разных этапах их взаимодействия. Реакция ограничена спорофитными тканями пестика и, следовательно, осуществляется только в прогамной фазе оплодотворения, которая представляет собой каскад сложных цитологических взаимодействий мужского гаметофита и пестика. Общепринято, что контроль реакции самонесовместимости у большинства видов (практически всех, за исключением сем. *Gramineae*) осуществляется одним сложным геном *S*. В зависимости от времени и места экспрессии этого гена самонесовместимость делится на гаметофитную и спорофитную, имеющих целый ряд различий в морфологическом проявлении реакции (местом осуществления ее в пестике) и в задействованных структурах, в частности, разных типах пыльцевых зерен (двух- и трехклеточные), рылец (влажные и сухие), столбиков (открытые и закрытые), а также покрытий пыльцевых зерен (полленкит и трифина) (Вишнякова, 1994, 1997). В спорофитной системе распознавание и отторжение происходят рано – на рыльце, в гаметофитной – в столбике и завязи, то есть позднее. Данные молекулярной биологии свидетельствуют о различиях молекулярной массы продуктов гена самонесовместимости *S* в двух системах и об отсутствии их гомологии (Haring et al., 1990). К настоящему времени установлено разнообразие молекулярных механизмов самонесовместимости в разных семействах (Silva, Goring, 2001; Takayama, Isogai, 2005, и др.). Известно, что в пределах одного семейства цветковых растений встречается только один тип самонесовместимости. В пределах двух типов реакции самонесовместимости, в свою очередь, также существует определенная изменчивость в ее морфологическом проявлении, что также выражается в различии времени и места отторжения пыльцевого зерна или пыльцевой трубки в пестике. Нами установлена видоспецифичность и сорто-специфичность места ингибирования пыльцевых трубок у представителей целого ряда родов растений (Вишнякова, 1994). Существуют семейства, у которых происходит смешение некоторых атрибутов реакции, что придает ей промежуточный характер, который даже называют гаметофитно-спорофитным (Cope, 1961; Taroda, Gibbs, 1982; Zuberi, Lewis, 1988 и др.).

Длительная история изучения самонесовместимости вызвала к жизни множество вопросов о характере ее генетической детерминации, экспрессии гена(ов), его(их) продуктах, а также происхождении. В частности, до сих пор нет единого мнения о первичности типа реакции. Несмотря на кажущуюся и поддерживаемую большинством ученых очевидность относительной примитивности гаметофитного типа, подтверждающемуся также и в его принадлежности представителям более примитивных двудольных и однодольных (*Magnoliales*, *Winterales*, *Hammamelidales*, *Nymphaeales*), по сравнению с более продвинутыми механизмами спорофитной самонесовместимости, свойственной представителям в основном высших порядков (*Asterales*, *Capparales*, *Caryophyllales*, *Malvales*), существуют стойкие убеждения в первичности последней (Zavada, 1984; Zavada, Taylor, 1986).

Изучив структурные механизмы реакции и ее морфологическое проявление у представителей 9 семейств (2 семейства со спорофитным типом и 7 семейств с гаметофитным), мы составили представление о возможных путях эволюции реакции, сопряженных с эволюцией мужского гаметофита и пестика. Сложившееся представление снимает целый ряд спорных вопросов, при этом, не вступая в противоречие с разнообразием представлений о продуктах гена и уникальности молекулярных детерминант, показанных для различных семейств.

Постулатом наших представлений является то, что совершенствование механизмов реакции направлено на максимально раннее распознавание и отторжение пестиком мужского гаметофита. Двумя крайними проявлениями реакции являются: отсутствие прилипания пыльцы к рыльцу (наиболее совершенное) и отторжение пыльцевой трубки в завязи (самое примитивное). В последнем случае не исключено взаимодействие двух гаметофитов: пыльцевой трубки и зародышевого мешка.

Приводим конспективное изложение выработанных нами положений о характере структурно-клеточных механизмов реакции самонесовместимости:

1. Допущение возможности синтеза продуктов гена *S* как в мейоците, так и в тапетуме (Pandey, 1970) определяет возможность локализации спорофитных детерминант, продуцентом которых является тапетум, не только в экзине в трифине (общепринятая концепция для спорофитного типа), но и наряду с продуктами гаметофитной фракции – в цитоплазме, а затем в интине пыльцевого зерна. В случае гаметофитной самонесовместимости локализация продуктов гена *S* в интине безусловна (рис.1).

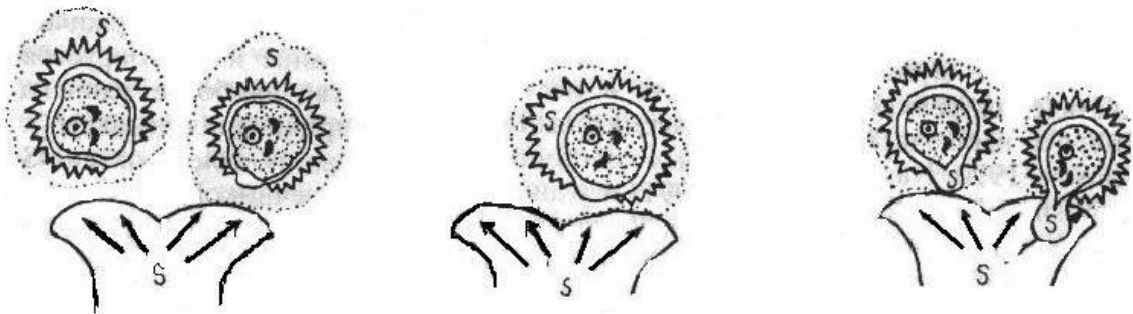


Рис.1. Схема синтеза и локализации продуктов гена *S* в процессе развития пыльцевого зерна. Точками условно обозначены спорофитные детерминанты самонесовместимости, крестиками – гаметофитные.

При спорофитном типе самонесовместимости продукты узнавания всегда находятся в рыльце и разнообразие проявления реакции зависит от локализации продуктов гена *S* в **пыльцевом зерне**:

- отсутствие прилипания пыльцы к рыльцу (вещества гена *S* в трифине);
- отсутствие прорастания пыльцевого зерна на рыльце (вещества гена *S* в экзине);
- ингибирование появившейся пыльцевой трубки в тканях рыльца (вещества гена *S* в интине) (рис.2).

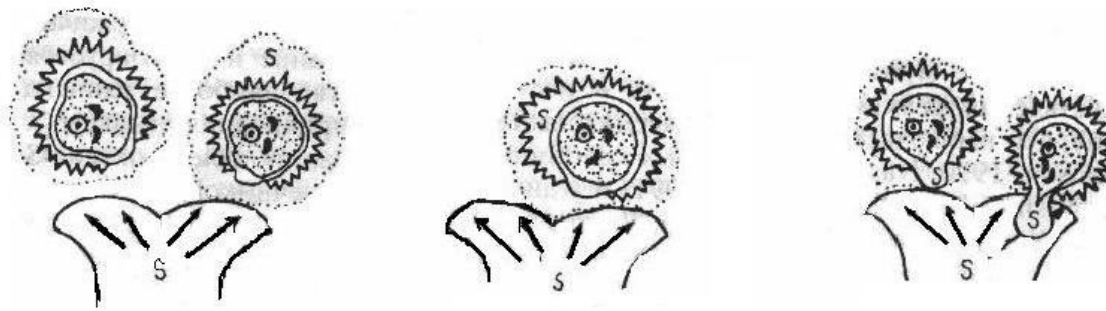


Рис.2. Морфологическое проявление реакции самонесовместимости в зависимости от локализации продуктов гена *S* в пыльцевом зерне при спорофитном типе контроля

При гаметофитном типе самонесовместимости продукты узнавания у мужского гаметофита находятся всегда в интине, разнообразие проявления реакции определяется различной глубиной осуществления реакции в столбике и завязи зависит от локализации продуктов гена *S* в **пестике**, возможно, в месте их максимальной концентрации (рис.3).

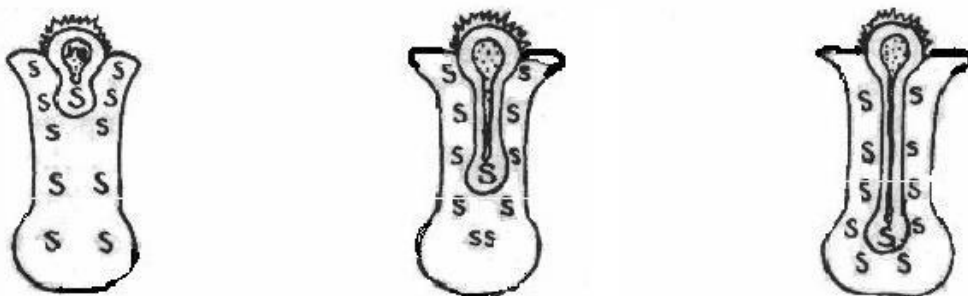


Рис.3. Морфологическое проявление реакции самонесовместимости в зависимости от локализации продуктов гена *S* в пестике при гаметофитном типе контроля

Места локализации продуктов гена *S* в пестике:

- у видов со спорофитной самонесовместимостью – в присущей им тонкой гидратированной пленке, покрывающей рыльце – пелликуле,

– у видов с гаметофитным контролем по пути роста пыльцевых трубок – в межклеточных пространствах проводникового тракта сплошных столбиков и/или в канальцевой жидкости открытых.

Основной эволюционный тренд механизмов реакции самонесовместимости – отдаление продуктов гена *S* от гаметофита в спорофит. В пестике это происходит по мере срастания плодолистика и превращения столбика из открытого в полузакрытый и закрытый и рыльца из влажного в сухое, – от зародышевого мешка в пелликулу. В пыльцевом зерне – в случае постмейотической экспрессии гена *S* – в спорофитные структуры – экзину и трифину. И в том, и в другом случаях самонесовместимость определяется спорофитом. Аналогию узнавания на уровне гаметофитов, как это происходит у *Pteridophytes* и *Gymnospermes*, или гамет, как у ранних цветковых, можно усмотреть у тех самонесовместимых видов, у которых пыльцевые трубки проникают в семязачатке и, возможно, входят в зародышевый мешок. Это позднее и сравнительно энергоемкое проявление самонесовместимости определяется гаметофитом со стороны пыльцы и, возможно, самим женским гаметофитом со стороны пестика.

На основе вышеизложенного можно предположить следующие этапы эволюции самонесовместимого реагирования:

- **спорофит—гаметофит** (наиболее примитивное). Экспрессия гена *S* домейотическая в спорофите и локализации его продуктов в интине/пыльцевой трубке и наличии компетенции узнавания у самого женского гаметофита. Пыльцевая трубка ингибируется в завязи после экспонирования ею веществ узнавания женскому гаметофиту. Проводя аналогию с голосеменными, где микроспора прорастает на поверхности яйцеклетки, перед этим преодолев сравнительно малое расстояние через ткань нуцеллуса, можно предположить, что такого рода взаимодействие могло возникнуть у ранних цветковых, карпели которых еще не образовали пестик с присущими ему структурами и функциями, что допускает, во-первых, наличие «голых» семязачатков, во-вторых, отсутствие у пестика функции узнавания. В качестве примера, по-видимому, можно привести гаметофитно-спорофитный контроль *Theobroma cacao* с ингибированием пыльцевых трубок в завязи (Core, 1961);
- **гаметофит – гаметофит**. Осуществляется в случае более поздней экспрессии гена *S* – в цитоплазме пыльцевого зерна и получении компетенции узнавания женским гаметофитом. Пыльцевая трубка, в данном случае несущая гаметофитные детерминанты узнавания, реагирует с продуктами женского гаметофита. Ингибирование взаимодействия также осуществляется в завязи, что присуще многим видам с гаметофитным контролем самонесовместимости;
- **гаметофит – спорофит**. Принципиальное отличие от предыдущего взаимодействия заключается в отдалении продуктов узнавания от женского гаметофита в спорофитные ткани пестика. Реакция отторжения осуществляется в разных районах столбика, что характерно для видов с гаметофитным контролем. При наличии пелликулы, как это наблюдается в сем. *Poaceae*, реакция осуществляется на рыльце;
- **спорофит – спорофит** (наиболее совершенное). Экспрессия гена *S* постмейотическая. Компетенция узнавания принадлежит продуктам спорофита: экзине или трифине у пыльцевого зерна и тканям пестика. Кульминация совершенствования реакции – отсутствие прилипания пыльцы к рыльцу как результат взаимодействия трифины и пелликулы. Полагаем, что подобное взаимодействие наблюдается при действии так называемых «сильных» аллелей самонесовместимости у видов *Brassica*.

Наши построения об эволюции структурных механизмов самонесовместимого взаимодействия не входят в противоречие с теорией одного из крупнейших специалистов по генетике самонесовместимости К. Pandey (1979) о первичной (межвидовой) и вторичной (внутривидовой) специфичности. Согласно этой теории, первичное узнавание пыльцы семязпочками было примитивной спорофитной детерминацией, которая путем дубликации цистронов преобразовалась в генный комплекс вторичной гаметофитной специфичности (самонесовместимости), в свою очередь эволюционирующей в спорофитную самонесовместимость.

Предложенная нами схема отражает также преемственность структурных механизмов реакции двух типов генетического контроля самонесовместимости и может в каждом конкретном случае объяснить смешение признаков реакции двух типов, совокупность которых в классическом варианте, характерном для каждого типа реакции, встречается у цветковых далеко не всегда.

Литература

- Вишнякова М. А. Структурно-функциональные основы несовместимости у растений: Авто-реф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 1994. 32 с.
- Вишнякова М. А. Эволюционная преемственность структурных механизмов гаметофитного и спорофитного типов реакции самонесовместимости // Бот. журн. 1997. Т. 82. № 8. С. 1–11.
- Core F.W. The mechanism of pollen-incompatibility in *Theobroma cacao* // Heredity. 1962. Vol. 17. P. 157–182.

- Haring V., Gray J. E., McGlure B. A. et al. Self-incompatibility: a self-recognition system in plants // Science. 1990. Vol. 250. N 91842. P. 937–941.
- Pandey K. K. Time and site of *S*-gene action, breeding systems and relationships in incompatibility // Euphytica. 1970. Vol. 19. P. 364–372.
- Pandey K. K. Overcoming incompatibility and promoting genetic recombination in flowering plants // New Zeal. J. Bot. 1979. Vol. 17. N 4. P. 645–663.
- Silva N., Goring D.R. Mechanisms of self-incompatibility in flowering plants // Cellular and Molecular Life Sciences. 2001. Vol. 58. N. 14. P. 1988–2007.
- Takayama S., Isogai A. Self-incompatibility in plants // Annual Review of Plant Biology. 2005. Vol. 56. P. 467–489.
- Taroda N., Gibbs P. E. Floral biology and breeding system of *Sterculia chicha* St. Hil. (*Sterculiaceae*) // New Phytologist. 1982. Vol. 90. N 4. P. 735–743.
- Zavada M. S. The relation between pollen exine sculpturing and self-incompatibility mechanisms // Plant Syst. Evol. 1984. Vol. 147. N 1–2. P. 63–78.
- Zavada M. S., Taylor T. N. The role of self-incompatibility and sexual selection in the gymnosperm-angiosperm transition // Amer. Natur. 1986. Vol. 128. P. 538–550.
- Zuberi M. I., Lewis D. Gametophytic-sporophytic incompatibility in the *Cruciferae*—*Brassica campestris* // Heredity. 1988. Vol. 61. P. 367–377.

АНОМАЛИИ В РАЗВИТИИ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ ПОДСОЛНЕЧНИКА

Воронова О.Н.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им.В.Л.Комарова РАН

Подсолнечник – одна из главных сельскохозяйственных культур России. Но, невзирая на важность культурного подсолнечника, вопросы его репродуктивной биологии привлекли внимание немногих эмбриологов (Устинова, 1955, 1964, 1970; Дзюбенко, 1959; Тодерич, 1988; Newcomb, 1973; Yan Huang et al., 1991, и другие).

Исследования различных сортов культурного подсолнечника показало, что обычно в семязчатке закладывается одна археспориальная клетка, зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу и формируется один зародыш Asterad-типа (*Senecio* – вариация) (Устинова, 1964; Newcomb, 1973; Тодерич, 1988; Yan Huang et al., 1991); отклонения наблюдались крайне редко (Устинова, 1955, 1970).

У диких видов, а также у линий и форм культурного подсолнечника отмечается большее разнообразие возможных путей формирования женских репродуктивных структур (апоспория, гемигамия, полиэмбриония и т.п.), чем у культурного подсолнечника (Дзюбенко, 1959; Тодерич, 1988; Pleten et al., 2001; Voronova, 2005; Воронова, 2006; Воронова, Гаврилова, 2007), но роль апомиксиса в системе размножения у подсолнечника остается еще не до конца понятной.

В опытах по межвидовой гибридизации, у некоторых ЦМС линий подсолнечника, опыленных пыльцой многолетних диких *Helianthus*, были выявлены дополнительные зародышевые мешки, апоспорические по происхождению. Они были обнаружены в разное время после опыления (от двух часов до девяти суток) и в разных комбинациях опылений (см. таблицу). Набор элементов у апоспорических зародышевых мешков был, как правило, схож с таковым у основного и включал яйцеклетку, синергиды, полярные ядра (или вторичное ядро центральной клетки) и антиподы.

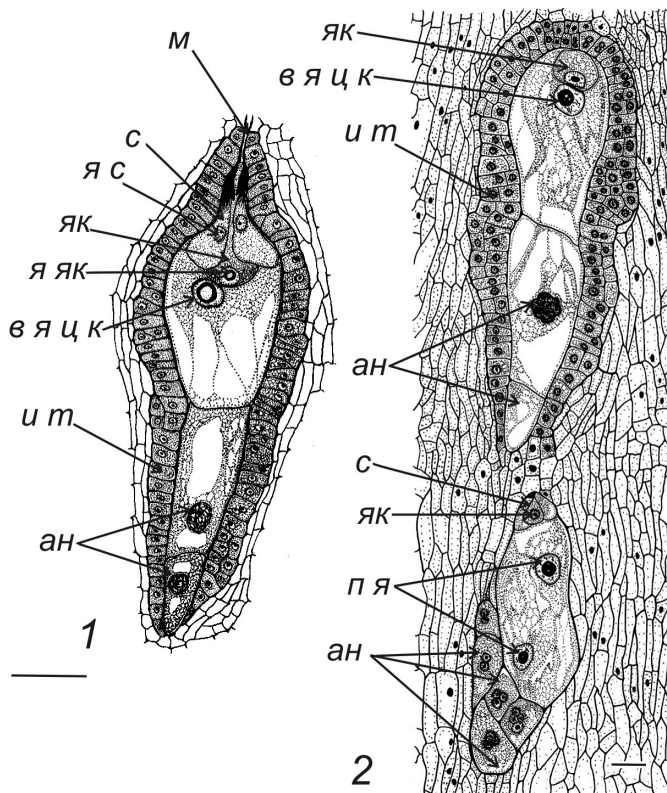


Рис. 1. Строение зрелого зародышевого мешка *Helianthus annuus* перед опылением и после опыления дикими видами подсолнечника (линия ВИР116).

1 – зародышевый мешок перед опылением; 2 – зародышевый мешок и примыкающий к нему апоспорический зародышевый мешок спустя 1,5 ч после опыления.

ан – антипода, ит – интегументальный тапетум, м – микропиле, п я – полярное ядро, с – синергида, як – яйцеклетка, яс – ядро синергиды, в я ц к – вторичное ядро центральной клетки, яяк – ядро яйцеклетки. Масштабная линейка: 1,2 – 15мкм.

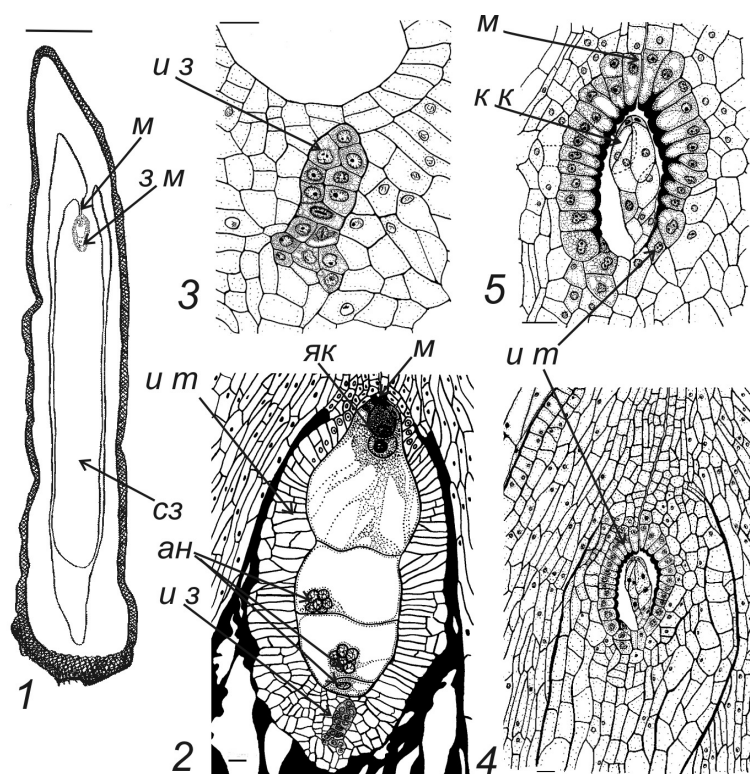


Рис. 2. Строение завязи и зародышевого мешка *Helianthus annuus* с различными аномалиями в развитии (линия ВИР116).

1 – завязь на момент опыления; 2 – дегенерирующий зародышевый мешок с интегументальным зародышем (7 сут. после опыления); 3 – интегументальный зародыш; 4 – семязачаток без зародышевого мешка (7 сут. после опыления); 5 – комплекс клеток, формирующийся вместо зародышевого мешка.

с з – семязачаток, з м – зародышевый мешок, у з – интегументальный зародыш, к – клеточный комплекс; м – микропиле, остальные – те же как на рис. 1. Масштабная линейка: 1 – 400 мкм; 2–5 – 20 мкм.

Различия касались размеров, количества и степени дифференциации элементов.

Апоспорические зародышевые мешки закладывались позже основного и развивались асинхронно с ним (Voropova, 2005; Воронова, Гаврилова, 2007).

Обнаружены случаи формирования интегументальных зародышей в семязачатках ЦМС линии ВИР 116. Материнские растения были опылены пыльцой *H. occidentalis*. Оплодотворение не происходило и, спустя 7 суток после опыления, зародышевый мешок почти полностью дегенерировал. В отдельных случаях сохранялся яйцевой аппарат, антиподы или вторичное ядро центральной клетки. Интегументальный тапетум становился многослойным, а его клетки – прозрачными, с плохо заметным ядром. Зародыши располагались в халазальной области интегументального тапета, обращаясь апикальным полюсом в сторону микропиле. Зародыши формировались, по-видимому, из эмбрионального клеточного комплекса подобно тому, как это происходит в культуре *in vitro* (Бутенко, 1975; Батыгина, Бутенко, 1981) и состояли из 1–2 клеток подвеска и 7–8 клеток собственно зародыша – темноокрашенных с крупным, хорошо выраженным ядром с четким ядрышком.

По строению они соответствовали половым зародышами Asterad-типа (Senecio – вариация).

Отмечалось и противоположное явление – полное отсутствие зародышевого мешка в отдельных семязачатках у некоторых ЦМС линий. Все структуры семязачатка были нормально сформированы, фазы их развития и взаимное расположение элементов соответствовали стадии развития цветка. На месте зародышевого мешка, в полости окруженной интегументальным тапетумом, обнаружилось несколько мелких и 1–3 крупных клетки, со светлой, сильно вакуолизированной цитоплазмой, и небольшим ядром. Вероятно, эти клетки являются нуцеллярными по происхождению и сохраняются длительное время (Воронова, 2006).

Отсутствие основного зародышевого мешка и формирование апоспорического могло наблюдаться в одном и том же семязачатке.

Пути репродукции у линий и форм культурного подсолнечника более разнообразны, чем у перекрестноопыляющихся сортов-популяций. В процессе селекционной работы над подсолнечником неоднократно использовалась межвидовая гибридизация, и менялся способ опыления: на первом этапе шел поиск автофертильных форм, затем среди них выделяли стерильные линии, и поддерживали их путем самоопыления, а для получения промышленных гетерозисных гибридов линии ЦМС вновь перекрестно опыляют. Баланс, существующий в репродуктивной системе сортов, оказывается нарушенным у линий и гибридов.

Стресс, вызванный комплексом факторов (гибридизацией, задержкой опыления и окружающими условиями), способствует реализации морфогенетического потенциала культурного подсолнечника. Это проявляется в альтернативных путях развития репродуктивных структур, заложении дублирующих структур, обеспечивая работу системы надежности (Батыгина, 1994).

Встречаемость аномалий в развитии семязачатка в разных комбинациях опылений культурного подсолнечника (линии ВИР 114, ВИР 116 и ВИР151) дикими многолетними видами *Helianthus*.

Комбинация опыления	Число семязачатков		
	всего, шт	с клеточным комплексом вместо зародышевого мешка, %	с апоспорическими зародышевыми мешками, %
ВИР 114 А x <i>H. ciliaris</i>	35	2,9	51,4
ВИР 116 А x <i>H. nuttalli</i>	55	0	14,5
ВИР 116 А x <i>H. occidentalis</i>	43	20,9	14,0
ВИР 114 А x <i>H. occidentalis</i>	85	1,2	11,8
ВИР 114 А x <i>H. giganteus</i>	69	0	10,0
ВИР 114 А x <i>H. nuttalli</i>	35	34,3	8,6
ВИР 116 А x ВИР 116 Б (пыльца хранилась 3 сут. при t 0–4°C)	32	0	6,7
ВИР 116 А x <i>H. divaricatus</i>	35	14,3	5,7
ВИР 114 А x <i>H. hirsutus</i>	89	16,9	4,5
ВИР 151 А x <i>H. occidentalis</i>	30	0	3,3
ВИР 116 А x <i>H. giganteus</i>	45	0	2,2
ВИР 114 А x ВИР114Б	119	3,4	1,7
ВИР 116 А x ВИР116Б	49	0	0
ВИР 116 А x <i>H. maximiliani</i>	48	0	0
ВИР 116 А x <i>H. ciliaris</i>	46	0	0
ВИР 116 А x <i>H. decapetalis</i>	45	0	0
ВИР 116 А x <i>H. mollis</i>	44	0	0
ВИР 116 А x <i>H. strumosus</i>	40	0	0

Автор благодарит сотрудников ВНИИ растениеводства им.Н.И.Вавилова и Кубанской опытной станции ВНИИР, особенно, В.А.Гаврилову, В.Т.Рожкову и Т.Т.Толстую за помощь в получении материала для исследований.

Работа выполняется при поддержке РФФИ проект №08-04-00076 и гранта Президента РФ по поддержке ведущих научных школ РФ проект № НШ-2096.2008.4.

Литература

- Батыгина Т.Б. Апомиксис, агамоспермия и вивипария и их роль в системе репродукции растений // Апомиксис у растений: состояние проблемы и перспективы исследований. Саратов, 1994. С. 16–18.
- Батыгина Т.Б., Бутенко Р.Г. Морфогенетические потенции зародыша покрытосеменных растений (на примере представителей рода *Raeonia* сем. *Raeoniaceae*) // Бот. журн. 1981. Т. 66. № 11. С. 1531–1547.
- Бутенко Р.Г. Экспериментальный морфогенез и дифференциация в культуре клеток растений. М. 1975.
- Воронова О. Аномалии в развитии генеративной сферы у некоторых ЦМС линий подсолнечника // Conferința științifică internațională „Invățământul superior și cercetarea – piloni ai societății bazate pe cunoaștere” dedicată jubileului de 60 ani ai Universității de Stat din Moldova. Chișinău, Moldova. 2006. С. 335–336
- Воронова О.Н., Гаврилова В.А. Апоспория у подсолнечника // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 10. С. 1535–1544.
- Дзюбенко Л.К. Цитоембріологічне дослідження жіночої генеративної зони в насінному зачатку соняшника (*Helianthus* L.) // Укр. бот. журн. 1959. Т. 16. № 3. С. 8–19.
- Тодерич К.Н. Эмбриология подсолнечника (*Helianthus annuus*, *H. rigidus* и другие): Дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1988. 256с.
- Устинова Е.Н. Явление апоспории у подсолнечника // ДАН СССР. 1955. Т. 100. № 6. С. 1163–1166.
- Устинова Е.Н. Изменчивость женского гаметофита у подсолнечника (*Helianthus annuus* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1964. Т.69. Вып.4. С. 111–117.
- Устинова Е.Н. Апомиксис у подсолнечника // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 110–116.
- Newcomb W. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* before fertilization // Can. J. Bot. 1973a. Vol. 51. P. 863–878.
- Newcomb W. The development of the embryo sac of sunflower *Helianthus annuus* after fertilization // Can. J. Bot. 1973b. Vol. 51. P. 879–890.
- Pleten S., Tarabrina A., Voronova O., Pershin A., Batygina T. Is there hemigamy in *Helianthus annuus*? // Abstracts Xth International Conference on Plant Embryology (5–8 September, 2001, Nitra, Slovak Republic), 2001, P. 50.
- Voronova O.N. Is there apospory in sunflower? // Abstracts of XVII International Botanical Congress, Vienna, Austria 17–23 July 2005, P. 484.

Yan H., Yang H.-Y., Jensen W.A. Ultrastructure of the developing embryo sac of sunflower (*Helianthus annuus*) before and after fertilization // Can. J. Bot., 1991. Vol. 69. №1. P.191–202.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СТРЕССЫ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ У РАСТЕНИЙ В РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПЕРИОД

Гончарова Э. А.

Санкт-Петербург, ГНУ ГНЦ РФ Всероссийский научно-исследовательский институт растениеводства
им. Н.И.Вавилова

Физиологическая активность, биологическая и семенная продуктивность растений определяется устойчивостью или надежностью биологической системы, её способностью регулировать и устанавливать в процессе экологического приспособления на новом уровне нарушенное при изменении обстановки равновесие между внутренней организацией и средой.

В связи с этим изучение саморегуляции растений, выяснение механизмов эндогенной координации функций различных органов и физиологических процессов в системе целого растения, имеет первостепенное значение. Особую актуальность представляет изучение жизнедеятельности растений в период плодоношения в связи с общей продуктивностью растений в изменяющихся условиях окружающей среды (Гончарова 1985, 1995)

Продуктивность растений зависит от многих факторов среды, но наиболее существенна эта зависимость от основных агрометеорологических параметров (водообеспеченности растений, температуры воздуха, физико-химических свойств почвы и др.).

При рассмотрении экспериментальных данных характера изменения структуры урожая разных по биологии и морфологии видов культурных сочноплодных растений (овощные, плодовые, цитрусовые, ягодные) под влиянием различных экологических экстремальных факторов (засуха, засоление, жара) выявляется большое количество аналогий, на основании которых сформулированы общие закономерности изменения элементов структуры урожая растений (Гончарова, 1995).

Во-первых, действие разных стрессов на структуру урожая растений однотипно, что позволяет рассматривать общую реакцию на культурах другого типа возделывания (посадки растений, саженцами, плетями и т.п.). Поэтому и общая продуктивность поля (посадки) в основном определяется у них изменчивостью среднего урожая с отдельного растения, которая зависит от трех основных компонентов – числа плодоносных элементов (кистей, ветвей, плодоносов и т.д.), числа генеративных органов на плодоеlemente (последовательно сменяющихся по цепи цветок-завязь-плод) и абсолютной массой плода. При этом обнаружилось, что последних два компонента, а особенно масса плода, существенно различаются на плодоносных элементах разного порядка как по своим величинам, так и по изменчивости в стрессовых ситуациях.

При неблагоприятных условиях сокращается количество плодоносных элементов (число кистей, плодунесущих побегов, и т.п.). Хотя у сочно-плодных культур это явление выражено слабее, чем, например, у злаков, но оно наблюдается, выражаясь в том, что некоторая часть плодоносов либо не развивается, либо остается неплодоносной. Биологический смысл этого явления заключается в том, что растение саморегуляцией избавляется от излишних потребителей пластических веществ, которые в стрессовых условиях становятся ему «тяжелой обузой», и направляет все свои ресурсы (в том числе и H_2O) на обеспечение лишь той части плодоносов, на которых формируются наиболее жизнеспособные плоды или семена (Гончарова, 2005). Понимать и учитывать это свойство саморегуляции, выработанное и закрепленное у всех растений многовековой эволюцией, чрезвычайно важно для растениеводства почвенно-климатических зон с экстремальными условиями.

Другой компонент структуры урожая – количество плодов на плодоносе – регулируется путем образования определенного числа предшественников плода (цветков) и поддержания уровня плодонагрузки на последующих фазах онтогенеза. Число зачатков плодов генетически детерминировано довольно жестко и мало изменяется под влиянием даже сильных стрессов; причём в особо благоприятных условиях среды потенциальную возможность развития в плоды имеют, вероятно, все эти зачатки. В естественной природной обстановке у растений развивается в плоды лишь небольшая часть от числа их предшественников (цветков и даже завязей). В экстремальных условиях среды эта депрессия плодобразования резко усиливается. Осуществляется этот процесс и путём стерилизации цветков (не образуется завязи), и путём блокирования роста и развития уже образовавшихся завязей или массового сбрасывания завязей и плодов.

Подавление роста и налива плодов под влиянием неблагоприятных гидротермических факторов приводит к снижению их массы, что нередко связано также с ухудшением товарно-хозяйственных качеств получаемой продукции. Удаление части плодов приводит к увеличению размеров оставшихся на растении, особенно

заметному именно в стрессовых условиях. Эти факты показывают наличие конкуренции между плодами за питательные вещества, но, однако, раскрывают пути возможного улучшения качества урожая при стрессах путём искусственного регулирования у растений их плодонагрузки (Гончарова, 2007).

Экспериментально показано, что между количеством плодов и их средней массой часто проявляются обратные коррелятивные связи, особенно отчетливые в стрессовых условиях. Даже при непродолжительном стрессе нередко наблюдается на растении общий угнетающий эффект, следствие которого может ощутимо проявляться и на тех элементах структуры урожая, которые формируются после смены экстремальных условий на относительно оптимальные.

Заслуживает внимания и другой факт. Масса плода зависит в основном от размеров окружающих зародыш тканей (перикарпий плода и т.д.). В процессе длительной селекционной практики человек сознательно добился гипертрофического увеличения размеров этих тканей, что ни для отдельного растения, ни для вида в целом не является биологически необходимо, а иногда и целесообразно. В стрессовых условиях резко усиливается проявление эволюционно целесообразных для вида «диких» механизмов саморегуляции жизнедеятельности растений. Именно поэтому в таких условиях у растений столь легко снижается масса плодов, особенно у растений крупноплодных культур.

Рассмотренные количественные зависимости изменения отдельных элементов структуры урожая под влиянием экстремальных погодно-климатических и почвенных условий, выявляют общность их характера для разных видов растений и разных типов стрессов, раскрывают биологическую обусловленность этих изменений с позиций законов существования видов.

Литература

Гончарова Э.А. Эндогенная регуляция плодоношения сочноплодных культур, адаптация их к экстремальным воздействиям и проблемы диагностики устойчивости: Автореф... дис. д-ра биол. наук. Кишинев, 1985. 48 с.

Гончарова Э.А. Физиологические основы селекции растений. Саморегуляция плодоношения сочноплодных растений. СПб, 1995, Т. 2, С. 352–432.

Гончарова Э.А. Водный статус культурных растений и его диагностика. СПб, 2005. 112 с.

Goncharova E.A. Genetically determined function of the sink-source system at the reproductive stage and its role in the development of plant adaptive capability. Sink-source relationships in plants. Kaliningrad, 2007.

К ЭМБРИОЛОГИИ *SIDERITIS CATTILARIS* (LAMIACEAE)

Жинкина Н.А., Батыгина Т.Б.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Sideritis cattilaris Juz. (железница мисковидная) – эндемичное растение Крымских скал и пастбищ южного побережья. Этот вид относится к роду железниц, который распространен в Южной Европе, Малой Азии и Северной Америке. Это эфирно-масличные, лекарственные, декоративные и пищевые растения. Цветки используют при лечении туберкулеза легких и при респираторных инфекциях. Известно, что в семенах *Sideritis cattilaris* обнаружено жирное масло. Центры биологического (таксономического) разнообразия яснотковых, сосредоточены за пределами России, и сырьевая база малодоступна, поэтому возникла необходимость их интродукции. На базе научно опытной станции Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (пос. Отрадное, Приозерский район, Ленинградской области) создана коллекция яснотковых (около 35 видов). С 1986 года выращивался данный вид наряду с другими видами рода железниц, используя посевной материал собранный в районе г. Алушта. Как известно, один из ключевых вопросов ботанического ресурсосведения – выявление факторов и механизмов, определяющих семенную продуктивность растений.

Первичная интродукционная оценка выявила у большинства видов рода *Sideritis* низкую семенную продуктивность. В связи с этим возникла необходимость установления основных причин, препятствующих семенному возобновлению, которые служили бы ключом к пониманию репродуктивной стратегии данных интродуцентов.

Нами проведено эмбриологическое исследование *Sideritis cattilaris*. Семязачаток анатропный, сидячий, с единственным интегументом, тенуинуцеллярный, имеется гипостаза и фуникулярный obturator. Отмечено наличие интегументального тапетума. Археспорий одноклеточный. Parietalная клетка отсутствует. Тетрада микроспор линейная. Зародышевый мешок развивается по Polygonum – типу.

Пыльник 4-гнездный, 2-тековый, гнезда объединены попарно связником, в центре которого проходит проводящий пучок. Каждая тека раскрывается продольной щелью. Стенка пыльника формируется по центробежному, или типу двудольных. Стенка зрелого пыльника состоит из эпидермиса, покрытого тонким слоем кутикулы, и эндотеция с фиброзными утолщениями. Мейоз в микроспороцитах, в большинстве своем, протекает без нарушений.

Образование тетрад микроспор происходит по симультанному типу, микроспоры тетраэдральные. Пыльцевые зерна 3-клеточные. Исследование выявило, наличие аномальных пыльцевых зерен.

Исследование генезиса пыльника позволило обсудить причины низкой завязываемости семян. Одной из причин низкой семенной продуктивности является наличие аномалий в микроспорогенезе и при развитии пыльцевых зерен, что ведет к снижению фертильной пыльцы и формированию невыполненных семян. Однако, нельзя исключить и тот факт, что отсутствие достаточного количества опылителей в период цветения тоже может приводить к плохой завязываемости семян. Это может быть следствием дождливых погодных условий в период цветения и неспособности к самоопылению.

Литература:

- Дзевалтовский А.К. Эмбриология губоцветных (*Labiatae* Juss.) // Бот. журн. 1976. Т. 64. №1. С. 100–111.
 Жинкина Н.А., Батыгина Т.Б. Эмбриология представителей семейства *Lamiaceae* в связи с интродукцией // Матер. Межд. Конф. по анатомии и морфологии растений СПб, 2002. С. 142–143.
 Камелина О.П., Проскурина О.Б., Жинкина Н.А. К методике окраски эмбриологических препаратов // Бот. журн. 1992. Т. 77. №4. С. 93–96.
 Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
 Шевченко С.В., Дьяченко А.Д. Мужская генеративная сфера *Sideritis catilaris* L. (сем. *Lamiaceae*) // Бюл. Нит. Бот. Сада. 2004. Вып. 89, С. 108–112.
 Якобсон Е.Л. Перспективные виды рода *Agastache* Clayt. *Ex Gronov* при интродукции на северо-западе России. // Матер. Науч. конф. «Интродукция харчових и кормових рослин». Киев, 1994. С. 162–163.

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ ОДНОЛЕТНИХ И МНОГОЛЕТНИХ БОБОВЫХ

Зимницкая С. А., Кутлунина Н. А.

Екатеринбург, Уральский государственный университет

Репродуктивная стратегия вида, как основа его жизненной стратегии, является главным фактором формирования и реализации адаптивных возможностей вида, его эффективного воспроизводства и распространения. Изучение структурных элементов репродуктивной стратегии вида и динамики репродуктивных стратегий популяций при взаимодействии с абиотическими и биотическими факторами среды позволяет не только понять и объяснить современное состояние той или иной популяции, но и прогнозировать ее дальнейшее изменение. Исследование с этой точки зрения бобовых представляется актуальным, поскольку среди их представителей – важнейшие компоненты природных и культурных фитоценозов, ресурсные виды, обладающие целым рядом хозяйственно-ценных качеств, а также виды, популяции которых нуждаются в мониторинге состояния и охране.

Оценка репродуктивной стратегии вида включает в себя целый комплекс взаимосвязанных и взаимозависимых показателей, от которых прямо или косвенно зависит система размножения. Важнейшие среди них – жизненная форма, формирование вегетативных и генеративных органов, наличие и эффективность вегетативного размножения, особенности эмбриогенеза и опыления, формирование элементов семенной продуктивности и факторы, определяющие ее снижение, качество семян.

Нами были изучены особенности репродуктивной биологии 25 видов бобовых на Урале, которые относятся к родам *Amoria*, *Astragalus*, *Chrysaspis*, *Glycyrrhiza*, *Melilotoides*, *Trifolium*, *Trigonella*. Среди изученных видов представлены как однолетние, так и многолетние растения. Однолетние виды – стержнекорневые травянистые монокарпики. Многолетние виды представлены поликарпическими травами, кустарничками и полукустарничками. Поскольку однолетние виды клевера и пажитника не имеют вегетативного размножения, то можно предположить, что в сравнительной оценке репродуктивных стратегий однолетних и многолетних видов основным показателем будет именно вегетативное размножение. Однако, сложность и пластичность системы семенного размножения бобовых, прежде всего их систем опыления, показывает, что она также вносит существенный вклад в изменчивость их репродуктивных стратегий.

Эффективность вегетативного размножения у многолетних видов не одинакова. Это определяется характером подземных органов, наличием специализированных органов вегетативного разрастания и размножения. Так, например, вегетативно подвижными являются виды солодки, имеющие мощные ползучие корневища, а также клевер ползучий и клевер земляничный с длинными ползучими укореняющимися в узлах надземными побегами, которые обеспечивают не только активное разрастание и легкий переход партикул к автономному существованию, но и глубокое их омоложение. Менее эффективным вегетативным размножением обладают виды с коротким корневищем, например, клевер луговой. Каудекс клевера горного

может обеспечить только старческую партикуляцию, что продлевает генеративную фазу особи, но не обеспечивает омоложение партикул.

Существенное значение для оценки семенного размножения бобовых имеет тип генеративных побегов. У бобовых формируются простые пазушные соцветия двух типов – кисть и головковидная кисть. У видов со слабо ветвящимися генеративными побегами (клевер горный, клевер волосистоголовый, клевер паннонский) цветение краткосрочно. У видов, с сильно ветвящимися генеративными побегами (клевер ползучий, виды соловки, пажитник плоскоплодный), цветение сильно растянуто.

Микроспорогенез и развитие мужского гаметофита у всех изученных видов протекают без существенных нарушений. Только в единичных случаях мы отмечали повышение уровня стерилизации пыльцевых зерен на фоне крайне неблагоприятного воздействия окружающей среды (Зимницкая и др., 2005). Как правило, уровень стерилизации невысок и не может оказать существенного влияния на эффективность оплодотворения.

Как показывают наши исследования, одним из основных лимитирующих семенное размножение факторов у изученных видов бобовых является стерилизация семязачатков. В завязи однолетних и многолетних видов закладывается разное число семязачатков. Их может быть 2 (виды *Trifolium*, *Chrysopsis*, *Amoria montana*, *Trigonella caerulea*), от 2 до 6 – у *A. repens*, у видов *Glycyrrhiza* – 6–9, у *Melilotoides platycarpus* – 5–13, у *Trigonella foenum-graecum* и *Astragalus cornutus* – 16–25, у *A. karelinianus* – 7–25, *A. wolgensis* – 21–35. Значительная часть этих семязачатков стерилизуется еще до начала цветения. Доля aberrантных семязачатков у однолетних видов в среднем составляет у клевера пашенного 79%, клевера каштанового – 50%, пажитника голубого – 18%, пажитника греческого – 50%. У многолетних видов этот показатель имеет самое низкое значение у пажитника плоскоплодного – 16%, а самый высокий уровень стерилизации отмечен для клевера горного – 58% и астрагала рогоплодного – 64%.

Известно, что отмирание определенного числа семязачатков обусловлено закономерностями репродуктивной биологии видов. Существуют общие положения, которые определяют, что в среднем для однолетних видов число фертильных семязачатков должно составлять 85%, а для многолетних – 50% (Wiens, 1984). Безусловно, генотипические особенности обуславливают и межвидовую, и внутривидовую изменчивость видов по степени стерилизации. Однако обращает на себя внимание тот факт, что уровень стерилизации клевера пашенного, клевера каштанового, пажитника греческого на Урале значительно выше среднего для однолетних видов.

После распускания цветка фертильность семязачатков без оплодотворения сохраняется в условиях Среднего Урала у *Trifolium arvense* – 2–3 суток, *T. trichocephalum* – 3–4 суток, *T. pratense* и *T. pannonicum* – 5–7 суток, *Amoria montana* – 4–5 суток, *Melilotoides platycarpus* – 6–7 суток, *Trigonella caerulea* – 3–6 и *T. foenum-graecum* – 3–5 суток. Продолжительность цветения для энтомофильных видов является фактором адаптации. Морфологически цветок мотылькового типа, характерный для этого семейства, является результатом специализации именно к перекрестному опылению и классическим примером энтомофильного цветка. Действительно, для большинства изученных многолетних видов бобовых (кроме клевера ползучего и клевера земляничного) характерна облигатная энтомофильность. Самоопыление может быть представлено только в форме геитоногамии, эффективность которой незначительна.

В популяциях однолетних видов (клевер: пашенный, каштановый, шуршащий; пажитник голубой и греческий), а также у клевера ползучего и клевера земляничного обнаружена сложная система опыления, включающая три типа опыления: ксеногамия, автогамия и клейстогамия, но их эффективность различается.

Цветки разных типов опыления клевера (златоштитника) каштанового внешне не имеют четких морфологических отличий и обнаружены в разных ярусах соцветия. Подробное изучение структуры цветков выявило потенциальную их готовность к перекрестному опылению и изменению типа опыления в случае отсутствия опылителей. Так как цветки этого вида мало привлекательны для насекомых, то описанное явление можно рассматривать как компенсаторный механизм, обеспечивающий опыление при любых обстоятельствах, что, несомненно, является адаптивным признаком. Сравнительный количественный анализ цветков разных типов опыления показал, что преимущественным типом опыления этих видов действительно является самоопыление в форме автогамии и клейстогамии, но перекрестное опыление не исключено, особенно в нижних ярусах соцветия, развитие цветков, в которых происходит значительно быстрее.

Структура системы опыления клевера пашенного отличается, прежде всего, тем, что имеются строгие закономерности распределения цветков разных типов опыления по ярусам соцветия. Подавляющее большинство клейстогамных цветков расположено в трех верхних ярусах, в то время как автогамные и перекрестноопыляющиеся – в нижних и средних. Анализ пространственного распределения некоторых показателей семенной продуктивности по ярусам соцветий показал, что и в этом случае выделяются три верхних яруса. Уровень семенной продуктивности в них оказался значительно ниже, чем в остальных ярусах соцветия. Математическая обработка данных подтвердила, что наблюдаемые результаты по типу опыления цветка и его семенной продуктивности взаимосвязаны и

позволила сделать вывод о том, что основной вклад в формирование семенной продуктивности клевера пашенного вносят перекрестное опыление и автогамия. Клейстогамия не играет важной роли в функционировании системы размножения этого вида. По мнению Uphof (1938: цит. по Демьянова, 2000) клейстогамные цветки следует рассматривать как запаздывающие в развитии, рано функционирующие формы хазмогамных цветков. Возможно, неэффективность этого типа опыления у клевера пашенного связана с тем, что происходит оно на ранних этапах бутонизации, когда семязачатки еще не готовы к оплодотворению.

Несмотря на наличие сложной системы опыления, основным типом опыления клевера ползучего и клевера земляничного является перекрестное. Однако наблюдение за клевером ползучим в нехарактерных для него местообитаниях показало усиление роли автогамии, прежде всего, на фоне отсутствия опылителей. В то же время аномальное развитие рыльца и столбика приводит к реализации клейстогамии.

Известно, что факультативная клейстогамия – очень нестабильное явление, возникающее как реакция на неблагоприятные изменения окружающей среды. Судя по полученным результатам, можно предположить, что клейстогамия у этих видов клевера носит характер случайного явления. Однако, ее низкая эффективность относительна и в случае лимитирования других типов опыления, прежде всего перекрестного, клейстогамия сыграет свою роль.

Подобные закономерности наблюдаются и у пажитника голубого при интродукции за пределами природного ареала.

Следует отметить, что все эти виды имеют широкий ареал распространения и круг характерных для них местообитаний, что свидетельствует о высокой адаптивной способности, несмотря на значительную стерилизацию женского гаметофита и отсутствие вегетативного размножения у однолетних видов. По-видимому, их адаптивный потенциал основывается на лабильной системе опыления, которая обеспечивает стабильное семенное размножение.

Таким образом, можно выявить несколько типов репродуктивных стратегий характерных для изученных видов. Во-первых, сочетание активного вегетативного и семенного размножения, которое характеризуется высокими показателями семенной продуктивности за счет заложения большого числа семязачатков и сложной системы опыления (клевер ползучий). Во-вторых, сочетание активного вегетативного размножения и нестабильной системы семенного размножения (виды солодок, клевер земляничный). В-третьих, сочетание ограниченного малоэффективного вегетативного размножения и нестабильной системы семенного размножения (многолетние виды клевера, астрагала). В-четвертых, репродуктивная стратегия однолетних видов, которая базируется исключительно на семенном размножении, эффективность которой зависит от сложной системы опыления.

Работа выполнена при частичной поддержке РФФИ (грант РФФИ-Урал 07-04-96111).

Литература

- Демьянова Е. И. Клейстогамия / Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции, СПб., 2000. Т. 3. С.96–99.
- Зимницкая С. А., Бетехтина А. А., Кутлунина Н. А., Беляев А. Ю. Изменчивость мужского гаметофита бобовых при антропогенном воздействии // Природная и антропогенная динамика экосистем. Всерос. конф. Иркутск, 2005. С. 414–416.
- Wiens D. Ovule survivorship, broad size, life history, breeding system and reproductive success in plants // Oecologia, Berlin, 1984. Vol. 64. N 1. P. 47–53.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАФЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА В СЕМЕЙСТВАХ *ASTERACEAE* И *POACEAE* (НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ ФЛОРЫ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ)

Кашин А. С., Юдакова О. И., Кочанова И. С., Полянская М. В., Миндубаева А. Х.

Саратов, Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского

Несмотря на более чем 100-летнюю историю изучения апомиксиса, вопрос о широте и степени распространения этого явления у покрытосеменных растений до сих пор нельзя отнести к числу решенных. Попытки определить количество апомиктических видов предпринимались неоднократно (табл.1). Сравнение первого списка апомиктов, составленного Р.А.Fruxell в 1957 г. с последними сводками J.Carman (1995, 1997, 2000), показывает, что за прошедшие полвека количество видов, у которых зарегистрирован апомиксис, значительно увеличилось (с 282 до 406). Однако эти данные далеко не полностью отражают широту распространения апомиксиса у покрытосеменных растений. Дело в том, что основным методом диагностики апомиксиса является цитозембриологический анализ мужской и женской генеративных сфер, а в настоящее время изучена эмбриология лишь около 20% родов покрытосеменных (табл.2) (Сравнительная..., 1981–1990; Кашин и др., 2007). Причём по каждому роду исследована меньшая часть принадлежащих к ним видов. Кроме того, по многим видам полученные данные явно недостаточны для определения способа репродукции популяции, поскольку исследовались единичные растения.

Таблица 1

Степень распространения апомиксиса у покрытосеменных растений по данным различных авторов

Авторы сводок	Число апомиктичных		
	семейств	родов	видов
Fryxell P.A., 1957	39	105	282
Поддубная-Арнольди В.А., 1976	43	более 100	?
Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г., 1978*	97	381	1112
Hanna W.W., Bachaw E.C., 1987	более 35	?	более 300
Carman J., 1995, 1997	35	126	406

*Список С.С. Хохлова с соавт. (1978) по числу апомиктичных видов, родов и семейств так сильно отличается от прочих указанных в табл.1 списков, потому что в него включены виды, у которых апомиксис встречается как в регулярной, так и нерегулярной форме.

Основным препятствием на пути глобального мониторинга способа репродукции растений является отсутствие простых и надежных методов диагностики апомиксиса.

Таблица 2

Степень изученности цветковых растений цитозембриологическим методом

Ранг таксономической категории	Количество		
	всего, шт. (по: Тахтаджян, 1987)	доля эмбриологически изученных	
		шт. (по: Сравнительная..., 1981–1990)	%
Семейство	533	410	76,9
Род	13000	2800	21,5

Наибольшее количество апомиктичных видов и родов зарегистрировано в семействах *Poaceae* (40 родов и 146 вид) и *Asteraceae* (28 родов и 121 вид) (Carman, 1995, 1997). Совокупно это составляет более половины от числа известных апомиктичных родов и 2/3 от числа известных апомиктичных видов цветковых растений. Диагностика способа репродукции у видов этих двух семейств флоры Саратовской области с использованием выше перечисленных методов позволила нам не только значительно пополнить список апомиктичных видов, но и оценить роль апомиктичных видов в формировании видового разнообразия изученной территории.

Материал и методика

Материалом исследования послужили растения естественных популяций 11 видов семейства *Poaceae* и 98 видов семейства *Asteraceae*, произрастающих на территории Саратовской обл. Выбор объектов исследования производили случайным образом.

Диагностику апомиксиса в популяциях злаков проводили на основе результатов анализа структуры женских гаметофитов на разных стадиях развития. Для каждой из изученных популяций в период открытого цветения смесью Чемберлена (Паушева, 1970) было зафиксировано не менее 10 растений. Мегagamетофитогенез, структуру зрелых зародышевых мешков, процессы раннего эмбрио- и эндоспермогенеза исследовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием методов просветления семязачатков (Негг, 1971) и выделения зародышевых мешков с помощью ферментативной мацерации с последующей диссекцией семязачатков (Куприянов, 1982).

У представителей семейства сложноцветных апомиксис диагностировали на основе сравнительных данных о семенной продуктивности растений при свободном опылении и беспыльцевом режиме. Для анализа завязываемости семян в условиях беспыльцевого режима до начала цветения цветки механически кастрировали путем срезания верхней части соцветия вместе с пыльниками на уровне перехода венчика цветка в завязь. Затем соцветия помещали под пергаментные изоляторы до полного созревания семян.

В каждой популяции в среднем исследовали 30 растений, отобранных случайным образом. Процент завязываемости апомиктичных семян в соцветии вычисляли как отношение количества завязавшихся семян к общему числу цветков в соцветии. Частоту апомиксиса в популяции определяли как среднюю арифметическую процента завязываемости апомиктичных семян всех изученных растений популяции.

Виды сложноцветных, у которых обнаруживали гаметофитный апомиксис по семенной продуктивности, подвергали дополнительному эмбриологическому контролю с использованием выше указанных методов цитозембриологического анализа.

Результаты исследования обработаны статистически.

Результаты и обсуждение

Из 11 изученных видов злаков на эмбриологическом уровне апомиксис был зарегистрирован у 6 видов, относящихся к двум родам *Festuca* L. и *Poa* L.: *F. gigantea* (L.) Vill., *F. valesiaca* Gaud. s. l., *F. rubra* L., *P. angustifolia* L., *P. nemoralis* L. s. l. и *P. pratensis* L. У *F. gigantea*, *F. valesiaca*, *F. rubra* и *P. angustifolia* апомиксис описан впервые. Нередуцированные зародышевые мешки у апомиктичных популяций, за исключением *P. nemoralis*, развивались из соматических клеток нуцеллуса, то есть имела место

апоархеспория. Об этом свидетельствовали результаты анализа ранних стадий мегаспоро- и мегагаметофитогенеза. Кроме того, для этих популяций было характерно присутствие в части семязачатков более одного зародышевого мешка. У *P. nemoralis* мы не имели возможности исследовать мегаспорогенез, поскольку материал был зафиксирован в завершающей фазе цветения, поэтому можно лишь предполагать, что для данной популяции, как и для ранее изученных представителей этого вида (Кордюм, 1970), характерна диплоспория.

Количество зародышевых мешков с гаметофитными аномалиями у всех апомиктичных популяций было значительным, и в некоторых случаях даже превышало число мегагаметофитов нормального строения. Среди зародышевых мешков с нетипичным строением преобладали гаметофиты с дополнительными полярными ядрами и яйцеклеткоподобными синергидами.

На партеногенетическое развитие яйцеклетки в популяциях овсяниц и мятликов указывает присутствие проэмбрио в зародышевых мешках без следов проникновения пыльцевых трубок. У *Festuca* развитие эндосперма практически всегда опережало развитие зародыша, тогда как для *Poa* был характерен преждевременный эмбриогенез.

В популяциях овсяниц и мятликов апомиксис явно носил факультативный характер, так как в части семязачатков было зарегистрировано двойное оплодотворение.

Из общего числа исследованных популяций сложноцветных семена в условиях беспыльцевого режима цветения, то есть апомиктично, завязывались в популяциях 14 видов 7 родов подсемейства *Cichorioidea*. В 3 родах (*Tragopogon* L., *Scorzonera* L., *Lactuca* L.) и у 7 видов (*Hieracium largum* Fries., *Pilosella echinoides* (Lumn.) F.Schultz et Sch. Bip., *Tragopogon dubius* Scop., *Lactuca serriola* L., *Scorzonera ensifolia* Bieb., *Chondrilla latifolia* Bieb., *Ch. canescens* Kar. et Kit.) гаметофитный апомиксис описан впервые.

В подсемействе *Asteroideae* апомиксис обнаружен в популяциях 10 видов 7 родов. Впервые апомиктичный способ репродукции зарегистрирован в 4 родах (*Jurinea* Cass., *Inula* L., *Xeranthemum* L., *Galatella* Cass.) и у 9 видов (*Aster bessarabicus* Bernh. Ex Reichenb., *Bidens frondosa* L., *Xeranthemum anuum* L., *Inula britanica* L., *Jurinea cyanoides* (L.) Reichenb., *Ju. arachnoidea* Bunge, *Galatella linosyris* (L.) Reichenb., *Artemisia vulgaris* L., *A. salsoloides* Willd.). В пределах данного подсемейства апомиксис ранее отмечался крайне редко, и поэтому полученные результаты представляют особый интерес.

Частота апомиксиса в популяциях вышеперечисленных видов сложноцветных варьировала от 11,5 до 96,1%. Проведенный цитозембриологический анализ показал, что для растений этих популяций характерна высокая частота развития апоархеспорических инициалей в присутствии тетрады мегаспор или эуспорических зародышевых мешков, а также преждевременная эмбриония и (или) автономный эндоспермогенез.

Таблица 3

Доля исследованных родов и видов семейств *Asteraceae* и *Poaceae* от общего количества, произрастающих на территории Саратовской области

Семейство	Всего произрастающих на территории Саратовской обл.		Количество исследованных			
	родов	видов	родов		видов	
			абс.ч.	%	абс.ч.	%
<i>Asteraceae</i>	59	225	46	77,9	98	43,6
<i>Poaceae</i>	60	150	6	10,0	11	7,3

Таким образом, апомиктичный способ репродукции зарегистрирован у 6 из 11 исследованных видов злаков и 24 из 98 проанализированных видов сложноцветных. В Саратовской области семейство *Asteraceae* представлено 225 видами 59 родов, а семейство *Poaceae* – 150 видами 60 родов (табл. 3) (Конспект..., 1983а,б; Еленевский и др., 2001). Нами было изучено менее половины (43%) видов и 80% родов сложноцветных, произрастающих на территории области. Выборка изученных популяций злаков включала по сравнению со сложноцветными гораздо меньшее количество видов (около 1% видов 4 % родов, встречающихся во флоре Саратовской области). Тем не менее, случайный характер составления выборок растений позволяет говорить о том, что полученные данные достаточно достоверно отражают вклад апомиктичных видов сложноцветных и злаков в формирование флористического состава Саратовской области. Судя по результатам проведенного анализа, вклад этот весьма существенный, поскольку почти половина изученных видов злаков и около четверти видов сложноцветных показали склонность к апомиксису.

Особого внимания, на наш взгляд, заслуживает тот факт, что локальное исследование популяций лишь небольшой части видов двух семейств позволило впервые установить гаметофитный апомиксис у 18 видов и

7 родов. Только для семейства *Astersceae* полученные данные расширяют список апомиктичных родов J. Carman (1995, 1997) на 25%, а список видов – более чем на 10%. Среди покрытосеменных семейство *Asteraceae* – одно из крупнейших по числу видов и родов. Оно насчитывает в своём составе 1250–1300 родов и порядка 20000–25000 видов (Тахтаджян, 1987). Нами исследованы популяции лишь около 1% видов менее 5% родов семейства.

Таким образом, полученные результаты показывают, что в настоящее время нельзя говорить о какой-либо полноте наших представлений о степени распространения апомиктичных форм не только в семействах *Asteraceae* и *Poacea*, но, видимо, и у покрытосеменных растений вообще.

Литература

- Еленевский А.Г., Радыгина В.И., Буланый Ю.И. Определитель сосудистых растений Саратовской области (Правобережье Волги). М., 2001. 278 с.
- Кашин А.С., Березуцкий М.А., Кочанова И.С., Добрыничева Н.В., Полянская М.В. Основные параметры системы семенного размножения в популяциях некоторых видов *Asteraceae* в связи с действием антропогенных факторов // Бот. журн. 2007. Т. 92. № 9. С. 1408–1427.
- Конспект флоры Саратовской области. Ч. 3. Саратов, 1983. 108 с.
- Конспект флоры Саратовской области. Ч. 4. Саратов, 1983б. 64 с.
- Кордюм Е.Л. Апомиксис в роде *Poa* L. // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 141–149.
- Куприянов П.Г. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков // Бюл. изобр., 1982, А.с. № 919636, С. 7–14.
- Паушева З.П. Практикум по цитологии растений. М., 1974. 45 с.
- Поддубная-Арнольди В.А. Цитозембриология покрытосеменных растений. М., 1976. 508 с.
- Сравнительная эмбриология цветковых. Т. 1–5. Л., 1981–1990.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов, 1978. 224 с.
- Carman J.G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. 1995. № 8. P. 39–53.
- Carman J.G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61. P. 51–94.
- Fryxell P.A. Mode of reproduction in higher plants // Bot. Rev. 1957. Vol. 23. P. 135–233.
- Hanna W.W., Bachaw E.C. Apomixis: its identification and use plant breeding // Crop. Sci. 1987. Vol. 27. № 6. P. 1136–1139.
- Herr J.M. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58. P. 785–790.

ФАКТОРЫ ПРОРАСТАНИЯ И РОСТА *IN VITRO* МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА ПЕТУНИИ

Ковалёва Л.В., Тимофеева Г.В., Воронков А.С., Захарова Е.В.^{*}, Андреев И.М.

Москва, Институт физиологии растений им. К.А. Тимирязева РАН

^{*}Кафедра генетики РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева

К настоящему времени получены данные, свидетельствующие об участии фитогормонов (этилена, АБК, гиббереллинов и цитокининов) в межклеточных взаимодействиях в системе пыльца-рыльце в прогамной фазе оплодотворения (Kovaleva & Zakharova, 2003). В частности, прорастание пыльцевых зерен петунии на поверхности рыльца и рост пыльцевых трубок в тканях столбика после самосовместимого и самонесовместимого опыления протекают в условиях, которые характеризуются различным уровнем эндогенных фитогормонов в спорофитных тканях пестика и сопровождаются сложными перестройками в гормональной системе двух его частей, рыльца и столбика.

Возможность изучения функций и механизмов действия отдельных фитогормонов в регуляции гаметофитно – спорофитных взаимодействий *in vivo* сильно ограничена из-за сложности самой системы пыльца-пестик и предусматривает использование более простых, модельных систем. С этой целью мы исследовали динамику эндогенного содержания фитогормонов в *in vitro* прорастающих пыльцевых зернах петунии (*Petunia hybrida* L.) и влияние экзогенных гормональных препаратов на рост пыльцевых трубок.

Для прорастания пыльцевых зерен и роста пыльцевых трубок их культивировали в термостатируемых условиях при 25–26°C на среде, содержащей 15% сахарозы и 0,01% борной кислоты. Содержание свободных форм эндогенных фитогормонов (ИУК, АБК) и цитокининов (сумма зеатина, зеатинрибозид и дигидрозеатина) в прорастающих *in vitro* пыльцевых трубках петунии определяли методом ВЭЖХ в течение 8 ч их культивирования. В экспериментах по тестированию действия экзогенных аналогов фитогормонов (ИУК, ГКЗ, АБК и 6-БАП) на прорастание и рост мужского гаметофита *in vitro* указанные соединения вносили в среду культивирования пыльцевых трубок перед началом опыта.

Пыльцевые зерна содержат большую часть классических фитогормонов и, как было установлено, их прорастание в условиях *in vitro* сопровождается изменением эндогенного уровня таких соединений и чувствительно к действию экзогенных гормонов (Ковалева и др., 2005).

Таблица 1

Содержание фитогормонов в прорастающей *in vitro* пыльце петунии, нг/г сырой массы.

Фитогормон	Время культивирования, ч				
	0	2	4	6	8
АБК	1000±58,6	0	0	0	0
ГК	48±3,5	98±12,7	147±14,5	196±21,6	124±12,8
ИУК	35±2,1	44±3,7	11±1,5	10±0,5	12±2,2
Цитокинины	28±2,6	51±6,8	38±2,3	30±2,7	43±2,7

Данные таблицы 1 свидетельствуют о том, что динамика содержания каждого из фитогормонов, присутствующих в зрелом и прорастающем мужском гаметофите, характеризуется индивидуальной специфичностью.

Прорастающие *in vitro* пыльцевые трубки проявляли различную чувствительность к экзогенным фитогормонам в концентрациях от 10^{-12} М до 10^{-3} М. Из полученных нами данных следует, что АБК и ГК₃ в заметной степени стимулировали *in vitro* прорастание мужского гаметофита, причём наиболее выраженное действие гормонов наблюдали при их относительно низких концентрациях. Стимуляцию прорастания пыльцевых трубок в присутствии ИУК наблюдали только при использовании достаточно низкой концентрации гормона, тогда как высокое её концентрация ингибировала этот процесс. 6-БАП, напротив, вызывал только подавление исследуемого процесса, причём характер его действия не зависел от концентрации препарата в среде культивирования. Данные, демонстрирующие эффект экзогенных синтетических аналогов фитогормонов на рост пыльцевых трубок в течение 6 ч, приведены в таблице 2.

Таблица 2

Эффекты экзогенных препаратов с гормональной активностью на рост *in vitro* пыльцевых трубок петунии (µм)

Концентрация, М	АБК	ГК ₃	ИУК	6-БАП
0 (контроль)	205,5±9,4	205,5±9,4	205,5±9,4	205,5±9,4
10^{-12}	312,5±11,3	450,0±17,5	290,0±3,1	160,8±16,9
10^{-10}	264,4±5,0	366,7±12,7	216,3±8,0	154,1±16,9
10^{-8}	250,8±3,0	356,3±16,9	205,6±0,6	146,9±18,9
10^{-6}	245,8±3,0	277,3±8,67	200,0±16,3	140,3±12,8
10^{-4}	230,6±4,6	241,8±8,34	195,0±4,4	105,6±5,0
10^{-3}	200,0±3,0	204,3±0,29	0	0

К настоящему времени установлено, что прорастание пыльцевых зерен и рост пыльцевых трубок в значительной степени регулируется транспортом ионов K^+ и Ca^{2+} через их плазматическую мембрану (Taylor, Hepler, 1997; Geitmann, Cresti, 1998; Fan et al., 1999; Franklin-Tong, 1999; Lord, Russell, 2002). Интерес исследователей направлен на изучение механизмов, контролирующих трансмембранную транслокацию указанных катионов (Dearnaley et al., 1997; Fan et al., 1999; 2001; Feijo et al., 1995, 2001). Результаты, полученные в ходе таких исследований, демонстрируют важную роль транспорта основных физиологически важных ионов через плазмалемму клеток пыльцевого зерна в регуляции прорастания мужского гаметофита. Кроме того, они дают основание полагать, что механизмы трансдукции сигналов в такой системе могут базироваться на транзиторных сдвигах тех или иных параметров ионного гомеостаза клеток пыльцевого зерна, таких как, например, их цитозольный рСа или рН.

Процессы, определяющие включение Ca^{2+} в рост пыльцевых трубок, уже детально исследованы, природа событий, вовлеченных в трансдукцию сигналов, инициирующих прорастание пыльцевых зерен при их попадании на рыльце пестика, остается неясной. Хотя механизмы, обуславливающие генерацию кальциевого сигнала, могут быть различными, ионы Ca^{2+} способны поступать в цитозоль как из внутриклеточных запасующих органелл, так и из внеклеточной среды (Sanders et al., 1999). В последнем случае за поглощение Ca^{2+} ответственны, как правило, кальциевые каналы, открытие которых может быть инициировано различными факторами, в том числе и деполаризацией их плазматической мембраны (Miedema et al., 2001). Такое изменение ее электрохимического состояния может быть вызвано действием на клетки фитогормонов (Roelfsema et al., 2004). Эксперименты, проведенные нами с использованием арсената III – известного Ca^{2+} -индикатора, не проникающего через клеточные мембраны, показали, что эффект снижения уровня данного катиона во внеклеточной среде действительно наблюдается и инициируется при деполаризации плазмалеммы пыльцевых зерен. В исследуемой системе действие блокаторов Ca^{2+} – каналов (нифедипина или верапамила) приводило к гиперполяризации плазмалеммы пыльцевых зерен, причем наблюдаемый эффект не связан с закрыванием в ней К-каналов. Эти данные дают основание для вывода о том, что

поглощение Ca^{2+} пыльцевыми зернами, запускаемое K^{+} -индуцируемой деполяризацией плазматической мембраны, обуславливает генерацию в них кальциевого сигнала.

Мы исследовали влияние ряда экзогенных фитогормонов на pH цитозоля пыльцевых зерен петунии, гидратированных в соответствующей буферной среде и находящихся на стадии прорастания. Цель работы заключалась в выяснении вопроса о том, способны ли экзогенные фитогормоны вызывать временное нарушение ионного гомеостаза пыльцевых зерен, а именно гомеостатической регуляции их цитоплазматического pH. При этом мы исходили из того, что гормон-индуцированный сдвиг внутриклеточного pH в принципе может быть вовлечен в каскад событий, обуславливающих трансдукцию гормональных сигналов в системе пыльца-пестик как *in vivo*, так и *in vitro*. Индикатором pH_c служили флуоресцеин диацетат и бис-карбоксифлуоресцеин диацетат. Как липид-растворимые эфиры эти соединения способны проникать через плазматическую мембрану внутрь клеток и превращаться в цитозоле в результате отщепления от них ацильных групп под действием цитозольной эстеразы соответственно во флуоресцеин и бис-карбоксифлуоресцеин. Как заряженные флуорофоры они остаются локализованными в цитозоле и характеризуются выраженной pH-зависимостью спектров возбуждения и флуоресценции. На основании измерений интенсивности флуоресценции образцов при 530 нм, возбуждаемой при 440 (F₄₄₀) и 490 (F₄₉₀) нм, рассчитывали величину F₄₉₀/F₄₄₀ как меру pH_c. Пыльцевые зерна инкубировали в течение 15 мин в среде загрузки, содержащей 0,3 М сахарозу, 25 мМ MES-Трис (pH 6,9) и 5 мкМ pH-индикатора, отмывали их от нее и помещали в 1 мл буферной среды того же состава. Измерения флуоресценции образцов проводили на спектрофотометре Hitachi-850 (Япония) в стандартных 1 см-кубетах и без перемешивания суспензии пыльцевых зерен в ходе экспериментов.

pH_c гидратированных пыльцевых зерен относительно быстро снижался под действием всех выбранных соединений, а затем постепенно возвращался к своему исходному значению. Прорастающие пыльцевые зерна в присутствии ИУК и АБК претерпевали относительно быстрое защелачивание цитозоля, которое в испытанном временном интервале практически не обращалось со временем. Вместе с тем ГК₃ вызывал закисление цитозоля, то есть эффект, подобный тому, что наблюдался в гидратированных пыльцевых зернах. Гормон-индуцированный щелочной сдвиг pH_c прорастающих пыльцевых зерен полностью подавлялся в присутствии ванадата, тогда как в отсутствие фитогормонов этот ингибитор не влиял на величину pH_c. Ванадат также заметно замедлял кинетику восстановления pH_c гидратированных пыльцевых зерен после гормон-индуцированного закисления цитозоля, приводил к значительному снижению pH_c тех же пыльцевых зерен в контроле и сильно ослаблял в них эффекты всех испытанных фитогормонов. На основании этих результатов предполагается, что физиологическое действие фитогормонов в данной системе включает в себя модуляцию pH_c, то есть временное нарушение гомеостатической регуляции pH цитозоля клеток пыльцевого зерна, которое может играть сигнальную роль в инициации дальнейших клеточных ответных реакций, запускаемых фитогормонами. Полученные данные позволяют заключить, что гормон-индуцированный щелочной сдвиг pH_c пыльцевых зерен опосредован активностью H⁺-АТФазы на их плазматической мембране и что действие этого протонного насоса включается в регуляцию pH_c клеток пыльцевого зерна, находящегося как на стадии гидратации, так и прорастания.

В целом, полученные в работе результаты позволяют заключить, что внутриклеточный pH_c клеток пыльцевого зерна петунии чувствителен к действию на них ряда классических фитогормонов, причем характер их влияния на pH_c существенным образом зависит как от их природы, так и от физиологического состояния этих растительных объектов. Представленные здесь данные дают основание предполагать, что гормон-индуцированный сдвиг pH_c пыльцевых зерен вовлекается в каскад событий, запускающих и обуславливающих процессы прогамной фазы оплодотворения с участием фитогормонов.

Литература

- Ковалева Л.В., Захарова Е.В., Минкина Ю.В., Тимофеева Г.В., Андреев И.М. Прорастание и рост *in vitro* мужского гаметофита петунии чувствительны к действию экзогенных гормонов и сопровождаются изменением эндогенного уровня фитогормонов // Физиол. раст. 2005. Т.52. С.584–590.
- Dearnaley J.D., Levina N.N., Lew R.R., Heath I.B., Göring D.R. Interrelationships between cytoplasmic Ca^{2+} peaks, pollen hydration and plasma membrane conductance during compatible and incompatible pollination of *Brassica napus* papillae // Plant Cell Physiol. 1997. Vol. 38. P. 985–999.
- Fan L.-M., Wang Y.-F., Wang H., Wu W.-H. *In Vitro Arabidopsis* pollen germination and characterization of the inward potassium current in *Arabidopsis* pollen grain protoplast // J. Exp. Bot. 2001. Vol. 52. P. 1603–1614.
- Fan L.-M., Wu W.H., Yang H.Y. Identification and characterization of the K^{+} channel in the plasma membrane of *Brassica* pollen protoplasts // Plant and Cell Physiology. 1999. Vol. 40. P. 859–865.
- Feijo J.A., Malho R., Obermeyer G. Ion dynamics and its possible role during *in vitro* pollen germination and tube growth // Protoplasma. 1995. Vol. 187. P. 155–167.
- Feijo J.A., Sainhas J., Holdaway-Clarke T., Cordeiro M.S., Kunkel J.G., Hepler P.K. Cellular oscillations and the regulation of growth: the pollen tube paradigm // Bioessays. 2001. Vol. 23. P. 86–94.
- Franklin-Tong V.E. Signalling and the modulation of pollen tube growth // Plant Cell. 1999. Vol. 11. P. 727–738.
- Geitmann A., Cresti M. Ca^{2+} channels control the rapid expansion in pulsating growth of *Petunia hybrida* pollen tube // J. Plant Physiol. 1998. Vol. 152. P. 439–447.

- Kovaleva L., Zakharova E. Hormonal status of the pollen-pistil system at the progamic phase of fertilization after compatible and incompatible pollination in *Petunia hybrida* L. // Sex. Plant Reprod. 2003. Vol. 16. P. 191–196.
- Lord E.M., Russell S.D. The mechanism of pollination and fertilization in plant // Annu. Rev. Cell Dev. Biol. 2002 Vol. 18. P. 81–105.
- Miedema H., Bothwell J.H.F., Brownlee C., Davies J.M. Calcium uptake by plant cells – channels and pumps acting in concert // Trends in Plant Science. 2001. Vol. 6. P. 514–519.
- Roelfsema M.R., Levchenko V., Hedrich R. ABA depolarize guard cells in intact plants, through a transient activation of R- and S-type anion channels // Plant J. 2004. Vol. 37 P. 578–588.
- Sanders D., Brownlee C., Harper J.F. Communicating with calcium // Plant Cell. 1999. Vol. P. 691–706.
- Taylor L.P., Hepler P.K. Pollen germination and tube growth // Annu. Rev. Plant Physiol. Mol. Biol. 1997. Vol. 48. P. 461–491.

ПРОЦЕССЫ СТЕРИЛИЗАЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ВЕГЕТАТИВНО ПОДВИЖНЫХ РАСТЕНИЙ

Кутлунина Н.А., Зимницкая С.А., Жеребцова М.И.

Екатеринбург, Уральский государственный университет им. А.М. Горького

Большинство травянистых растений обладают способностью сочетать семенное и вегетативное размножение. Соотношение этих двух типов размножения для каждого вида широко варьирует в зависимости от экологических и (или) генетических факторов. Известно, что в некоторых популяциях вегетативно подвижных видов происходят процессы, приводящие к различным нарушениям семенной репродукции, а затем и полной стерилизации. По-видимому, эти процессы усиливаются на границе ареалов клональных видов. Так, известно формирование стерильных популяций *Decodon verticillatus* (L.) Ell. (*Lythraceae*) в северной части ареала (Dorken, Eckert, 2001; Dorken et al., 2004), наличие стерильных триплоидных популяций заносного *Butomus umbellatus* L. (*Butomaceae*) в районе Великих озер (Lui et al., 2005). Южные периферические популяции *Saxifraga cernua* L. (*Saxifragaceae*) в Колорадо характеризуются как мужской, так и женской стерильностью (Wehrmeister, Bonde, 1977), периферические популяции на о-ве Хонсю отличаются мужской стерильностью (Funamoto, Nacamura, 1996). Несмотря на имеющиеся данные, существует много вопросов, связанных с утратой семенного размножения клональными видами. Какова генетическая природа стерильности? Какое влияние на генетическое разнообразие оказывает утрата семенного размножения? Каковы эволюционные последствия частичной или полной стерилизации популяции? Для ответа на эти вопросы мы начали многолетние исследования. На первом этапе нашей задачей было выявление популяций клональных видов, анализ репродуктивной сферы и определение уровня стерилизации, предварительное выявление причин и возможных последствий.

Мы исследовали состояние мужской и женской репродуктивной сферы в популяциях: камнеломки поникающей – *Saxifraga cernua* L. (*Saxifragaceae*), сердечника трехнадрезного – *Cardamine trifida* (Lam. ex. Poir.) B.M.Jones (*Brassicaceae*) и тюльпана приречного – *Tulipa riparia* Knjasev, Kulikov et Philippov (*Liliaceae*).

Tulipa riparia встречается в пойме р. Белой и ее притоков, стекающих с западного макросклона Уральского хребта. П.В. Куликов (2005) рассматривает *T. riparia* как триплоидную расу *Tulipa biebersteiniana* Shult. et Shult. fil. и относит его к неморальным эндемикам Южного Урала. Наши кариологические исследования показали аллотриплоидную природу этого вида (Кутлунина, Коцеруба, 2007). Тюльпан приречный размножается вегетативно путем образования подземных столонов с дочерней луковицей на конце в результате чего формируются рыхлые, взаимопроникающие клоны. Мы исследовали две популяции *T. riparia*: в пойме р. Сим и ее притока – р. Куряк (Челябинская обл.). Основные типы местообитаний, в которых произрастает вид – пойменные луга и черемухо-ольховые уремы. В уречных зарослях тюльпаны практически не цветут, на лугах количество генеративных побегов составляет не более 5%. Ухудшение условий, например, антропогенное воздействие, приводит к резкому снижению доли генеративных побегов. Более чем в половине цветков наблюдаются нарушения в развитии семязачатков, приводящие к их стерилизации, завязь в таких цветках уже в момент зацветания начинает засыхать, рыльце не образуется. В фертильных семязачатках развитие зародышевых мешков соответствует *Eriostemon*-типу. Средняя фертильность пыльцы, определенная ацетокарминовым методом в популяции на р. Куряк составила 42,6%, на р. Сим – 46,1%. Несмотря на наличие фертильной пыльцы и семязачатков, плодоношение у *T. riparia* ни в природе, ни в культуре не обнаружено. Безусловно, основным фактором стерилизации является триплоидность, хотя известны факты, когда нечетные полиплоиды, в том числе, триплоиды формируют семена (Eckert et al., 2000; Ragon, 2001). Кроме генетических, существуют экологические причины стерильности: отсутствие опылителей во время цветения *T. riparia*, невозможность вызревания семян в густом травостое заливного луга. По-видимому, трудно выявить, какой фактор (триплоидность, гибридная природа или стерильность) оказывает влияние на экологическую адаптацию *T. riparia*, но именно этот вид имеет самый северный ареал из тюльпанов, встречающихся на Урале. На примере триплоидной расы *Paris quadrifolia* L. показано,

что триплоидные расы способны захватывать нетипичные для вида местообитания, распространяясь далеко на север и поднимаясь высоко в горы (Козлова, Карташева, 1979).

Saxifraga cernua – арктоальпийское растение с циркумполярным ареалом. Вегетативное размножение *S. cernua* происходит при помощи пропагул, образующихся в пазухе листа (вивипария). Источником материала по камнеломке являлись растения, произрастающие в лабораторных условиях (при $t = 18^{\circ}\text{C}$ и круглосуточном освещении). Экспериментальные растения были выращены из пропагул, собранных в природных популяциях. Мы исследовали популяции *S. cernua* в основной части ареала (Полярный Урал) и в периферической части (Северный Урал). Если в полярноуральских популяциях фертильность была достаточно высокой, то в североуральских, средняя фертильность составляла менее 44% (Капралов, Кутлунина, 2005; Кутлунина и др., 2006). Дальнейшие исследования североуральских популяций показали, что в популяции с горы Денежкин Камень (Свердловская обл.) встречаются растения с функционально женскими цветками, функционально мужскими и полностью стерильные. Одной из аномалий мужской репродуктивной сферы является сокращение длины тычиночных нитей и уменьшение размеров пыльника в 2–3 раза, по сравнению с нормой. Мелкие пыльники не вскрывались, и вся пыльца в них была стерильной. В другой североуральской популяции с р. Сосьва (Свердловская обл.) наблюдается практически полная женская стерильность – семязачатки формируются, но со значительными нарушениями, которые приводят к ранней дегенерации. Таким образом, не только регулярное, но даже спорадическое семенное размножение становится практически невозможным. Одной из возможных причин стерилизации является гексаплоидный уровень растений североуральских популяций (Капралов, 2004), или анеуплоидия. Угнетение семенного размножения проявляется не только в мужской и женской стерильности, но и в снижении количества цветков (Капралов, Кутлунина, 2005). Число пропагул, наоборот, пропорционально возрастает.

Для *Cardamine trifida* характерно вегетативное размножение при помощи подземных клубеньков листового происхождения. Материал для исследования был собран в популяциях по рекам: Берда (Челябинская обл.), Белая (Республика Башкортостан) и Чусовая (Свердловская обл.). Для всех популяций характерно отсутствие семенного размножения. Как показало проведенное исследование, причинами, вызывающими лимитирование семенной репродукции, являются сниженная активность цветения и явление мужской стерильности. Во всех популяциях отмечено небольшое количество цветущих особей, их доля составляет 1–2%, в культуре этот показатель несколько возрастает, но не выше 5% (личное сообщение М. С. Князева). Причинами являются наличие глубоких морфогенетических нарушений, которые приводят к абортации значительной части бутонов на ранних стадиях развития. В изученных популяциях сердечника имеются как особи с обоеполюсы цветками, так и функционально женскими (с развитым андроцеом, но полной мужской стерильностью). Андроцей обоеполюсных цветков типичен для крестоцветных. Функционально женские цветки представлены несколькими формами с различной степенью редукции андроцея, которая выражается в длине тычиночных нитей. Укорочение тычиночных нитей происходит у большинства тычинок, в разных вариантах, в том числе появляются сидячие тычинки. Стерилизация пыльников происходит до микроспорогенеза. Большая часть пыльников имеет нормально развитую стенку с фиброзным эндотецием, 1–2 средними слоями и тапетумом. Стерилизация происходит на стадии спорогенной ткани или при дифференциации единичных материнских клеток микроспор. В зрелых цветках пыльники заполнены темноокрашенной недифференцированной клеточной массой.

Таким образом, в популяциях исследованных клональных видов мы обнаружили полную или практически полную стерилизацию, вызванную, по-видимому, целым комплексом мутаций. Мутации, связанные с нарушением репродуктивной сферы постоянно происходят в популяциях с любыми типами размножения, но их частота может значительно увеличиться, когда семенное размножение становится редким (Eckert et al., 1999). Причем в разных популяциях одного вида стерилизация может происходить независимо (Dorken, Eckert, 2001). Были предложены гипотезы для объяснения того, как стерильные генотипы увеличивают частоту и становятся в популяциях, особенно маргинальных, преобладающими. Согласно гипотезе «нейтральных мутаций», мутации, вызывающие нарушение определенных репродуктивных функций, фиксируются и увеличивают численность за счет генетического дрейфа и ослабления отбора. Хотя фиксация отдельных мутаций через дрейф может быть медленным процессом, сложные признаки (как пол), управляемые многими локусами могут дегенерировать быстро, потому что они представляют крупную мишень для мутаций и дрейфа (Eckert, 2002). Несмотря на то, что этот механизм доказывается молекулярной эволюции псевдогенов и некодирующей ДНК, случайная фиксация мутаций является медленным процессом и не объясняет случаи, когда редукция и утрата признаков пола происходит быстро (Porter, Crandall, 2003). «Селективная» гипотеза подчеркивает роль прямого и косвенного отбора. Так, фиксация мутаций, ведущих к стерильности, будет облегчаться, если в ходе редукции нефункциональных признаков освобождаются ресурсы, используемые для увеличения приспособленности и повышения жизнеспособности. Непрямой отбор может играть ключевую роль если мутации, приводящие к редукции нефункциональных признаков, имеют положительный плейотропный эффект или генетически коррелируют с функциональными признаками, вносящими вклад в жизнеспособность (Dorken et al., 2004). В исследованных нами популяциях, по-видимому, реализуется «селективная» гипотеза. Подтверждением этого является увеличение числа пропагул у *S. cernua* пропорционально уменьшению числа

цветков на побег; более активное вегетативное размножение *T. riparia*, по сравнению с близкородственным *T. biebersteinia*; расселение стерильных генотипов *S. trifida* практически по всему Южному и Среднему Уралу; успешное существование популяций *T. riparia* на северной границе распространения рода.

Авторы благодарят Российский фонд фундаментальных исследований (№ 07-04-00768-а) за финансовую поддержку и лично М.С. Князева за собранный материал *S. trifida*.

Литература

- Капралов М.В. Популяционная структура комплекса *Saxifraga cernua* L. – *S. sibirica* L. на Урале и факторы ее определяющие: Автореф. дис... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2004. 24 с.
- Капралов М.В., Кутлунина Н.А. Репродуктивная биология вивипарной *Saxifraga cernua* (*Saxifragaceae*) на Урале // Бот. журн. 2005. Т. 90. № 2. С. 227–233.
- Козлова А.А., Карташова Н.Н. Адаптивная роль структурного полиморфизма триплоидов *Paris quadrifolia* L. // Популяции растений (генетическая и цитогенетическая структура): Межвуз. сб. Л., 1979. С. 132–145.
- Куликов П.В. Конспект флоры Челябинской области (сосудистые растения). Екатеринбург, 2005. 537 с.
- Кутлунина Н.А., Жеребцова М.И., Зимницкая С.А. Размер и качество пыльцевых зерен видов *Tulipa* (*Liliaceae*) и *Saxifraga* (*Saxifragaceae*) разной плоидности // Бот. журн. 2006. Т. 91. №11. С. 1695–1704.
- Кутлунина Н.А., Коцера В.В. Дифференциальное окрашивание хромосом тюльпанов секции *Eriostemon* (*Liliaceae*), произрастающих на Южном Урале, в связи с проблемами эволюции группы // Материалы конференции по морфологии и систематике растений, посвященной 300-летию со дня рождения Карла Линнея. М., 2007. С. 115–117.
- Dorken M.E., Eckert C.G. Severely reduced sexual reproduction in northern populations of a clonal plant *Decodon verticillatus* (*Lythraceae*) // J. Ecol. 2001. Vol. 89. P. 339–350.
- Dorken M.E., Neville K.L., Eckert C.G. Evolutionary vestigialization of sex in clonal plant: selection versus neutral mutation in geographically peripheral populations // Proc. R. Soc. Lond. B. 2004.
- Eckert C.G. The loss of sex in clonal plants // Evol. Ecol. 2002. Vol. 15. P. 501–520.
- Eckert C.G., Dorken M.E., Mitchell S.A. 1999. Loss of sex in clonal populations of a flowering plant, *Decodon verticillatus* (*Lythraceae*) // Evolution. Vol. 53. 1079–1092.
- Eckert C.G., Massonnet B., Thomas J.J. Variation in sexual and clonal reproduction among introduced populations of flowering rush, *Butomus umbellatus* (*Butomaceae*) // Can. J. Bot. 2000. Vol. 78. P. 437–446.
- Funamoto T., Nacamura T. Notes on somatic chromosome numbers in Japanese *Saxifraga*. (3) Karyotypes and pollen grains of three species // La Kromosomo. 1996. 2. P. 2792–2798.
- Lui K. Thompson F.L., Eckert C.G. Causes and consequences of extreme variation in reproductive strategy and vegetative growth among invasive populations of a clonal aquatic plant, *Butomus umbellatus* L. (*Butomaceae*) // Biological Invasions. 2005. № 7. P. 427–444.
- Porter M.L., Crandall K.A. Lost along the way: the significance of evolution in reverse // Trend. Ecol. Evol. 2003. Vol. 18. P. 541–547.
- Ragon D. Chromosome number and pollen stainability of three species of Pacific Island breadfruit (*Artocarpus*, *Moraceae*) // Amer. J. Bot. 2001. Vol. 88. № 4. P. 693–696.
- Wehrmeister R.R., Bonde E.K. Comparative aspects of growth and reproductive biology in arctic and alpine population of *Saxifraga cernua* L. // Arc. Alp. Res. 1977. Vol. 9. P. 401–406.

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ КУПЕНЫ МНОГОЦВЕТКОВОЙ В УСЛОВИЯХ МОРДОВИИ

Лабутина М. В., Пузырькина М. В., Смертина Н. А.

Саранск, Мордовский государственный педагогический институт имени М. Е. Евсевьева

Вследствие нарушения естественных мест обитания и возрастающей популярности, как красивоцветущее растение купена многоцветковая (*Polygonatum multiflorum* L.) интенсивно истребляется, особенно в лесопарковых зонах городов, поэтому существует реальная угроза сокращения численности этого вида.

Для купены характерны симподиальные узловатые корневища с круглыми вдавленными рубцами на местах отмерших годичных побегов – отсюда второе народное название рода – «соломонова печать» (Фёдоров, 1974). Это растение имеет стебель высотой 30–120 см, цилиндрический, голый, дугообразно изогнутый. Листья очередные, продолговато-яйцевидные или эллиптические, до 11 см длиной, до 4,5 см шириной, на коротких черешках, голые с редкими дуговидными жилками, сверху зеленые, снизу серо-зеленые. Цветки правильные, белые, повислые, по 3–5 на цветоножках, выходящих из пазух листьев. Околоцветник трубчатый, шестизубчатый. Плод – шаровидная ягода с 1–2 семенами. Семена с эндоспермом и недифференцированным зародышем.

P. multiflorum вегетирует с апреля по сентябрь. Цветет с конца мая больше двух недель. Семена созревают в августе–сентябре. Встречается в дубравно – липовых, реже смешанных лесах. Предпочитает щелочные рыхлые суглинистые почвы с высоким содержанием гумуса (Грау, 2003).

Размножается *Polygonatum multiflorum*, главным образом, семенами, однако способность корневища к ветвлению не исключает и вегетативного размножения. Зацветают купены на 10–15 год жизни (Баландин, Баландина, 1995).

Исследования проводились в течение трех лет (2004–2006 гг.) в широколиственном лесу около п. Николаевка вблизи г. Саранска и г. Краснослободска Республики Мордовия. Если г. Саранск – столица республики, крупный промышленный центр, то г. Краснослободск – административный центр Краснослободского района РМ (Мордовия, 2004). В лесных фитоценозах сделаны стандартные геоботанические описания по общепринятой методике. Для определения возрастной структуры ценопопуляции использовалась методика Т. А. Работнова (1975). Семенная продуктивность определялась по методике И. В. Вайнагий (1974). Экологическая стратегия купены определялась по методике Грайма (Пьянков, Иванов, 2000), в ходе которой был проведен сравнительный анализ структуры биомассы и количественного вклада основных органов у растений данного вида, обитающего в естественных условиях. Математическая обработка данных исследований проводилась по методике Б. А. Доспехова (1985).

В годы исследования период вегетации годовичных побегов у купены многоцветковой составил 156–165 дней.

В николаевской популяции купена не образует сплошного покрова, встречается единично или группами от 3 до 34 растений. Плотность растений, в среднем, по данным 2004 г. – $2,6 \pm 0,83$ особей на 1 м^2 , по данным 2005 года – $3,7 \pm 0,69$ особей на 1 м^2 . Соотношение генеративных побегов к общему числу растений в популяции в годы исследования составило 68–74%. Таким образом, популяция купены многоцветковой характеризуется как нормальная, полночленная, но с признаками регрессивности.

Высота генеративных (цветущих) побегов составила у купены в 2004 г. 68–87 см, в 2005 году – 55–87 см. В то время как высота не цветущих побегов составляла от 23 до 40 см.

На генеративном побеге закладывается 20–23 цветка, из них в плоды развивается не более 4–8. Плодообразование у купены многоцветковой по данным 2004 г. составило, в среднем, $34 \pm 5,63\%$, в 2005 году – $24,5 \pm 6,24\%$.

В краснослободской популяции на всех исследованных площадках *P. multiflorum* была представлена либо фоном, либо обильно и произрастала совместно с характерными для травянистого яруса смешанного леса видами растений. Численность купены на площадках составила от 5 до 47 особей. Плотность растений в среднем в 2005 г. составила $34,0 \pm 6,01$ особей на 1 м^2 , по данным 2006 г. – $37,4 \pm 10,32$ особей на 1 м^2 .

Популяция купены многоцветковой в данном лесу является нормальной, полночленной с преобладанием молодых, вегетирующих растений. В среднем на площадках количество генеративных растений купены составило 39%.

В данной ценопопуляции на генеративном побеге закладывается 15–26 цветков, а плодов образуется не более 3–8 шт. Плодообразование в 2005 г. составило $36,4 \pm 8,10\%$, по данным 2006 г. – $29,4 \pm 13,0\%$. Отмечено, что наиболее часто сохранялись на побеге плоды, образовавшиеся из цветков средних узлов.

Таким образом, в обеих ценопопуляциях купена многоцветковая характеризуется невысокой семенной продуктивностью. Одним из факторов, ведущим к снижению семенной продуктивности, является повреждение плодов купены некоторыми насекомыми.

При наблюдении отмечено, что плоды купены имели как наружные, так и внутренние повреждения. На растениях купены многоцветковой были найдены личинки щитника зеленого (*Palomena prasina* L.), а также взрослые особи мохнатки обыкновенной (*Lagria hirta* L.), которые наносят наружные повреждения плодам. При изучении состояния плодов купены внутри них были найдены личинки ореховертки (*Pediaspis aceris*) которые, образуя многочисленные ходы, несомненно, приводят к повреждению семян и высыханию плодов. В большей степени повреждения плодов купены насекомыми отмечались в николаевской популяции.

У купены многоцветковой доля подземных органов в общей массе растения наибольшая и составила в годы исследования 54–76%, в то же время индекс генеративных органов всего лишь – 1,4–3,8%. Стеблевой и листовой индексы отличаются незначительно и составляют, соответственно, 16–20% и 18–22%. Таким образом, изучение структуры биомассы купены и вклада отдельных органов позволяет определить *P. multiflorum* как вид, характеризующийся вторичным переходным типом жизненной стратегии – стресстолерант-конкурент-рудерал (SCR).

Изучение некоторых аспектов репродуктивной биологии и выявление жизненной стратегии *Polygonatum multiflorum* характеризует данный вид как легко уязвимый, способный к обитанию в довольно узких экологических условиях.

В связи с биологическими особенностями семенного размножения воспроизведение *P. multiflorum* в природе происходит достаточно медленно, что требует особого внимания к сохранению этого вида.

Литература

- Баландин С. А., Баландина Т. П. Купена лекарственная // Биол. флора Москов. области. М., 1995. С. 108–116.
- Вайнагий И. В. О методике изучения семенных растений // Бот. журн. 1974. Т. 59. № 6. С. 826–832.
- Грау Ю. и др. Дикорастущие лекарственные растения. М., 2003. С. 52.
- Доспехов Б. А. Методика полевого опыта. М., 1985. С. 269–290.
- Мордовия: энциклопедия в 2-х томах. Саранск, 2004. Т. 2. С. 286–289.
- Пьянков В. И. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий // Экология. 2000. №1. С. 3–10.
- Работнов Т. А. Изучение ценологических популяций в целях выяснения «стратегий жизни» растений // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1975. Т. 80. С. 5–16.
- Федоров А. А. Жизнь растений. М., 1974. С. 34–54.

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ И СТРУКТУРЫ ПЫЛЬНИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА
HAPLOPHYLLUM (RUTACEAE)

Матюнина Т. Е., Рахимова Н. К.

Ташкент, НПЦ «Ботаника» АН РУз

В Узбекистане произрастают 16 видов рода *Haplophyllum* Yuss. (цельнолистник). Их экологическим оптимумом является адыры и предгорья. В пустынной зоне встречаются 7 видов, некоторые из них отмечены только в ограниченных районах (Введенский 1949; Холмурадов, 1971). Виды данного рода являются перспективными кормовыми, жиромасличными, эфиромасличными, алкалоидоносными и лекарственными, растениями.

По числу выделенных алкалоидов и их структурному многообразию виды рода *Haplophyllum* являются уникальными, поскольку в них содержатся новые представители почти всех известных разновидностей хинолиновых алкалоидов, которыми богаты растения семейства *Rutaceae*, а также своеобразные хинолиновые алкалоиды, не встречающиеся в растениях других родов этого семейства (Бессонова, 1993; Короткова, Хамидходжаев, 1981).

До настоящего времени исследований по генеративной сфере ценных дикорастущих видов этого рода, многие из которых являются эндемиками, не проводилось. Описаны лишь зрелые пыльцевые зерна *Haplophyllum suaveolens* (DC.) G. Don. (Куприянова, Алешина, 1978).

Нами изучены морфологические особенности и структура развивающегося пыльника у 3 представителей рода *Haplophyllum*: *H. ramosissimum* Vved. (эндем, полукустарник), *H. bungei* Trautv. (эндем) и *H. acutifolium* (DC.) G. Don (многолетние травы). Материал по *H. ramosissimum* и *H. bungei* собран на песках в Юго-Западном Кызылкуме, по *H. acutifolium* на лессовых наносах в Джизакской и на сухих галечниках в русле реки Ангрен Ташкентской областях.

Цветение исследованных видов наблюдается в ксеротермический период (май-июнь). Цветок обоеполый, 5-членный, резко протерандричный, венчик желтый. Тычинок десять, свободные, подпестичные, расположены в двух кругах, диплостемонные, тычиночная нить прямая, длиннее пыльника, в нижней половине расширенная, уплощенная, пыльник эллиптический, четырехгнездный, на верхушке с придатком, который представляет собой секреторное вместилище, хорошо развит нектарный диск, в виде гинофора

У *H. ramosissimum* и *H. bungei* бутоны плотно сомкнуты до дня цветения. Пыльники внутреннего круга вскрываются интрорзно продольной щелью во 2-ой день цветения. Отмечено движение тычинок сначала в стороны, а затем вверх, после чего они разрушаются.

У *H. acutifolium*, в отличие от двух выше рассмотренных видов, только у очень мелких бутонов лепестки сомкнуты. Расхождение лепестков начинается, когда пыльники еще мелкие, а тычиночная нить очень короткая. На соцветии можно одновременно наблюдать бутоны разного размера с расходящимися лепестками. Пыльники в таких полукрытых бутонах расположены ниже рыльца. Тычинки отогнуты к лепесткам и не соприкасаются с завязью и рыльцем. При достижении максимального размера цветка тычиночные нити слегка удлиняются, пыльники поднимаются вверх и растрескиваются. Прорастание пыльцы на рыльце наблюдается при пустых пыльниках на 2–3 день после растрескивания пыльников.

Вид *H. acutifolium*, произрастающий в более мезофильных условиях, в отличие от пустынных видов *H. ramosissimum* и *H. bungei*, имеет более мелкие цветки и пыльники, короткие тычиночные нити, но очень крупный придаток на верхушке пыльника. Наиболее крупный цветок и пыльцевые зерна у пустынного вида *H. ramosissimum* (таблица).

Количественные показатели размеров тычинок видов рода *Haplophyllum*, мм

№	Исследуемые признаки		<i>H. ramosissimum</i>		<i>H. bungei</i>		<i>H. acutifolium</i>	
			М	± m	М	± m	М	± m
1	Длина узкой части тычиночной нити	внутр. круга	1,64	0,02	1,37	0,03	0,93	0,009
2		наруж. круга	1,25	0,02	1,04	0,04	0,80	0,01
3	Длина широкой части тычиночной нити	внутр. круга	0,91	0,02	1,21	0,03	0,58	0,01
4		наруж. круга	0,98	0,02	0,94	0,03	0,56	0,01
5	Длина пыльника	внутр. круга	1,68	0,02	1,65	0,03	1	0,03
6		наруж. круга	1,51	0,02	1,58	0,03	1,08	0,03
7	Ширина пыльника	внутр. круга	0,57	0,009	0,44	0,01	0,45	0,008
8		наруж. круга	0,45	0,02	0,43	0,01	0,44	0,01
9	Длина СВ на верхушке пыльника	внутр. круга	0,28	0,003	0,43	0,01	0,44	0,01
10		наруж. круга	0,33	0,007	0,41	0,02	0,46	0,01
11	Ширина СВ на верхушке пыльника	внутр. круга	0,21	0,003	0,25	0,01	0,40	0,01
12		наруж. круга	0,24	0,002	0,29	0,01	0,41	0,008
13	Размер пыльцы, мкм	экват. диаметр	34,8	0,31	32,3	0,32	32,6	0,45
		полярная ось	42,0	0,41	37,8	0,41	38,0	0,48

У всех изученных видов пыльники 4-гнездные. Стенка сформированного пыльника 5–6-слойная, состоит из эпидермиса, эндотеция, 2 средних слоев и одно-, местами двухслойного тапетума. Тапетум клеточный, секреторный, одно-, иногда двужадерный, длительно существующий. На стадии тетрад микроспор он представлен крупными клетками с густой цитоплазмой. Лизис содержимого его клеток начинается со стадии изолированной микроспоры. Сразу же после образования 2-клеточной пыльцы еще присутствуют остатки клеток тапетума. Полностью он исчезает ко времени вскрывания пыльников со сформированной пыльцой. Средние слои эфемерные. На стадии тетрад микроспор начинается постепенный лизис содержимого клеток средних слоев, на стадии образования 2-клеточной пыльцы еще видны его остатки в виде сильно сплюснутых клеток. Ко времени вскрывания пыльников средние слои исчезают, на наружных стенках клеток эпидермы становится заметным слой зубчатой кутикулы. Перед вскрыванием пыльников продольными щелями, в результате разрушения перегородки, гнезда в теках сливаются.

На стадии формирования 2-клеточной пыльцы в сильно увеличенных клетках эндотеция появляются фиброзные утолщения, которые достигают наибольшего развития при растрескивании пыльников. В созревающем и зрелом пыльнике клетки эндотеция с утолщенными стенками и массивными фиброзными поясками, почти без содержимого. Фиброзные пояски ориентированы перпендикулярно эпидермальному слою, на продольных срезах видны сильно утолщенные внутренние стенки, а на поперечных срезах фиброзные пояски. Фиброзный слой окружает каждую теку пыльника как по периферии, так со стороны связника.

Стенка зрелого пыльника состоит из эпидермиса, и фиброзного эндотеция, под которым сохраняется темная линия из остатков средних слоев. Фиброзный слой дифференцируется не только в стенке гнезд пыльника, но и в 2–4 рядах субэпидермального слоя связника, окружая пыльник по периметру. В средней части пыльника у *H. bungei* мы наблюдали двуслойный эндотеций.

Спорогенная ткань располагается 2–3 продольными рядами. Микроспорогенез проходит по симультанному типу, образовавшиеся тетрады микроспор тетраэдральные и изобилатеральные. Зрелые пыльцевые зерна 2-клеточные. У *H. bungei* в отдельных пыльниках наряду с 2-клеточными были отмечены 3-клеточные пыльцевые зерна. Как отмечает Т.Н. Наумова (1985), для семейства *Rutaceae* характерны 2- и 3-клеточные пыльцевые зерна, причем этот признак может варьировать даже в пределах одного рода. Зрелые пыльцевые зерна одиночные, крупные, 3-бороздно-оревые, широкоэллипсоидальные: в очертании с полюса треугольные, борозды расположены по краям треугольника, с экватора широкоэллиптические или округло-ромбические. Выполненность пыльцы у всех видов высокая (96–98%). Изученный вид *H. bungei* по размеру и морфологии пыльцы сходен с описанным Л.А. Куприяновой и Л.А. Алешиной (1978) видом *H. suaveolens*.

Аномалии в развитии пыльцевых зерен были отмечены в незначительном количестве случаев у всех видов. Чаще всего наблюдалась дегенерация микроспор при сохранении тапетума. У *H. bungei* имелись случаи отсутствия мейоза, при этом стенка пыльника была нормально развита, а тапетум не обнаруживал признаков дегенерации.

Указывается, что ценные алкалоиды видов *Haplophyllum* содержатся, главным образом, в листьях и в незначительном количестве в стеблях, а также накапливаются в завязях и локализируются в семенах (Холмуратов, 1971). В литературе мы не обнаружили данных о наличии и характере расположения секреторных вместилищ (СВ) у видов семейства *Rutaceae* в элементах цветка, и в частности в пыльниках. Имеются сведения о расположении СВ в листе, коре побега и перикарпии зрелого плода *R. graveolens* и их структуре (Андон, Денисова, 1974; Никитина, Панкова, 1982).

У изученных видов *Haplophyllum* СВ в пыльнике обнаруживаются уже на стадии мейотического деления материнских клеток микроспор, наибольшего размера они достигают к моменту вскрывания гнезд.

Для всех видов характерно образование на верхушке пыльника на продолжении связника очень крупного булавовидного СВ, отграниченного снаружи толстостенной эпидермой, наружные стенки которой покрыты слоем кутикулы. СВ присутствуют во внутренних тканях связника: у *H. ramosissimum* они представляют собой мелкие округлые единичные образования, которые отделены от гнезд с пыльцевыми зернами 2–3-мя слоями клеток аналогичных эндотеций, с сильно утолщенными внутренними стенками и фиброзными поясками; у *H. bungei* – 7–8 удлинённых крупных СВ, расположенных по всей длине связника примыкают к внутренней стенке пыльника. У последнего вида отмечено 2–3 крупных и 3–4 мелких лизигенных вместилищ на расширенной части тычиночной нити. У *H. acutifolium* – на верхушке каждого из 10 пыльников имеется крупное, шарообразное СВ. Ввиду того, что у этого вида развитие цветка происходит при несомкнутых лепестках, СВ выступают из бутона задолго до растрескивания пыльника. На расширенной нижней части тычиночной нити расположены два крупных и 3–4 мелких лизигенных вместилищ. Во внутренних тканях связника пыльника имеются единичные СВ.

Таким образом, изученные виды имеют сходный тип строения сформированной и зрелой стенки пыльника характерный для семейства *Rutaceae*. У *H. bungei*, наряду с 1-слойным, отмечен 2-слойный фиброзный эндотеций и одновременное присутствие в одном и том же пыльнике 2- и 3-клеточных пыльцевых зерен. Виды незначительно различаются по размеру пыльцевых зерен: наиболее крупные они у пустынного вида *H. ramosissimum*. Присутствие СВ в пыльниках на всех этапах формирования цветка, вероятно, имеет для изученных растений биологическое значение. Выявленные особенности локализации СВ в пыльниках видоспецифичны и могут использоваться как дополнительные диагностические признаки для идентификации видов и растительного сырья.

Литература

- Андон Т. М., Денисова Г. А. Локализация кумариновых соединений в секреторных вместилищах *Ruta graveolens* L. // Раст. ресурсы. 1974. Т. 10. Вып. 4. С. 528–540.
- Введенский А. И. Семейство *Rutaceae* // Флора Узбекистана. Ташкент, 1959. Т. 4. С. 65–74.
- Бессонова И. А. Хинолиновые алкалоиды родов *Dictamnus*, *Haplophyllum* // Итоги исследования алкалоидоносных растений. Ташкент, 1993. С. 62–91.
- Короткова Е. Е., Хамидходжаев С. А. Род *Haplophyllum* Yuss. в Средней Азии и его алкалоидоносность // Биологические особенности и распространение перспективных лекарственных растений. Ташкент, 1981. С. 110–115.
- Куприянова Л. А., Алешина Л. А. Пыльца двудольных растений флоры растений Европейской части СССР. Л., 1978. С. 118–157.
- Наумова Т. Н. Семейство *Rutaceae* // Сравнительная эмбриология цветковых растений. Л., 1985. С. 131–137.
- Никитин А. А., Панкова И. А. Анатомический атлас полезных и некоторых ядовитых растений. Л., 1982. 165 с.
- Холмурадов А. Семейство *Rutaceae* Yuss. в растительном покрове Узбекистана: Автореф. дисс... канд. биол. наук. Ташкент, 1971. 33 с.

МУТАЦИЯ ТОМАТА *LANCEOLATA*: ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ, ЭФФЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С ДРУГИМИ ГЕНАМИ, КОНТРОЛИРУЮЩИМИ ТИП ЛИСТА

Милюкова Н. А.

Москва, Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева

Наследственная основа каждого признака исключительно сложна. Формирование каждого отдельного признака начинается на ранних этапах онтогенеза и определяется, как правило, взаимодействием генов разных групп. Зная характер проявления генов в онтогенезе, можно создать модель управления растительным организмом на генном уровне. Проблемам генетики развития растений в настоящее время уделяется много внимания, но большинство исследований посвящено изучению развития цветка и корня, а процессы, происходящие при формировании и развитии листа, требуют глубокого изучения. Требуется установить, насколько сходны программы развития сложных рассеченных и простых листьев, каков механизм действия отдельных генов и т.д.

Развитие листа и детерминация его формы – процесс, тесно связанный с деятельностью побеговых апикальных меристем (ПАМ). ПАМ – небольшая группа клеток, формирующаяся из верхнего слоя апикальной клетки в эмбриогенезе при переходе от стадии глобулы к стадией стадий стадий. ПАМ состоит из 3 зон: центральной, периферической и подстилающей. Внутри этих зон существуют различия по скорости и направлению деления клеток (параллельно и перпендикулярно). Тип клеточного деления в ПАМ определяет форму органа, а число клеточных делений – его размер. Различные сочетания направления, скорости и числа делений обеспечивает формирование органов растений, различающихся по морфологии и размеру [4].

На примере арабидопсиса выделены группы генов, действующие в разные периоды развития меристемы. Существуют гены, действующие в течение всего периода развития, например, *shoot meristemless* и *wuschell*. Гены могут работать только при формировании меристемы (*zwill*). Примером генов, ответственных за поддержание меристем, служат аллели гена *clavata* [3].

По-видимому, данные гены экспрессируются только в период закладки меристем, но в процессе формирования листа не участвуют.

Известный у томата ген *Lanceolata*, по нашим данным, обладает плеiotропным действием, формируя на растении нерассеченный ланцетный лист, оказывает влияние на заложение меристем и развитие семядолей.

Так, при самоопылении исходной формы Мо 319, несущей мутацию *Lanceolata* (*La* (8, 48)), а также гибридов с участием этой формы, были выделены образцы с морфологическими отклонениями формирования ПАМ; наряду с растениями с ланцетным листом появляются растения с диким типом листа, растения с нарушением функций апикальных меристем – со сросшимися семядолями и без семядолей.

Была выдвинута гипотеза о том, что все формы с аномалиями в развитии – доминантные гомозиготы *LaLa* (по литературным данным – нежизнеспособные) [1,2], но в нашем случае жизнеспособность проявлялась по-разному, и растения при тщательном уходе выживали. Таким образом, эти данные свидетельствуют, что ген *La* не просто определяет развитие ланцетного листа у томата, но и оказывает влияние на заложение меристем и развитие семядолей. То есть по своему действию ген *La* подобен генам *shoot meristemless* и *wuschell*, выявленным у арабидопсиса. Действие гена может наблюдаться на разных этапах эмбриогенеза. Если ген начинает работать на стадии глобулы, то развиваются проростки без семядолей; если во время дифференциации – проростки со сросшимися семядолями.

Для выяснения того, как будет работать ген в присутствии других генов, определяющих рассеченный тип листа, скрестили форму Мо 319 с формой LA 0715 (ген *Mouse ears* – сильнорассеченный лист со множеством булавовидных сегментов (11,48)). Гибриды F₁ имели отличную от родительских форму листьев – менее рассеченный лист с крупной центральной долей и 2–4-мя крупными булавовидными сегментами. В поколении F₂ выделены 10 фенотипических классов, различающиеся по степени проявления признаков родительских форм, временем появления дополнительных долей, количеством и размером этих долей. Анализируя результаты скрещиваний, можно предположить, что гены *Lanceolata* и *Mouse ears*, определяющие разную степень рассеченности, при формировании листа начинают работать, «включаясь» на разных стадиях развития листа. Так, например, в случае F₁ сначала начинает работать ген *Lanceolata*, контролируя формирование центральной крупной доли листа, на более поздних этапах ген *Mouse ears* влияет на образование сегментов.

Аналогичное действие генов наблюдаем и в другом случае – при скрещивании формы Мо 319 с формой LA 2065 (мутация *wiry* определяет формирование слабо развитой листовой пластинки, сегменты листа редуцированы до нитевидных (4,20)). Фенотип F₁, как и в первом скрещивании, промежуточный – лист округлый, нерассеченный, что также указывает на совместное действие данных генов при формировании листа.

Гипотезу о последовательном «включении» генов *La* и *Me* подтвердило исследование эндогенного содержания гормонов (ИУК и ГК) у форм Мо 319, LA 0715 и их гибрида F₁. Чтобы смоделировать этапы органогенеза, листья отбирали из верхней части растения (формирующиеся), из средней (сформированные, типичной для генотипа формы) и зрелые листья нижней части растения.

Сравнение мутаций *La* – с нерассеченным листом, и *Me* – с сильнорассеченным листом свидетельствует о разном гормональном статусе этих генотипов. Для мутации *Mouse ears* характерно высокое содержание гиббереллинов, для мутации *Lanceolata* наоборот – пониженное. В среднем и верхнем ярусах у растений с нерассеченным листом содержание гиббереллинов значительно возрастает, что вполне закономерно, т.к. продолжается равномерный рост клеток и формирование характерной ланцетной формы листа. У растений с сильнорассеченным листом в среднем ярусе происходит некоторое снижение уровня гиббереллинов, поскольку идет формирование сегментов, а возрастание содержания гормона на более поздних этапах развития можно объяснить продолжающимся активным ростом зрелого листа. Динамика содержания гиббереллинов в листьях гибридных растений в целом отлична от таковой у форм *La* и *Me*. Возрастание содержания этого гормона в среднем ярусе может быть связано с образованием центральной крупной доли листа и образованием сегментов на более поздних этапах.

Начальное содержание цитокининов у формы с ланцетным листом выше, чем гибридов F₁ и у растений с сильнорассеченным листом, но снижение их содержания происходит в большей степени, чем у гибридов, что опять же связано с отсутствием боковых долей, тогда как у гибридов F₁ в среднем ярусе содержание цитокининов остается на достаточно высоком уровне, предполагая возможность образования сегментов. Для растений с сильнорассеченным листом характерно некоторое повышение уровня цитокининов в нижней части растения. В данном случае образование сегментов листа происходит с самых ранних этапов органогенеза и до конца развития.

Таким образом, ген *Lanceolata*, формируя на растении нерассеченный ланцетный лист, участвует в процессе закладки листа на ранних этапах органогенеза. Его действие по детерминации формы листа сохраняется до конца его развития и в случае присутствия в генотипе других генов формы листа.

Литература

- Бочарникова Н.И. Мутантные формы томата / Бочарникова Н.И., Козлова В.М. – Кишинев, 1992. 63 с.
 Жученко А.А. Генетика томатов / Жученко А.А. Кишинев, 1973. 663 с.
 Генетика развития растений / Лутова Л.А. [и др.]. СПб, 2000. 539 с.
 Sinha N. Leaf development in Angiosperms / Sinha N.// Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol. 1999. Vol. 50. P. 419–446.

ИССЛЕДОВАНИЯ МИКРО- И МЕГАГАМЕТОФИТА У НЕКОТОРЫХ СОРТО- И ВИДООБРАЗЦОВ
FESTUCA RUBRA, *F. PRATENSIS* И *F. ARUNOLINACEA*

Миндубаева А. Х., Шакина Т.Н., Кашин А. С.

Саратов, Саратовский государственный университет им. Н. Г. Чернышевского

Объектом цитозембриологического исследования данной работы являются *Festuca rubra* L., *F. pratensis* Huds. и *F. arunolinacea* Schreb. Овсяницы важны как в хозяйственном, так и в ботанико-географическом отношении. Некоторые виды рода давно введены в культуру как кормовые и газонные растения. Другие виды могут быть использованы для закрепления подвижных субстратов и восстановления на них растительного покрова. Немало видов является эдификаторами степных, высокогорных и многих других растительных группировок. Поэтому знание способа семенного размножения растений данного рода необходимо для правильного планирования и ведения селекционно-генетических работ. По некоторым сведениям для овсяниц характерна значительная внутривидовая вариабельность цитологических и эмбриологических показателей (Mariany et al, 2000) и эмбриологические признаки апомиксиса, свидетельствующие о склонности растений данного рода к апомиксису (Шишкинская, Юдакова, Тырнов, 2004).

Целью настоящего исследования было выявление по состоянию мужской и женской генеративной сферы склонности к гаметофитному апомиксису у растений *F. rubra*, *F. pratensis* и *F. arunolinacea*.

Материал и методика

В качестве материала использовали растения популяций *Festuca pratensis* и *F. arunolinacea*, а также сортов и популяций *F. rubra*: 1) сортов ssp. *rubra* Areta, Выдубекая славная, ГЭС 202, Salaspils, Tamara, Frida, Свердловская, ГЭС-202, Franklin, Jasper, Киевлянка, Vitori II, ГЭС-116, 2) популяции ssp. *arenaria*, 3) сорта ssp. *commutata* Bargreen, 4) популяции ssp. *rubra*. Число исследованных растений каждой формы варьировало от 20 до 30. Соцветия фиксировали в период массового цветения ацетоалкоголем (1 : 3) на стадии зрелого бутона.

Для анализа пыльцы готовили временные глицерин–желатиновые препараты, для изучения зародышевых мешков использовали методику ускоренного приготовления препаратов после мацерации (Куприянов, 1982) или просветления семязачатков (Heeg, 1971). Для анализа брали пыльники нижних цветков из колосков, расположенных в центральной части соцветия. Анализ препаратов проводили под микроскопом Axiostar-plus (Karl Zeiss).

Результаты и обсуждение

Для исследования состояния женской генеративной сферы были выбраны растения популяций *F. pratensis*, *F. arunolinacea* и шести сорто- и видообразцов *F. rubra*, контрастных по признаку качества пыльцы. Из 1675 выделенных и исследованных зародышевых мешков около половины (836 ЗМ) оказались зрелыми, дифференцированными. Но лишь около 1/3 из них (270 ЗМ) имели типичное строение, соответствующее Polygonum-типу.

Небольшой процент у четырех сортообразцов *F. rubra* (Tamara – 1,6%, Salaspils – 0,8%, Ирбитская – 6,5%, Свердловская – 8,4%), а также у *F. arunolinacea* (4,0%) и *F. pratensis* (7,4%), составляли дегенерирующие зародышевые мешки. Несколько выше доля дегенерирующих зародышевых мешков отмечена у растений *F. rubra* сорта Areta (18,0%) и популяции ssp. *rubra* из Татищевского района (11,4%) (табл. 2).

Ранее (Куприянов, 1989) экспериментально было установлено, что пороговым уровнем степени дефектности пыльцы (СДП), косвенно указывающим на возможность у образца апомиксиса, является СДП выше 11,7%. В пределах исследованных нами 18 сорто- и видообразцов *F. rubra*, *F. pratensis* и *F. arunolinacea* СДП варьировала в широких пределах (4,0–69,7%). При этом СДП, ниже пороговой величины 11,7%, отмечена у растений популяции *F. arunolinacea* и 6 сорто- и видообразцов *F. rubra*: сорта Salaspils, Выдубекая славная, Areta, Jasper, Frida и видообразец ssp. *arenaria*. СДП, незначительно превышающая пороговую величину 11,7%, была обнаружена у 3 сортов *F. rubra*: ГЭС 116, ГЭС 202 и Vitori II. Средний уровень СДП (23,5–39,2%) отмечен у растений *F. pratensis* и у 4 сортов *F. rubra*: Киевлянка, Tamara, Bargreen и Franklin. Наконец, высокая СДП (48,3–69,7%) обнаружена у растений *F. rubra* сортов Ирбитская и Свердловская, а также популяции ssp. *rubra* (табл. 1).

Таким образом, в результате проведенного исследования пыльцы *F. rubra*, *F. pratensis*, *F. arunolinacea* выявлено внутривидовое разнообразие растений в отношении СДП. Самыми «высокодефектными» оказались растения *F. rubra* сорта Свердловская и популяции ssp. *rubra*. Усредненные показатели дефектности пыльцы для каждого сорта и вида, представленные в таблице 1, могут служить их популяционными характеристиками.

Таблица 1

Качество пыльцы в сортопопуляциях и видеобразцах *Festuca rubra*, *F. pratensis* и *F. arunolinacea*

№ п/п	Сортопопуляция или видеобразец		Дефектные пыльцевые зерна, %				
			всего	остановив-шиеся в развитии	плазмолитизированные	дегенерирующие	пустые
1	<i>F. rubra</i>	Salaspils	9,00 ± 0,96	2,38 ± 0,33	0,37 ± 0,07	4,35 ± 0,57	1,90 ± 0,30
2		Tamara	27,63 ± 2,74	3,58 ± 0,46	1,49 ± 0,25	20,60 ± 2,18	1,85 ± 0,21
3		ГБС 116	14,34 ± 1,85	1,9 ± 0,38	0,28 ± 0,09	10,97 ± 1,63	1,09 ± 0,21
4		ГБС 202	17,52 ± 2,52	2,18 ± 0,37	0,02 ± 0,02	14,69 ± 2,23	0,62 ± 0,10
5		Выдубецкая славная	4,19 ± 0,76	0,43 ± 0,10	0	3,38 ± 0,64	0,38 ± 0,08
6		Areta	4,03 ± 0,45	0,91 ± 0,15	0,09 ± 0,04	2,06 ± 0,30	0,98 ± 0,17
7		Vitori II	13,81 ± 1,18	3,97 ± 0,42	1,61 ± 0,28	6,77 ± 0,68	1,44 ± 0,14
8		ssp. arenaria	7,35 ± 0,76	2,02 ± 0,20	0,37 ± 0,07	3,06 ± 0,33	1,96 ± 0,39
9		Свердловская	69,74 ± 2,65	14,90 ± 0,94	2,32 ± 0,28	51,62 ± 1,89	0,90 ± 0,12
10		Jasper	8,32 ± 0,67	1,80 ± 0,23	0,71 ± 0,11	4,85 ± 0,41	0,95 ± 0,37
11		ssp. rubra	65,93 ± 3,07	11,33 ± 0,90	1,00 ± 0,19	53,25 ± 2,49	0,37 ± 0,08
12		Bargreen	33,60 ± 2,65	4,61 ± 0,34	0,74 ± 0,13	27,87 ± 2,37	0,96 ± 0,16
13		Franklin	39,21 ± 3,69	5,24 ± 0,62	1,30 ± 0,23	31,85 ± 3,16	1,34 ± 0,22
14		Киевлянка	23,48 ± 2,97	4,17 ± 0,67	0,74 ± 0,16	16,25 ± 2,36	2,30 ± 0,45
15		Ирбитская	48,34 ± 4,34	7,91 ± 0,94	2,03 ± 0,37	37,24 ± 3,63	1,17 ± 0,17
16		Frida	11,45 ± 1,24	2,58 ± 0,25	1,92 ± 0,37	6,98 ± 0,84	0,00 ± 0,00
17	<i>F. pratensis</i>		21,94 ± 2,00	1,57 ± 0,32	0,92 ± 0,14	8,65 ± 1,05	10,78 ± 2,08
18	<i>F. arunolinacea</i>		4,42 ± 0,31	0,24 ± 0,07	0,07 ± 0,02	3,56 ± 0,29	0,53 ± 0,11

Таблица 2

Состояние мегagamетофита у растений исследованных сорто- и видеобразцов *Festuca rubra*, *F. pratensis* и *F. arunolinacea*

Состояние ЗМ		Доля у сорто- или видеобразца, %							
		<i>F. rubra</i>						<i>F. pratensis</i>	<i>F. arunolinacea</i>
		Tamara	Salaspils	Areta	ssp. rubra	Ирбитская	Свердловская		
Зрелые		51,3	66,4	89,0	65,3	59,0	72,5	28,1	4,0
Типичного строения		16,3	13,6	4,0	28,8	21,1	38,1	10,2	—
Дегенерирующие		1,6	0,8	18,0	11,4	6,5	8,4	7,4	4,0
Нетипичного строения	яйцеклетка с двумя и более ядрами	—	—	—	4,2	9,2	9,5	2,8	—
	яйцеклетка с двумя и более ядрышками	13,9	27,2	32,7	13,5	13,4	13,2	6,5	—
	яйцеклетка зиготоподобная	9,0	12,0	30,3	1,6	3,1	1,1	—	—
	с двумя яйцеклетками	—	—	—	1,6	—	—	—	—
	с тремя и более полярными ядрами	2,4	2,4	0,8	1,6	2,3	—	0,3	—
С развитием	яйцеклетки	4,9	8,8	2,4	—	—	—	0,3	—
	центральной клетки (эндосперм)	—	1,6	—	—	—	—	—	—
	обеих структур	3,2	—	0,8	—	—	—	0,6	—
Апоспори-ческие	два ЗМ в 1 семязачатке	—	—	—	0,4	3,8	1,1	—	—
	инициаль + зрелый ЗМ	—	—	—	3,8	1,9	1,1	0,3	—
	инициаль + одноядерный ЗМ	—	—	—	—	8,1	1,1	2,1	0,3
	инициаль + мегаспоры	—	—	—	—	—	—	0,6	0,3

У растений *F. rubra* двух сортов (Ирбитская – 26,9%, Свердловская – 23,8%) и популяции *ssp. rubra* (19,5%) существенную долю составили зародышевые мешки с признаками, косвенно указывающими на возможность у них апомиксиса. Более низкий процент подобных зародышевых мешков выявлен у растений популяции *F. pratensis* (9,2%). В мегagamетофите таких растений отмечались различные отклонения от типичного строения: наличие двух яйцеклеток, двуядерной яйцеклетки, яйцеклетки с двумя и более ядрышками в ядре или нарушение полярности зародышевого мешка на ранних стадиях развития.

У растений трёх сортов *F. rubra* было отмечено мегагаметофиты с признаками апомиктического развития мегаспорангии. При этом наблюдалось преждевременное развитие без оплодотворения яйцеклетки (Tamara – 4,9%, Salaspils – 8,8%, Areta – 2,4%), центральной клетки (Salaspils – 1,6%) или обеих структур (Tamara – 3,2%, Areta – 0,8%) (табл. 2).

Семязачатки с развитием апоспорических инициалей отмечены у растений *F. rubra* сортов Ирбитская (13,8%) и Свердловская (3,1%), популяции *ssp. rubra* (4,2%), а также у растений *F. pratensis* (3,1%) и *F. arunolinacea* (1,3%). При этом наблюдали: а) одновременное развитие двух зародышевых мешков, один из которых имел эуспорическую, а второй – апоспорическую природу; б) наличие апоспорической инициальной клетки в присутствии материнской клеткой мегаспора, тетрады мегаспор, одно-, дву- или четырёхядерного зародышевого мешка эуспорической природы; в) наличие апоспорических инициальных клеток в присутствии зрелых, дифференцированных зародышевых мешков.

Таким образом, из 8 исследованных сорто- и видов образцов трёх видов *Festuca* наибольшую склонность к гаметофитному апомиксису проявляют растения *F. rubra* сортов Ирбитская, Salaspils и Tamara, более слабую – растения *F. rubra* сортов Свердловская, Salaspils, Areta, популяции *ssp. rubra*, *F. pratensis* и *F. arunolinacea*. В целом у исследованных сорто- и видов образцов наблюдается положительная корреляция между степенью дефектности пыльцы и склонностью к гаметофитному апомиксису.

Литература

- Куприянов П.Г. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков // Бюл. изобр. 1982. А.с. №919636. С. 7–14.
 Куприянов П.Г. Диагностика систем семенного размножения в популяциях цветковых растений. Саратов, 1989. 160 с.
 Хохлов С.С. Апомиксис: Классификация и распространение у покрытосеменных растений // Успехи современной генетики. М., 1967. Вып. 1. С. 43–105.
 Шишкинская Н.А., Юдакова О.И., Тырнов В.С. Популяционная эмбриология и апомиксис у злаков. Саратов, 2004. 148 с.
 Herr J.M. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58. P. 785–790.
 Mariani A., Roscini C., Basili F., et al. Cytogenetic study of forage grasses and legumes // Legumes for Mediterranean forage crops, pastures and alternative uses = Légumineuses pour cultures fourragères, pâturages et autres usages en région méditerranéenne. Zaragoza, 2000. P. 79–83.

ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКЦИИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ ЕЕ АДАПТАЦИИ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНИВШЕГОСЯ КЛИМАТА СИБИРИ

Носкова Н.Е., Третьякова И.Н.

Красноярск, Институт леса им. В.Н.Сукачева СО РАН

Хвойные леса – одно из главных богатств Сибири. Интенсивная эксплуатация лесов, рост городов, развитие техногенных производств неизменно ведет к сокращению лесных массивов и снижению видового разнообразия. Изучению влияния техногенного загрязнения на процессы жизнедеятельности основных видов-лесообразователей в Сибири, как и в других регионах России, уделяется большое внимание (Лесные экосистемы..., 1990; Аникеев и др., 2000; Фомин и др., 2001 и др.).

Пристальное внимание в последнее время обращает на себя другое следствие антропогенного воздействия на окружающую среду – увеличение углекислоты в атмосфере Земли и установление парникового эффекта, уже вызвавшего заметные изменения климата, в том числе и в Сибирском регионе (Павлов, Миронов, 2003). Известны сообщения об интенсивном таянии ледников, увеличении длительности весеннего и осеннего сезонов, особенно в западном полушарии и связанные с этими процессами, продвижение зональной растительности в северном направлении и выше в горы, увеличение массы зеленого покрова (Симченко, 2001; Чебакова и др., 2002). Многолетние наблюдения и современные методы анализа позволили выявить основные тенденции и разработать перспективы развития растительного покрова Сибири при разворачивании различных сценариев исторических событий, а также, судьбу отдельных видов-образователей Сибирских лесов (сосна обыкновенная, лиственница сибирская, пихта сибирская). Следует отметить, что основное внимание при этом акцентировалось на изучении особенностей роста, показателей вегетативной сферы (Rehfeldt, Tchebakova, 2003). В данной работе проводилось исследование реакции сосны обыкновенной на погодноклиматические изменения в условиях Красноярской лесостепи со стороны репродуктивной сферы. Была предпринята попытка выявить возможные пути адаптации вида на уровне репродуктивного процесса при продолжительном характере климатических изменений в Красноярском регионе.

Репродуктивный цикл у сосны обыкновенной адаптирован к температурным условиям места произрастания и от зачатия и дифференциации генеративных почек до полного созревания шишек занимает 25–26

месяцев. Семенная продуктивность невысокая и в условиях Красноярской лесостепи составляет в среднем 19–21% (Третьякова, 1990). Заложение мужских генеративных органов происходит в июле, а дифференциация спорогенной ткани (археспория) – в августе–сентябре предшествующего пылению года, затем на время зимы наступает пауза (Некрасова, 1976). Процессы микроспорогенеза и развития пыльцы протекают следующей весной, в год пыления. Пыление и опыление в условиях Красноярской лесостепи проходит в конце первой – во второй декаде июня при сумме эффективных температур 224–253,6 град.–дней (Третьякова, 1990).

В результате погодно-климатических изменений, главным образом, за счет увеличения теплого периода в осеннее время в окрестностях г. Красноярск у сосны обыкновенной (2001–2007) произошло смещение сроков протекания репродуктивных процессов. В эти годы микроспорогенез начинался не весной, в год пыления, а осенью предшествующего пылению года. Микроспороциты приступали к редукционному делению и зимовали в состоянии профазы I (конец октября–ноябрь), что не характерно для этого вида. Смена программы запуска микроспорогенеза у сосны обыкновенной в окрестностях г. Красноярск вызвало многочисленные нарушения в ходе редукционного деления и в развитии клеток тапетума, что сопровождалось формированием большого количества аномальных и нежизнеспособных пыльцевых зерен. Основная причина стерильности пыльцы состояла в незавершенности гаметофитогенеза: клетка микроспоры не приступала к митотическим делениям или же процесс развития пыльцы блокировался на первом или втором делении. Большая доля пыльцевых зерен, таким образом, оставалась в одноклеточном состоянии или с одной-двумя проталлиальными клетками. В отсутствие характерной двухклеточной структуры, представленной вегетативной и генеративной клетками, пыльца не прорастала на питательных средах и не формировала пыльцевые трубки.

Вступление сосны обыкновенной в мейоз осенью явилось причиной прохождения делений и формирования пыльцы в более ранние сроки при минимальном накоплении эффективных температур (табл.). Анализ данных многолетних исследований показал, что в отдельные годы протекание микроспорогенеза у данного вида при низких суммах эффективных температур имело место и раньше (1979, 1980, табл.). Однако температурные характеристики весеннего периода в эти годы (особенно в 1980 г.) отличались неустойчивой погодой с низкими значениями среднесуточных температур, поздним переходом через порог +5°C, заморозками в мае, что могло препятствовать быстрому накоплению эффективных температур. С другой стороны, в предшествующие (1978, 1979) годы уже в конце августа – начале сентября отмечались кратковременные ночные заморозки, с начала октября отрицательные температуры перемежались кратковременными периодами низких положительных температур, а в ноябре устанавливались стабильные отрицательные температуры.

Динамика мейоза и пыления сосны обыкновенной

Год	Мейоз	Пыление		Сумма эффективных температур, град-дни (мейоз/пыление)
	май	май	июнь	
1977 (Третьякова, 1990)	15–22		10–14	72/232,9
1978 (—'—)	22–27		10–15	60,8/224,0
1979 (—'—)	14–20		8–12	48,8/253,6
1980 (—'—)	17–21		11–15	16,3/226,4
1981 (—'—)	14–17	27–30		69,6/233,1
1982 (—'—)	—		5–9	/231,0
1983 (—'—)	23–28		15–20	76,7/233,0
1988 (—'—)	17–25		11–17	—
1999	—		2–9	/316,5
2000	—		10–14	/300,3
2001	10–11	25–31		48,5/158,8
2002	10–11	25–31		52,6/203,6
2003	10–15	30–	–6	55,0/316,5
2004	15–16	29–	–1	44,8/187,6
2005	16–17	30–	–9	18,4/137,2

В последние годы, когда проводилось настоящее исследование, весенний период характеризовался большим количеством тепла и продолжительных оттепелей в марте – начале апреля, ранним установлением положительных температур и осенью с положительными температурами до конца октября – начала ноября. Лишь в 1999 и 2000 гг. период осенних положительных температур оказался менее продолжительным: устойчивые отрицательные температуры наступали уже в начале ноября. Следует отметить, однако, что 2000 г. характеризовался на редкость ранней и теплой весной. Последние годы выделяются отсутствием ночных заморозков в августе–сентябре, а в отдельные годы (2001, 2004, 2005) и в октябре.

Тот факт, что микроспорогенез по сценарию «осеннего запуска» имел место у всех представителей вида одновременно, свидетельствует о том, что эта программа запуска мейоза для сосны обыкновенной более древняя. В дальнейшем, с похолоданием и усилением континентальности климата на Земле, мужские структуры не успевали завершить свое развитие до наступления неблагоприятного периода. В этих условиях выра-

батывались необходимые приспособления, обеспечившие функционирование мужских репродуктивных органов, предусматривающие запуск и прохождение мейоза весной. Теперь, когда «старая» программа развития вновь задействована, эти приспособления могли негативно повлиять на процесс формирования мужского гаметофита.

О существовании в природе двух альтернативных программ прохождения мейоза, свидетельствуют наблюдения финских ученых, впервые обнаруживших материнские клетки пыльцы в почках мужских побегов сосны в период осеннее – зимнего покоя (Kupila-Ahvenniemi S., Pihakaski S., 1966). При наличии теплого осеннего сезона достаточно продолжительного для продолжения процессов дифференциации мужских половых структур, процессы развития последних идут до образования микроспороцитов и запуска программы редукционного деления. Так, например, в образцах микростробилов сосны обыкновенной, взятых в г. Пушкино во время прохождения IV съезда Общества биотехнологов России им. Ю.А. Овчинникова в начале декабря в 2006 г. (погода на тот момент отличалась нехарактерно высокими положительными дневными температурами 4–7⁰ С и отсутствием ночных заморозков), были также обнаружены материнские клетки пыльцы на стадии профазы I. Однако дальнейшее развитие мейоза в микроспороцитах сосны обыкновенной требует более высоких температур (пороговое значение среднесуточных температур для начала первого деления находится в диапазоне 10–12⁰ С).

Вероятно, случаи начала развития микроспорогенеза осенью у сосны обыкновенной имело место в некоторых регионах России и раньше, если тому способствовали метеорологические условия, и могли явиться причиной противоречивости данных, полученных исследователями, изучающими жизнеспособность пыльцы и семенную продуктивность сосны обыкновенной (Федорков, 1999).

Проблема в том, что утрачены адаптации сосны обыкновенной к развитию мужских структур в условиях «осеннего запуска мейоза». В результате чего формируется пыльца с высоким содержанием пыльцевых зерен, не завершивших гаметофитогенез, и, следовательно, не способных формировать пыльцевые трубки. Из-за недостаточного количества жизнеспособной пыльцы существенно снижается урожай шишек и семян (приблизительно, на 20%).

Если климатические изменения примут продолжительный характер, то на территории Красноярского региона можно ожидать сокращение ареала и миграции вида в северном направлении. Однако, возможны и другие пути решения проблемы выживания вида в сложившейся ситуации. Например, адаптационные механизмы приведут в соответствие генеративные процессы в микроспорангиях сосны или созревание пыльцевого зерна будет происходить на нуцеллусе семяпочки, как у *Juniperus* и *Taxus baccata* (Склонная, 1985; Ругузов, Склонная, 1992). Тем более что такие тенденции в изменении порядка формирования мужского гаметофита при изменении условий произрастания существуют. Например, у кедра гималайского, интродуцированного в Крыму, в микроспорангии проходят только два митотических деления, а остальные три – на нуцеллусе семяпочки, тогда как в условиях естественного произрастания на нуцеллусе семяпочки проходит только одно, последнее, предшествующее оплодотворению, деление (Склонная, 1985; Ругузов, Склонная, 1992).

Каким образом будет проходить адаптация сосны обыкновенной в условиях изменившегося климата, покажет время. В любом случае, «стратегия выживания» вида будет зависеть от времени для адаптивной реакции, отпущенного историей.

Литература

- Федорков А.Л. Адаптация хвойных к стрессовым условиям Крайнего Севера. Екатеринбург, 1999. 97с.
- Kupila-Ahvenniemi S., Pihakaski S. Qualitative study on the nucleic acid in the microsporangiate strobilus primordia and the spur shoot primordia of the dormant scotch pine // Ann. Bot. fenn., 1966. Vol. 3. N 1. P. 141–147.
- Склонная Л.У. Особенности формирования семян у можжевельника высокого и кедра гималайского в Крыму // Тез. докл. II Всесоюзного симпозиума «Половое размножение хвойных растений» 10–12 сентября 1985. Новосибирск. 1985. С. 34–35.
- Ругузов И.А., Склонная Л.У. Формирование мужского гаметофита у некоторых представителей сосновых, кипарисовых и тисовых // Cytologo – Embryological studies of higher plants: collected scientific works. Yalta. 1992. Vol. 113. P. 62–73.
- Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных. Новосибирск, 1990.
- Некрасова Т.П. Влияние температуры воздуха на формирование пыльцы хвойных древесных пород // Лесоведение, 1976. № 6. С. 37–43.
- Симченко А. Земля зеленеет // <http://nature.web.ru/db/msg.html?mid=1170166&s=110300050> [Научная Сеть. 2001]
- Rehfeldt G. E., Tchebakova N. M., Milyutin L. I., Parfenova E. I., Wykoff W. R. and Kouzmina N. A. Assessing population responses to climate in *Pinus sylvestris* and *Larix* spp. of Eurasia with climate-transfer models // Eurasian J. For. Res. 6-2: 83-98, 2003.
- WMO statement of the status of the global climate in 2000 // WMO. 2000. № 657. P. 12.
- Чебакова Н.М., Парфенова Е.И., Монсеруд Р.А. Прогноз изменения фитомассы лесов в широтных и высотных зонах при потеплении климата // Лесные экосистемы Енисейского меридиана. Новосибирск, 2002. С. 252–264.

Павлов И.Н., Миронов А.Г. Динамика посевных качеств семян *Larix sibirica* Ledeb. В насаждениях юга Сибири с 1936 по 2000 г.г. // Хвойные бореальной зоны. 2003. Выпуск 1. С. 14–21.

Лесные экосистемы и атмосферное загрязнение / Под. ред. В.А.Алексеева Л., 1990. 200 с.

Барахтенова, Николаевский В.С. Фотохимическая активность и фосфорелирование растений под влиянием сернистого газа // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1983. №1.

Аникеев Д.Р., Бабушкина Л.Г., Зуева Г.В. Состояние репродуктивной системы сосны обыкновенной при аэрогенном загрязнении // Екатеринбург, 2000. 81 с.

Фомин В.В. Шавнин С.А., Марина Н.В., Новоселова Г.Н. Неспецифическая реакция фотосинтетического аппарата хвои сосны на действие аэропромышленных загрязнений и затенения // Физиол. растений. 2001. Т.48. №5. С. 760–765.

МЕРИСТЕМ-СПЕЦИФИЧНЫЕ ГЕНЫ В РАЗВИТИИ КЛУБЕНЬКА ГОРОХА

Осипова М.А.^{1,2}, Долгих Е.А.², Лутова Л.А.¹

¹Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский Государственный Университет

²Санкт-Петербург, ВНИИ Сельскохозяйственной Микробиологии

Работа посвящена изучению роли генов, регулирующих активность апикальных меристем, в развитии меристемы клубенька, формирующегося при симбиозе бобовых растений и почвенных бактерий ризобий. Известно, что гены семейств *WOX* и *KNOX* играют ключевую роль в поддержании активности апикальных меристем растений. В частности, у арабидопсиса ген *SHOOTMERISTEMLESS (STM)*, относящийся к семейству *KNOX*, и ген *WUSCHEL (WUS)* из семейства генов *WOX* необходимы для поддержания активности апикальной меристемы побега (Lenhard et al., 2002; Veit, 2004). Эти гены кодируют транскрипционные факторы, содержащие ДНК-связывающий гомеодомен. Ген *STM* экспрессируется в клетках меристемы побега и препятствует их дифференцировке (Bowman, Yuval, 2000). Активность гена *WUS*, как считается, необходима для поддержания запаса стволовых клеток в меристеме побега (Mayer et al., 1998). Известно, что в корнях экспрессируются гомологи генов *STM* и *WUS*, представители семейств *WOX* и *KNOX*, соответственно. Так, гены *KNOX* семейства *KNAT1*, *KNAT3*, *KNAT5* экспрессируются при развитии примордия бокового корня арабидопсиса (Truernit, 2006). В покоящемся центре меристемы корня обнаружена активность гена *WOX5*, гомолога гена *WUS* (Haescker et al., 2004). Было показано, что эктопическая экспрессия гена *WOX5* под промотором гена *WUS* восстанавливает мутантный фенотип у мутантов *wus*, обеспечивая нормальное функционирование и развитие меристемы побега, и наоборот, экспрессия гена *WUS* под промотором гена *WOX5* у мутантов *wox5* приводит к восстановлению нормального функционирования меристемы корня (Sarkar et al., 2007). Таким образом, продукты генов *WUS* и *WOX5* выполняют аналогичные функции в побеговой и корневой апикальных меристемах арабидопсиса. Такие данные позволяют предположить существование универсальных механизмов, регулирующих активность побеговой и корневой меристем растений.

Помимо меристем, функционирующих на протяжении всего периода онтогенеза, у растений имеются так называемые «нерегулярные» меристемы, формирующиеся при определенных условиях. В частности, к таким «нерегулярным» меристемам относятся клубеньковые меристемы, формирующиеся при симбиозе бобовых растений с бактериями ризобиями. На настоящий момент вопрос о существовании общих механизмов регуляции клубеньковой меристемы и апикальных меристем растений малоизучен. В связи с этим, целью нашей работы является изучение роли генов семейств *WOX* и *KNOX* в развитии меристемы клубеньков гороха.

На основании взятых из базы данных GenBank нуклеотидных последовательностей гена *WOX5 Arabidopsis thaliana* и *Medicago truncatula* были подобраны праймеры к консервативным участкам, которые использовали для изучения экспрессии этого гена у гороха. Анализ последовательностей, амплифицированных с помощью данных примеров матрицы кДНК гороха, клонированных в векторе pAL-TA («Евроген»), выявил сходство данных фрагментов с соответствующими последовательностями арабидопсиса и люцерны. Мы проанализировали экспрессию гена *PsWOX5* в тканях гороха методом ОТ-ПЦР. Наибольшую активность этого гена наблюдали в кончиках корней, также этот ген экспрессировался в сегментах инокулированных и неинокулированных корней, в клубеньках гороха, тогда как в надземных органах растений экспрессия этого гена не была выявлена. Мы провели предварительный анализ экспрессии гена *PsWOX5* в сегментах инокулированных корней гороха, в зоне формирования примордиев клубеньков. В анализ были взяты растения дикого типа и суперклубенькообразующие мутанты гороха *sym28* и *sym29* (*Sym29* кодирует CLV1-подобный белок у гороха), характеризующиеся нарушением системы авторегуляции клубенькообразования и формирующие большее число клубеньков, по сравнению с растениями дикого типа. Экспрессию гена *PsWOX5* анализировали на различных стадиях развития симбиоза: на 5, 7 и 9 дни после инокуляции, в качестве референсного гена использовали убиквитин. Был показан различный характер экспрессии гена *PsWOX5* у мутантов и растений дикого типа с использованием ОТ-ПЦР в реальном времени: у суперклубенькообразующих мутантов *sym28* и *sym29* наблюдался более высокий уровень экспрессии гена в сегментах инокули-

рованных корней, по сравнению с растениями дикого типа. Полученные данные являются предварительными, и требуется более детальное изучение экспрессии *PsWOX5* гена в тканях гороха с привлечением цитологических методов для выявления роли этого гена в регуляции функционирования меристемы клубенька гороха. В дальнейшем мы планируем более подробно изучить экспрессию этого гена у гороха на разных этапах развития клубенька. Интересным представляется изучение взаимосвязи экспрессии *PsWOX5* с нарушениями в системе авторегуляции клубенькообразования, контролируемой *CLV1*-подобным геном *Sym29* у гороха, поскольку известно, что в меристеме побега гены системы *CLV* негативно регулируют экспрессию гена *WUS* (Shoof *et al.*, 2000). Кроме того, в ближайшее время мы планируем изучить возможное участие генов семейства *KNOX* в развитии клубеньковой меристемы.

Работа поддержана грантами РФФИ 07-08-00700а и CRDF RUXO-ST-012-00.

Литература

- Bowman J., Yuval E. Formation and maintenance of the shoot apical meristem // Trends in Plant Science. 2000. Vol. 5. № 3. P.110–115.
- Haecker A., Gross-Hardt R., Geiges B., *et al.* Expression dynamics of *WOX* genes mark cell fate decisions during early embryonic patterning in *Arabidopsis thaliana* // Development. 2004. Vol. 131. P. 657–668.
- Lenhard M., Jürgens G., Laux T. The *WUSCHEL* and *SHOOTMERISTEMLESS* genes fulfill complementary roles in *Arabidopsis* shoot meristem regulation // Development. 2002. Vol.129. P. 3195–3206.
- Mayer K., Schoof H., Haecker A., *et al.* Role of *WUSCHEL* in regulating stem cell fate in the *Arabidopsis* shoot meristem // Cell. 1998. Vol. 95. P. 805–815.
- Sarkar A.K., Luijten M., Miyashima S., *et al.* Conserved factors regulate signalling in *Arabidopsis thaliana* shoot and root stem cell organizers // Nature. 2007. Vol. 446. P. 811–814.
- Schoof H., Lenhard M., Haecker A., *et al.* The stem cell population of *Arabidopsis* shoot meristems is maintained by a regulatory loop between the *CLAVATA* and *WUSCHEL* genes // Cell. 2000. Vol. 100. P. 635–644.
- Truemit E. A map of *KNAT* gene expression in the *Arabidopsis* root // Plant Molecular Biology. 2006. Vol.60. P.1–20.
- Veit B. Determination of cell fate in apical meristems // Current Opinion in Plant Biology. 2004. Vol.7. P. 57–64.

ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *ARTEMISIA* (ASTERACEAE)

Полянская М.В., Кашин А.С.

Саратов, Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского

Род *Artemisia* L. насчитывает в своем составе около 400 видов (Леонов, 1994), т.е. является политипическим. Это означает, что он относится к группе родов с высокой вероятностью наличия в пределах их регулярных форм апомиксиса и его элементов (Хохлов, 1970). В списках С.С. Хохлова с соавт. (1978) и J.G. Carman (1995, 1997) род *Artemisia* действительно указан как апомиктичный. Но наличие гаметофитного апомиксиса на основе апо- и диплоспории отмечено лишь у *Artemisia nitida* Bertol. и *A. tridentata* (Chiarugi, 1926; Хохлов и др., 1978; Carman, 1995).

Литературные данные по эмбриологии полыней весьма ограничены. Более или менее полно в этом отношении изучено лишь 4 вида рода (Сравнительная..., 1987). Фрагментарные данные о формировании зародышевого мешка получены ещё для пяти видов среднеазиатских полыней: *A. macrocephala* Jacq., *A. annua* L., *A. absinthium* L., *A. herba alba* Asso и *A. turanica* Krasch. (Руми, 1947). В.А. Коннычева (1966) в своей работе наряду с описанием структуры мегагаметофита *A. turanica* приводит ещё и описание структуры мегагаметофита *A. diffusa* Krasch. ex Poljak. При этом во всех случаях при изучении мегагаметофита авторы использовали метод приготовления микроскопических препаратов на основе микротомных срезов и по каждому виду эмбриологически ими изучены единичные растения. Методики ускоренного приготовления микроскопических препаратов путём просветления семязачатков (Негт, 1971) или вычленения зародышевых мешков после мацерации (Куприянов, 1982) для цитоэмбриологического изучения видов данного рода не использовали, что связано, вероятно, с относительно малыми, даже по сравнению со многими представителями семейства Asteraceae, размерами зародышевого мешка.

Соответственно и целенаправленных исследований по выявлению апомиктичных форм среди видов *Artemisia* фактически не проводилось. Учитывая вышеизложенное, любые дополнительные исследования системы семенного размножения видов этого рода заслуживают внимания.

Целью данного исследования было изучение особенностей семенного размножения некоторых видов *Artemisia* из различных районов Саратовской области по цитоэмбриологическим признакам.

Материал и методика

Исследованы популяции 4 видов *Artemisia*: *A. vulgaris* L., *A. salsaloides* Willd., *A. lerchiana* Web. et Stechm., *A. dracunculus*. Материал для исследования собран в Саратовском, Хвалынском и Озинском районах области.

Мегагаметофитогенез, структуру зрелых зародышевых мешков, процессы раннего эмбрио- и эндоспермогенеза исследовали на микроскопических препаратах, приготовленных с использованием методики про-

светления семязачатков (Негг, 1971), модифицированную нами. Соцветия фиксировали на нескольких стадиях в фиксаторе Кларка (Паушева, 1980).

Материал подкрашивали 2%-ным ацетокармином в течение 24 часов. Анализ препаратов осуществляли под микроскопом “Axiostar-plus” (Zeiss) при увеличении 10 x 40.

По каждой популяции в среднем исследовано около 100 семязачатков.

Результаты и обсуждение

У растений исследованных популяций всех четырёх видов в большинстве случаев отмечены либо тетрады мегаспор, либо эуспорические зародышевые мешки, развивающиеся по Polygonum-типу. При этом зрелые зародышевые мешки были нормального, типичного для представителей *Asteraceae*, строения без признаков партеногенетического развития мегagamет. Яйцевой аппарат был трёхклеточным, состоящим из крупной яйцеклетки и двух небольших, часто плохо различимых синергид. Центральная клетка чаще имела одно вторичное ядро, как результат слияния двух полярных ядер. Неслившиеся полярные ядра отмечены редко. Размеры, число ядер и место расположения, а так же форма антипод были не постоянными. Чаще всего антипод было три с непостоянным числом ядер, в большинстве случаев находящихся на различных стадиях дегенерации.

Как следует из таблицы, в популяции 268 *A. vulgaris* из Озинского р-на более чем в 30% случаев наряду с эуспорическими зародышевыми мешками в семязачатке среди клеток интегументального тапетума наблюдали апоспорические инициальные клетки или апоспорические зародышевые мешки, находящиеся на различной стадии развития.

В популяции *A. dracunculus* (528), произрастающей в окрестностях г. Саратова, доля семязачатков с апоспорическими инициалами и продуктами их развития составляла более 20% от числа исследованных. При этом в большинстве случаев (около 75% от числа семязачатков с клетками апоспорической природы) отмечена дегенерация эуспорических зародышевых мешков (табл.). Следовательно, в таких семязачатках было возможно дальнейшее развитие только зародышевых мешков апоспорической природы.

У растений популяции *A. salsaloides* (496) из Хвалынского р-на признаки апоспорического развития клеток в присутствии эуспорических зародышевых мешков были отмечены, также как и у растений предыдущего вида, более чем в 20% исследованных семязачатков. Кроме того, у растений данного вида с частотой более 8% в семязачатках наблюдали зародышевые мешки с развитием эндосперма без оплодотворения (табл.). Эндосперм при этом чаще всего был двужерным, или двух-, трехклеточным. Таким образом, доля семязачатков с признаками апомиктичного развития генеративных структур у растений *A. salsaloides* была около 30%.

Результаты цитозембриологического исследования семязачатков растений некоторых видов *Artemisia*

Вид, № популяции и место обитания	Год исследования	Норма, %	Дегенерация эуспорических ЗМ, %	С признаками апомиктичного развития, %			
				всего	из них		
					эндосперм без оплодотворения	эуспорический ЗМ и апоспорические инициали	апоспория при дегенерации эуспорического ЗМ
<i>A. vulgaris</i> 268 (Оз)	2005	69,44	0	30,55	0	30,55	0
<i>A. salsaloides</i> 496 (Хв)	2007	70,93	0	29,06	8,33	20,73	0
<i>A. lerchiana</i> 407 (Сар)	2007	87,69	12,31	0	0	0	0
<i>A. dracunculus</i> 528 (Сар)	2007	76,23	2,28	21,47	0	6,01	15,46

Чаще всего апоспорические образования в семязачатках представляли собой одноклеточные одно-, или двужерные инициали. Единично встречались многоядерные инициальные клетки или двуклеточные апоспорические зародышевые мешки. Апоспорических образований в одном семязачатке в большинстве случаев было несколько. В семязачатках растений *A. dracunculus* апоспорические инициальные клетки отличались крупными, хорошо прокрашиваемыми ядрами.

Из четырёх исследованных видов лишь в популяции *A. lerchiana* не было отмечено семязачатков с признаками апомиктичного развития. Исследованную популяцию данного вида следует считать размножающуюся обильно амфикиктично.

У растений популяций *A. lerchiana* и *A. dracunculus* примерно в половине исследованных семязачатков наблюдали необычную структуру клеток интегументального тапетума: зачастую часть из них были аномально крупными с большим, хорошо окрашивающимся ядром, что, на наш взгляд, указывает на их склонность развития по пути апоспорических инициалей.

Таким образом, популяции трёх из четырёх исследованных видов (*A. vulgaris*, *A. salsaloides*, *A. dracunculus*) характеризуются высокой (не менее 20 – 30%) частотой гаметофитного апомиксиса у растений.

Учитывая, что изучены семязачатки на ранних стадиях развития мегагаметофита, следует полагать, что частота проявления гаметофитного апомиксиса у растений этих трех видов существенно выше установленной эмбриологически. Высокая доля дегенерирующих эуспорических мешков в присутствии апоспорических инициалей или продуктов их развития указывает на то, что именно зародышевые мешки апоспорической, а не эуспорической, природы часто достигают стадии зрелости и на их основе формируются апомиктичные семена. У всех трёх указанных видов способность к апомиктичному способу репродукции обнаружена впервые.

Особенности развития клеток интегументального тапетума в семязачатках растений *A. lerchiana* указывают на возможность обнаружения при более обширных исследованиях способности к гаметофитному апомиксису и у данного вида.

Полученные результаты показывают, что род *Artemisia* должен быть отнесён к числу высоко апомиктичных и чрезвычайно слабо изученных в отношении способа семенного размножения. О потенциальных масштабах распространения способности к апомиксису среди видов рода можно судить из следующего факта. Если ранее при изучении единичных растений примерно десяти видов рода способность к гаметофитному апомиксису была обнаружена у двух видов, то при популяционном уровне исследований лишь четырёх видов эта способность отмечена для растений трёх видов рода. Не исключено, что при повторном более пространном изучении популяций и тех десяти ранее исследованных видов гаметофитный апомиксис будет установлен у гораздо большего их числа. А доля исследованных в отношении способа семенного размножения видов на сегодняшний день составляет не более 4% от общего числа их в роде.

Литература

- Коньчева В.И. О цветении полыней *Artemisia turanica* Krasch. и *A. diffusa* Krasch. ex Poljak. // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 4. С. 567–570.
- Леонов Т. Г. Род *Artemisia* // Флора европейской части СССР. СПб., 1994. Т. VII. С. 150–161.
- Куприянов П.Г. Способ приготовления препаратов зародышевых мешков // Бюл. изобр.. 1982. № 14. А.с. № 919636. С. 7.
- Паушева А.Г. Практикум по цитологии растений. М., 1980. 304 с.
- Руми В.А. Развитие зародышевого мешка у некоторых среднеазиатских полыней // Бюл. Акад. Наук УзССР. 1947. № 2. С. 20–22.
- Сравнительная эмбриология цветковых. *Davidiaceae – Asteraceae* / Отв. ред Т.Б. Батыгина, М.С. Яковлев. Л., 1987. 392 с.
- Хохлов С.С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений // Апомиксис и селекция. М., 1970. С. 7–21.
- Хохлов С.С., Зайцева М.И., Куприянов П.Г. Выявление апомиктичных растений во флоре цветковых растений СССР. Саратов., 1978. 224 с.
- Chiarugi A. Aposporia e apogamia in *Artemisia nitida* Bertol. // Nuovo Giorn. Bot. Ital, Nuova Ser. 1926. Vol. 33. P. 501–626.
- Carman J.G. Gametophytic angiosperm apomicts and the occurrence of polyspory and polyembryony among their relatives // Apomixis Newsletter. 1995. № 8. P. 39–53.
- Carman J.G. Asynchronous expression of duplicate genes in angiosperms may cause apomixis, bispory, tetraspory, and polyembryony // Biol. J. Linn. Soc. 1997. Vol. 61. P. 51–94.
- Herr J.M. A new clearing squash technique for the study of ovule development in angiosperms // Amer. J. Bot. 1971. Vol. 58. P. 785–790.

ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ СЕМЕЙСТВ *BRASSICACEAE* И *CAPPARACEAE* В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ

Родионова Г. Б.

Москва, Московский городской педагогический университет

В составе порядка *Capparales* семейство *Brassicaceae* принимается как производное от *Capparaceae*. Из каперцовых наиболее родственны крестоцветным представители подсемейства *Cleomoideae*. По Янхену (Janchen, 1942) североамериканский род *Stanleya* (*Brassicaceae*) особенно близок к *Cleomoideae*.

В различных вариантах системы Тахтаджяна неизменно подтверждается, что *Brassicaceae* тесно связано с *Capparaceae – Cleomoideae* (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1997).

Согласно Кронквисту (Cronquist, 1988) *Brassicaceae* связаны родством с *Capparaceae*, однако природа этой связи спорна, как и возможность тесного родства между *Stanleya* и *Cleome*.

В системе Хатчинсона (Hutchinson, 1973) *Cleomaceae* в ранге самостоятельного семейства выделено из *Capparaceae* и отнесено к порядку *Brassicales*, вопреки общепринятому признанию их более тесного родства с *Capparaceae*, чем с *Brassicaceae*.

Выполненное исследование по сравнительной эмбриологии и анатомии семян более 40 видов из названных семейств позволило установить черты различия и сходства обсуждаемых таксонов и высказать заключение по их систематическому положению (Родионова, 1992, 1993, 1997).

Семязачатки битегмальные, ана-кампилотропные и ана-амфитропные после оплодотворения. Семенная кожура формируется обоими интегументами. По строению семенной кожуры у каперцовых можно выделить 2 основных группы семян, различия между которыми связаны с характером преобразования интегументов в семенную кожуру и степенью развития в ней механической ткани. В массивных семенах *Capparis* в тегмене развивается от 4 до 10 слоёв механической ткани, как производное наружной эпидермы внутреннего интегумента. В другой группе мелких семян *Gynandropsis* – *Cleome* тегмен всегда с единственным механическим слоем экзотегмена. У видов *Cleome*, *Gynandropsis*, *Polanisia* наружный интегумент трансформируется в семенную кожуру без увеличения числа слоёв, и теста всегда двуслойная. Из двух слоёв наружного интегумента у большинства видов, кроме *C. viscosa* и *Polanisia*, клетки наружной эпидермы более крупные, вытянутые тангенциально, тогда как клетки внутренней эпидермы более мелкие (кроме области микропиле, где клетки могут разрастаться радиально). Клетки экзотесты толстостенные у *C. chelidonii*, *C. monophylla*, тонкостенные у *Gynandropsis*, *Polanisia*, с устьицами у *Isomeris* или без устьиц. У *C. iberica* и *C. lipskyi* клетки экзотесты крупные выпуклые, благодаря выгибанию наружной периклиальной стенки, покрытой кутикулой. Все клеточные стенки утолщены и лигнифицированы. Наиболее утолщена наружная выпуклая периклиальная стенка. Характерная бугорчатость поверхности семенных покровов *C. iberica* и *C. lipskyi* обусловлена куполообразной формой периклиальных стенок клеток экзотесты (Родионова, 1992).

Эндотеста не специализирована и состоит из мелких тонкостенных (*Gynandropsis*) или толстостенных (*C. chelidonii*) клеток, из очень крупных тангенциально вытянутых клеток, превосходящих во много раз по размерам клетки экзотесты у *C. viscosa* и *Polanisia graveolens* (Corner, 1976).

Тегмен обычно многослойный, образующий у видов *Cleomoideae* единственный слой механической ткани в наружной части, 3–7 слоёв мезофилла и эндотегмен различного строения. В семенах видов *Cleome*, *Gynandropsis* с трёхслойным внутренним интегументом увеличение слоёв клеток семенной кожуры связано с делением среднего слоя, тогда как клетки наружной эпидермы, не делясь периклиально, значительно разрастаются и формируют единственный характерный слой – экзотегмен. У *C. iberica* и *C. lipskyi* разрастание клеток этого слоя после оплодотворения и впоследствии их одревеснение начинается с микропилярной части и распространяется затем на всю поверхность семени. На стадии позднего шаровидного зародыша экзотегмен в микропилярной части представлен крупными склереидами с толстыми лигнифицированными стенками, пронизанными множеством узких поровых каналов. Клетки экзотегмена вытянуты радиально и содержат крупные призматические кристаллы щавелево-кислого кальция. На дорсальной стороне семени клетки эти вытянуты тангенциально вдоль продольной оси семени. На поперечном разрезе семени экзотегмен имеет вид палисадного слоя. У *C. lipskyi* и *C. iberica* клетки экзотегмена на продольном разрезе семени по внешнему виду напоминают сетчато-пористые трахеиды, и возможно, слой этот участвует в водном обмене семени, проводя воду, поступающую через микропиле. Подобный лигнифицированный слой экзотегмена, содержащий кристаллы, по нашим наблюдениям, имеется у *C. viscosa* и *Gynandropsis speciosa*. Сходное строение экзотегмена имеют также *Polanisia* и *Gynandropsis*, у которых кристаллы по данным Корнера (Corner, 1976) не обнаружены. Клетки среднего слоя внутреннего интегумента в процессе развития семени могут не делиться, либо делятся, образуя тонкостенные паренхимные клетки. При созревании семени клетки мезофилла разрушаются.

Клетки внутренней эпидермы формируют эндотегмен. Неспециализированный эндотегмен с мелкими тонкостенными клетками имеют виды *Gynandropsis*, *Polanisia* и *Isomeris*. Лигнифицированный эндотегмен у видов *Cleome*. При этом у *C. chelidonii* клетки крупные, кубовидные с точечно-пористыми стенками, у *C. viscosa* клетки в плане таблитчатые с тонкопористой внутренней стенкой. У *C. lipskyi* клетки эндотегмена кубовидные, и слой этот одревесневает, начиная с микропиле, на ранних этапах развития, то есть раньше, чем лигнифицируется экзотегмен, сохраняется в зрелом семени и входит в состав семенной кожуры. Клетки эндотегмена у *C. iberica* вначале кубовидные, впоследствии уплощённые тангенциально, развивают при лигнификации фиброзные пояски и в плане имеют форму таблитчатых клеток с частой полосатостью. Они плотно соединены с остатками эндоспермы семени, окружающего крупный зародыш, и остаются сросшимися с ними при отслаивании экзотегмена в сухих семенах. Семена видов *Cleome*, *Gynandropsis*, *Polanisia graveolens* являются в основном экзотегминальными. Семена *C. iberica* и *C. lipskyi* следует отнести к экзотегминальному и эндотегминальному типу одновременно.

У *Brassicaceae* семенная кожура формируется, главным образом, как производное наружного интегумента. Теста немногослойная; она включает: эпидермальный слой, один или несколько слоёв мезотесты и эндотесту – характерный механический – палисадный слой. Иногда средние слои тесты отсутствуют. Из производных внутреннего интегумента в состав семенной кожуры обычно входит пигментный слой. Семена эндотестального типа.

Строение эпидермы тесты сильно варьирует: описано до 15 различных структурных вариаций (Vaughan et al., 1976). Наиболее часто встречается эпидерма со слизесодержащими клетками одинаковых (*Eruca*) или разных размеров (*Aethionema*), вытянутыми радиально, как у *Heliophila*, или тангенциально (*Brassica nigra*), с утолщениями внутренних или наружных тангенциальных и радиальных стенок, как у *Barbarea vulgaris*, или одинаково тонкостенных. При смачивании водой слизь, заполняющая клетки экзотесты, разбухает, разрывая верхние и часто даже боковые стенки и выходя наружу. Ослизнение семян не всегда сопровождается разрывом клеточных стенок; по-видимому, иногда слизь может просачиваться через стенки. У ряда видов в клетках слизистого слоя, поднимаясь от внутренних тангенциальных стенок, формируются бесцветные столбики или колонки, форма и величина которых разнообразна (Vaughan et al., 1976). Наличие столбиков в клетках эпидермы характерно для таких родов как *Alyssum*, *Erysimum* (Алявдина, 1931), а также, по нашим данным, у *Matthiola* и *Syrenia*, виды которых отличаются по форме столбиков. Столбики в клетках эпидермы образуют характерную ультраструктуру поверхности тесты у *Matthiola* и *Syrenia* (Родионова, 1992). Эпидерма тесты может быть образована клетками, не содержащими слизи, с утолщенными или не утолщенными стенками (*Nasturtium*, *Hesperis*). В ультраструктуре поверхности тесты *Succowia* различаются очертания крупных тонкостенных слизистых клеток, а также мелко складчато переплетенная структура кутикулы. То же проявляется и в сетчатой или сетчато-ячеистой структуре поверхности тесты видов *Brassica* и других видов, где очертания ячеек соответствует обычно очертаниям клеток эпидермы.

Мезотеста может быть дифференцирована по-разному: 1) в виде паренхимы, включающей 1–2 слоя сплюснутых клеток (*Eruca*, *Brassica juncea*) или одного слоя очень крупных клеток (*B. nigra*, *Heliophila*); 2) колленхимы (*Sinapis alba*); 3) каменистых клеток (Vaughan et al., 1976).

Механический слой (эндотеста) представлен у разных видов кубическими или чаще радиально вытянутыми клетками с одревесневшими утолщенными клеточными стенками. Отмечено 8 типов вариаций утолщений этих стенок (Vaughan et al., 1976). Для большинства видов характерны утолщения боковых радиальных и внутренних тангенциальных стенок. Утолщения радиальных стенок соседних клеток представлены в виде столбиков, вследствие чего весь слой клеток называют столбчатым. Радиальные стенки могут быть утолщены полностью (*Brassica juncea*, *B. campestris*, *Raphanus raphanistrum*) или только на половину высоты (*Eruca sativa*, *Sinapis alba*), утолщения могут быть более или менее равномерными по всей высоте или бочонковидными. Отсутствием утолщений в механическом слое характеризуются такие роды, как *Alyssum* и *Erysimum*, виды *Iberis amara*, *Teesdalia nudicaulis* и др. Клетки механического слоя могут быть пигментированы (*Brassica campestris*, *B. nigra*) и у отдельных видов содержат кристаллы (*Barbarea*, *Malcolmia*). Таким образом, строение тесты в семействе разнообразно и структура её имеет таксономическое значение. При этом наиболее постоянной для рода является структура клеток механического эндотестального слоя, в то время как структура экзотесты может изменяться в пределах рода, характеризуя отдельные виды.

В процессе развития семени внутренний интегумент сначала разрастается, а затем почти полностью вытесняется развивающимся зародышем. В зрелом семени его производным в составе семенной кожуры является пигментный слой. Вместе с тем, по нашим наблюдениям, степень разрастания внутреннего интегумента у разных видов, как и характер и степень его облитерации, различны, что и определяет различное происхождение пигментного слоя. У многих родов внутренняя эпидерма дифференцируется как эндотелий (*Hesperis*, *Erysimum*, *Aubrieta*, *Arabis*, *Sinapis*, *Brassica*). Клетки эндотелия содержат дубильные вещества, флавоноиды, а внутренние тангенциальные стенки его клеток кутинизируются. У этих видов происходит облитерация слоёв интегументальной паренхимы, а также наружной эпидермы внутреннего интегумента; все эти клеточные слои между эндотестой (палисадным слоем) и эндотелием оказываются сжатыми и деформированными. При таком развитии семени пигментный слой формируется из эндотелия. Иное происхождение имеет пигментный слой у видов *Heliophila* и *Succowia*, внутренний интегумент которых развивается на базе многоядерных ценоцитных клеток (Родионова, 1992). В процессе развития семени многоядерные клетки вытесняются и пигментный слой формируется из наружной эпидермы внутреннего интегумента (экзотегмена).

Таким образом, семенная кожура *Brassicaceae* формируется как производное наружного интегумента и семени, как правило, эндотестального типа с характерной механической эндотестой в виде палисадного, или столбчатого, слоя.

Семенная кожура представителей *Cleomoideae* образуется как производное внутреннего интегумента и семени относится к экзотегминальному типу с лигнифицированным экзотегменом. Для *Brassicaceae* неизвестны семена экзотегминального типа. Данные сравнительной анатомии семян противоречат представлениям о возможности объединения *Cleomaceae* и *Brassicaceae* в один общий порядок *Brassicales* (Hutchinson, 1973).

Наличие характерного трахеидального экзотегмена у видов *Cleome*, не встречающегося у представителей *Brassicaceae*, резкие различия ультраструктуры поверхности тесты *Stanleya* и *Cleome*, выявленные нами

(Родионова, 1992), противоречат представлениям ряда систематиков (Тахтаджян, 1987; Takhtajan, 1996) о возможности тесного родства *Cleomioideae* и *Brassicaceae*, и согласуются с мнением Кронквиста (Cronquist, 1988) о спорности подобного родства.

Литература

- Алявдина А.А. Значение анатомии плодов и семян для систематики семейства *Cruciferae* // Журн. Рус. ботан. о-ва. 1931. Т.16. №1.
- Родионова Г.Б. Порядок *Capparales*. Семейство *Capparaceae*. Семейство *Brassicaceae* // Сравнительная анатомия семян. Л., 1992. Т.4. С. 183–201.
- Родионова Г.Б. Сравнительная эмбриология семейств порядка *Capparales* Hutch. в связи с их систематическим положением: Автореф... дис. д-ра биол. наук. СПб, 1993. 55 с.
- Родионова Г.Б. Основные направления эволюции семейств порядка *Capparales* по эмбриологическим признакам // Бюл. Гл. бот. сада. 1997. Вып. 175. С. 142–145.
- Тахтаджян А. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
- Corner E.J.H. The seeds of dicotyledons. London. 1976. Vol. 1–2.
- Cronquist A. The evolution and classification of flowering plants. London, 1988.
- Hutchinson J. The families of flowering plants arranged according to a new system based their probable phylogeny. 3rd ed. Oxford, 1973.
- Janchen E. Das System der Cruciferen // Oesterr. bot. Z. 1942. Bd. 91. S. 1–28.
- Vaughan J.G., Macleod A.J., Jones B.M.G. The biology and chemistry of the *Cruciferae*. London, 1976.
- Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997.

ОСОБЕННОСТИ СЕМЯОБРАЗОВАНИЯ У РАЗНЫХ МОРФОГЕНОТИПОВ *PISUM SATIVUM*

Толубеева В.И., Амелин А.В.

Орел, Орловский государственный аграрный университет

Генотипы *P. sativum* L. обладают высоким потенциалом семяобразования. По данным О.С. Водяновой (1967; 1968), в условиях средней Азии у сорта Укосный в среднем за три года приходилось на одно растение 227,3 семязачатков, а у зимующего сорта Никольсона – 607,5. Между числом семязачатков и числом завязывающихся семян была выявлена положительная корреляция ($r=0,75$). По результатам же полевых опытов Н.М. Вербицкого (1992), величина этого показателя в условиях Северного Кавказа колебалась у изученных сортообразцов коллекции ВИР от 12,3 (к – 4374) до 117,9 (к – 5555), а связь с продуктивностью была опосредована через семяобразующую способность бобов ($r=+0,593$).

Однако современные сорта культуры реализуют свой потенциал семяобразования всего на 30–40%, что существенно сдерживает рост её урожайности (Амелин, 1999). Поэтому, необходим поиск эффективных путей изменения сложившейся ситуации. В связи с этим, нами были проведены полевые и лабораторные опыты по изучению физиологических, физических и анатомических особенностей формирования семян у современных морфогенотипов гороха.

Объектами исследований служили 21 современный генотип культуры, различающихся типом роста стебля и формой листа: усатый тип – индетерминанты (3), физиологически ограниченный рост стебля (5), детерминанты (3); листочковый тип: индетерминант (2), физиологически ограниченный рост стебля (3), детерминант (1); хамелионы (3); люпиноиды (1).

Опытный материал выращивался на делянках площадью 10 м² в 5-кратной повторности, в условиях селекционного севооборота Всероссийского научно-исследовательского института зернобобовых и крупяных культур и анализировался в отделе Проблемных исследований сельского хозяйства Орел ГАУ. Продуктивность семяобразования находили отношением числа семян к числу семязачатков, выраженное в % (Ахундова, 1979).

Полученные экспериментальные данные показали, что современные сортообразцы гороха обладают относительно не высоким потенциалом семяобразования. В годы исследований число семязачатков у них находилось в диапазоне 16,7...54,4 и существенно зависело как от генотипа растений, так и от погодных условий вегетации. Больше всего (25,4–54,4 шт.) их формировалось в теплую солнечную погоду с умеренным увлажнением во время вегетации (2006 г.), особенно у усатых морфотипов с индетерминантным типом роста стебля (54,4 шт.), а меньше (16,7–25,2 шт.) – в засушливых условиях у листочковых индетерминантов (16,7 шт.).

Причем у тех и других только 50,1% семязачатков достигали физиологической зрелости семян, а 49,9% их отмирало (табл. 1). Наибольшее количество семязачатков абортировалось у листочковых морфотипов с детерминантным типом роста стебля – 37,2%, вследствие чего у их растений образовывалось всего 8,5 штук физиологически зрелых семян. Лучшими показателями семяобразования характеризовались листочковые индетерминанты (62,6%) и хамелеоны (57,7%).

Таблица 1

Продуктивность семяобразования у современных морфогенотипов гороха, среднее за 2006...200 7гг.

Показатели	Усатый тип			Листочковый тип			Хамелеоны	Люпиноиды
	индетерминант	физиологически ограниченный рост стебля	детерминант	индетерминант	физиологически ограниченный рост стебля	детерминант		
Количество бобов с растения, шт.	5,5	4,2	3,6	4,0	5,0	3,1	3,8	3,3
Количество семязачатков, шт: в бобе	6,8	6,7	6,2	6,0	6,1	6,3	6,4	7,4
с растения	39,8	30,4	23,5	41,8	34,8	25,7	24,9	25,3
Количество семян, шт: в бобе	2,9	3,1	3,3	3,6	3,4	3,2	3,6	3,4
с растения	17,3	14,2	13,9	16,1	18,7	8,5	14,1	11,0
Продуктивность семяобразования, %	43,0	46,0	57,4	62,6	53,2	37,2	57,7	43,6

Таблица 2

Физические и физиологические показатели семян у современных морфогенотипов гороха

Масса 1000 семян, г.	Плотность семян, г/см ³	Диаметр семян, мм	Площадь поверхности, мм ²	Интенсивность поглощения воды в первые 6ч., мг/час*семя
Усатый тип: индетерминанты				
243,4	1,32	7,00	153,9	30,2
физиологически ограниченный рост стебля				
222,7	1,46	7,03	155,2	28,0
детерминанты				
251,1	1,63	7,06	156,5	31,2
Листочковый тип: индетерминанты				
222,2	1,32	6,63	138,0	30,5
физиологически ограниченный рост стебля				
229,6	1,38	6,98	153,0	25,7
детерминанты				
262,1	1,32	7,15	160,5	36,9
Хамелеоны:				
234,3	1,29	7,54	178,5	32,8
Люпиноиды:				
269,4	1,26	6,84	146,9	26,1
НСР ₀₁	2,73	0,13	—	—

Таблица 3

Анатомические параметры семян у современных морфогенотипов гороха

Зародыш		Доля в сухой массе семени, %		
длина, мм	сухая масса, мг	семенных оболочек	семядолей	зародыша
Усатый тип:				
индетерминанты				
5,46	5,75	8,64	90,06	1,31
физиологически ограниченный рост стебля				
5,15	6,21	9,28	89,08	1,64
детерминанты				
5,38	5,88	8,65	90,01	1,34
Листочковый тип:				
индетерминанты				
4,64	5,48	8,97	89,77	1,27
физиологически ограниченный рост стебля				
4,99	5,35	8,11	90,58	1,31
детерминанты				
5,43	5,98	9,04	89,66	1,31
Хамелеоны:				
5,16	5,55	8,65	90,16	1,20
Люпиноиды:				
5,19	6,62	11,91	86,51	1,58
НСР ₀₁	0,50	0,80	—	—

Изученные морфогенотипы *P. sativum* L. существенно отличались и по физическо-физиологическим показателям самих семян. Генотипический интервал варьирования массы 1000 семян составлял 222,2...269,4 г., плотности семян – 1,26...1,63 г/см³, диаметра – 6,63...7,54 мм, площади поверхности – 138...178,5 мм², интенсивности поглощения воды – 25,7...36,9 мг/час. При этом отмечено, что наиболее крупные семена формировались у детерминантных форм, имеющих, как правило, низкую семяобразующую способность (табл. 2). Связь других признаков семян с семяобразованием растений была менее выражена и не имела существенного значения.

Во многом схожие результаты получены и по анатомическим параметрам семян, основная часть сухого вещества которых приходилась на семядоли (в среднем 89,5%), затем на оболочки – 9,5% и зародыш – 1,4% (табл. 3). Линейный размер зародыша у замоченных семян современных морфогенотипов гороха варьировал в диапазоне от 4,64 до 5,46 мм. Наиболее мощное развитие зародыша имели семена сортов, как правило, с низкой продуктивностью семяобразования (усатые индетерминанты, люпиноиды и листочковые детерминанты). И наоборот листочковые индетерминанты, с физиологически ограниченным типом роста стебля и хамелеоны обладали высокой продуктивностью семяобразования (62,6%, 53,2% и 57,7%, соответственно), но имели низкую массу зародыша (5,48 мг, 5,35 мг и 5,55 мг). Тем не менее, устойчивой связи с семяобразующей способностью выявлено не было.

Согласно В.А. Ахундовой и др. (1979), причины гибели генеративных почек, цветков, плодов и семязачатков у растений гороха на каждом этапе органогенеза различны. Они могут иметь как экзогенную (минеральное питание, свет, влага, густота посева), так и эндогенную (особенности морфогенотипа, обеспеченность ассимилянтами) природу.

По нашему мнению, абортивность семязачатков у современных морфогенотипов *P. sativum* в значительной степени может быть связана с дисбалансом физиологически активных веществ (фитогормонов) в репродуктивный период развития растений. Данная гипотеза базируется на том, что в процессе селекции у растений данной культуры произошло резкое ограничение линейного роста вегетативных органов. В результате современные сорта стали на 66–79 см иметь более короткий стебель и ускоренное на 3–5 дней развитие (Амелин, 2001). Безусловно, это не могло произойти без кардинальной перестройки их гормональной программы развития. По экспериментальным данным Чайлахяна М.Х. и др. (1983), рост обычных высокорослых форм гороха обуславливается определенным, генетически закодированным соотношением фитогормонов и ингибиторов. При возникновении мутантов, обладающих одним или несколькими генами карликовости, происходит значимое нарушение в соотношении фитогормонов и ингибиторов роста у их растений.

Литература

- Амелин А.В. Биологический потенциал гороха и его реализация на разных этапах развития культуры // Селекция и семеноводство. 1999. №2–3. С. 15–21.
- Амелин А.В. Морфофизиологические основы повышения эффективности селекции гороха: Автореф. дис. ...д-ра. с/х наук. Орел, 2001. 46 с.
- Ахундова В.А. Морфогенез и особенности потенциальной и реальной продуктивности однолетних бобовых растений. М., 1979. 62 с.
- Вербицкий Н.М. Селекция гороха в условиях Северного Кавказа. Ростов-на-Дону, 1992. 258 с.
- Водянова О.С. Некоторые вопросы биологии развития гороха: Автореф. дис. ...канд. биол. наук. Алма-Ата, 1967. 26 с.
- Водянова О.С. К вопросу плодоношения у гороха // Биология и география. 1968. Вып.4. С.73.
- Чайлахян М.Х., Ложникова В.Н., Хлопенкова Л.П., Сидорова К.К., Кефели В.И. Реакция карликовых мутантов гороха на действие гиббереллина и природных ингибиторов // Изв. АН СССР, сер. Биол. 1977. №4. С. 485–494.

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ И ФОРМИРОВАНИЕ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА У *DIOSCOREA NIPPONICA* (*DIOSCOREACEAE*)

Торшилова А.А.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Dioscorea nipponica Makino – двудомная лиана, ценный ресурсный вид растений, источник стероидных соединений (диосгенина) (Турова и др., 1987; Яковлев, Блинова, 1999). Интенсивные заготовки корневищ растений в местах их естественного произрастания привели к сокращению численности вида в природе (Куренцова, 1973; Костюченко, 1994; Денисов, 2005). В настоящее время вид является редким и занесен в Красную книгу.

Тычиночный цветок чашечковидный, маленький, 3–4 мм длины и такой же ширины, трёхчленный, актиноморфный, на короткой цветоножке. Околоцветник простой, состоит из 6 сегментов в двух кругах. По раз-

меру листочки околоцветника равны, с одной жилкой, желто-зелёного цвета. Андроей свободный, состоит из шести тычинок, расположенных в двух кругах по три и равных по длине. Тычинки короткие, прикреплены выше основания листочков околоцветника. Каждая тычинка состоит из пыльника со связником и тычиночной нити. Пыльник четырехгнездный, двухтековый, по два гнезда в каждой теке. Гнезда (микроспорангии) расположены на адаксиальной стороне пыльника и обращены внутрь цветка. Связник эллиптической формы с рельефной бугристой поверхностью, на которой в центральной части отмечается скопление узких длинных кристаллов, вероятно оксалата кальция. Связник плавно переходит в тычиночную нить, которая к моменту раскрытия цветка изогнута таким образом, что пыльники оказываются склоненными к центру цветка, при этом массивные связники выставлены наружу.

Тычиночный цветок *D. nipponica* характеризуется наличием недоразвитого гинецея, в связи с чем является функционально мужским.

В развитии пыльника выделяют три периода: премейотический, мейотический и постмейотический (Резникова, 1984).

Премейотический период. На ранних этапах развития тычинки пыльник возникает в виде четырех примордиев, состоящих из меристематических клеток, окруженных эпидермисом. В субэпидермальном слое каждого меристематического бугорка закладывается группа инициальных клеток, центральная из которых начинает делиться периклинально. В результате образуются две клетки: одна откладывается к наружной стороне гнезда и является археспориальной, а другая, отделившаяся ко внутренней стороне, является инициальной клеткой стенки пыльника со стороны связника. Дальнейшее развитие примордия каждого гнезда сопровождается делением археспориальной клетки с образованием спорогенной и париетальной клеток. Развитие микроспорангиев приводит к росту пыльника, что сопровождается увеличением количества спорогенных клеток в каждом микроспорангии. Клетки исходного тяжа спорогенных клеток делятся вначале антиклинально, затем в направлении продольной оси пыльника. В результате они оказываются расположенными в два ряда вдоль гнезда. После прекращения делений спорогенные клетки увеличиваются в размерах, ядро также становится более крупным, происходит уплотнение цитоплазмы. Формируются микроспороциты.

Мейотический период. Установлено, что микроспорогенез у *D. nipponica* осуществляется, большей частью, симультанно (по типу двудольных) – заложение перегородок происходит по окончании мейоза микроспороцитов, что подтверждает литературные данные (Юрцев, Юрцева, 1970) и одинаково для родственных видов *D. balcanica*, *D. caucasica*, *D. oppositifolia* (Rao, 1953; Юрцев, Юрцева, 1973, 1982). Однако, несмотря на то, что преобладающее число микроспороцитов после окончания мейоза I характеризовалось отсутствием заложения фрагмопласта между ядрами, в отдельных редких случаях заложение фрагмопласта все-таки наблюдалось, но имело, вероятно, временный характер. Это свидетельствует о возможном промежуточном типе формирования тетрад микроспор. Кроме того, наряду с доминирующим тетраэдральным или изобилатеральным типом тетрад, в гнездах присутствовали тетрады Т-образного типа, но в очень небольшом количестве. Все это, вероятно, свидетельствует о неустойчивом характере микроспорогенеза.

Постмейотический период характеризуется развитием микроспор и образованием пыльцевых зерен. В развитии микроспор выделяются стадии невакуолизированной, слабовакуюлизированной и сильновакуолизированной микроспоры. Митотическое деление ядра происходит на максимальном удалении от борозды, при этом отмечается быстрое сокращение вакуоли и синтез цитоплазмы, которая становится плотной. В результате деления образуются две клетки разных размеров: меньшая – генеративная, и большая – вегетативная. Генеративная клетка линзовидной формы, в ней имеется ядро с одним ядрышком. Вокруг ядра имеется небольшой слой цитоплазмы. Генеративная клетка одной стороной плотно прилегает к оболочке пыльцевого зерна и расположена на максимальном удалении от борозды. Вегетативная клетка округлая, с более крупным ядром, занимает большую часть объема пыльцевого зерна.

В ходе развития пыльцевого зерна, генеративная клетка отделяется от оболочки зерна и перемещается в цитоплазму вегетативной клетки. С началом перемещения генеративной клетки внутри вегетативной, происходит накопление запасных веществ (сначала крахмала, а затем белков) в цитоплазме последней, а также окончательное формирование и дифференциация оболочки пыльцевого зерна.

Зрелое пыльцевое зерно округлое, размером около 22 мкм, однобороздное, двуклеточное. Оболочка пыльцевого зерна неравномерная, как у большинства видов рода (Schols et al., 2003), состоит из одинаково толстой экзины с морщинистой скульптурой, и интины, толщина которой со стороны борозды максимальна, с противоположной стороны – минимальна. Зрелые пыльцевые зерна содержат запасные вещества – крахмал и белки.

Литература

Денисов Н.И. Сохранение биологического разнообразия деревянистых лиан российского Дальнего Востока // Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов. Материа-

лы межд. конф., посвященной 60-летию Главного Ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (Москва, 5–7 июля 2005 г.). Москва. 2005. С. 154.

Куренцова Г.Э. Естественные и антропогенные смены растительности Приморья и Южного Приамурья. Новосибирск, 1973. С. 230.

Костюченко О.И. Лекарственные препараты растительного происхождения, исключенные из номенклатуры лекарственных средств // Растит. ресурсы. 1994. Т. 30. Вып. 4. С. 121–126.

Резникова С.А. Цитология и физиология развивающегося пыльника. М., 1984. 226. С.

Турова А.Д., Сапожникова Э.Н., Вьен Дыок Ли. Лекарственные растения СССР и Вьетнама. М., 1987. С. 495.

Юрцев В.Н. Юрцева Н.С. Мужской гаметофит диоскореи nipponской // Сб. научн. работ ВНИИ лекарственных растений. 1970. Вып. 1. С. 4649.

Юрцев В.Н. Юрцева Н.С. Цитозембриологическое изучение диоскореи кавказской (*Dioscorea caucasica* Lipsky) // Докл. ТСХА. 1973. Вып. 195. С. 187–193.

Юрцев В.Н. Юрцева Н.С. Цитозембриологические особенности диоскореи балканской // Биология, селекция и семеноводство лекарственных культур. М., 1982. С. 31–33.

Яковлев Г.П., Блинова К.Ф. Энциклопедический словарь лекарственных растений и продуктов животного происхождения. СПб., 1999. С. 405.

Rao N.A. Embryology of *Dioscorea oppositifolia* L // Phytomorphology. 1953. Vol. 3. P. 121–126.

Schols P., Furness C.A., Wilkin P., Smets E., Cielien V., Huysmans S. Pollen morphology of *Dioscorea* (*Dioscoreaceae*) and its relation to systematics // Bot. J. Lin. Soc. 2003. Vol. 143. P. 375–390.

СХОДСТВО И РАЗЛИЧИЯ ЗИГОТИЧЕСКОГО И СОМАТИЧЕСКОГО ЭМБРИОГЕНЕЗА СИБИРСКИХ ВИДОВ ХВОЙНЫХ

Третьякова И.Н.

Красноярск, Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

У представителей хвойных растений возможны множественные пути реализации их репродуктивного потенциала: асексуальное возникновение зародыша, полиархегонияльность, полиэмбриония и кливаж. Оплодотворение двух и более яйцеклеток в пределах семязачатки хвойных и последующий кливаж клеток зиготического зародыша приводит к возникновению многозародышевости, полученных от разных опылителей в одном мегагаметофите (иногда до 16 зародышей) (Третьякова, 1990).

Согласно классификации типов зародышей голосеменных растений (Singh, 1978), у видов семейства *Pinaceae* проэмбриогенез включает все стадии до удлинения суспензора, ранний эмбриогенез начинается после удлинения суспензора и идет до заложения меристемы корня, поздний эмбриогенез характеризуется интенсивным гистогенезом, в том числе заложением меристем корня и побега. У зиготических зародышей сосновых проэмбриогенез *in vivo* начинается со свободноядерной стадии развития. Образующийся 16-клеточный проэмбрио состоит из одинаковых клеток, отличающихся местом их расположения в системе проэмбрио. Однако способностью к растяжению обладают лишь клетки предпоследнего яруса, которые берут на себя функцию первичного суспензора и выталкивают эмбриональные инициалы в ткань женского гаметофита. Рост первичных суспензоров (эмбриональных трубок) у *Pinus* идет с неодинаковой скоростью и уже на уровне инициалей начинается кливаж зиготического зародыша на четыре самостоятельные единицы. Эмбриональные инициалы подвергаются многократному делению и формируют четыре эмбриональных глобулы зародыша. Идет ранний эмбриогенез. Продвижение эмбриональных глобул в ткань мегагаметофита происходит за счет деления и отмирания эмбриональных трубок, сосредоточенных на базальном конце эмбриональной глобулы. При этом старая эмбриональная трубка дегенерирует, и на ее месте появляется новая. Далее в клетках, прилегающих к суспензору, появляются первые признаки гистогенеза – зародыш переходит к стадии позднего эмбриогенеза. В эмбриональной массе закладываются клетки полярных меристем корня и побега. Дальнейшее развитие зародыша связано с гистогенезом и накоплением в клетках запасных питательных веществ. У лиственницы типичный кливаж не наблюдается. Для представителей этого рода характерно проявление замедленного кливажа, проявляющегося на более поздней стадии эмбрионального развития (стадия раннего «торпедо»)

Множественные пути реализации репродуктивного потенциала у представителей семейства сосновых ярко проявляются в экспериментальных условиях культуры *in vitro*, и, прежде всего, через соматический эмбриогенез.

Соматический эмбриогенез был индуцирован у родов *Pinus*, *Picea*, *Abies* и *Larix*, не только из зиготических зародышей и семядолей прорастающих семян (Lelu, 1994a; Klimaszewska, Cyr, 2002; Stasolla et al., 2002), а также однолетних побегов (Malabadi, Van Staden, 2005). К этому же явлению можно отнести и эмбриониды микроспорального происхождения у лиственницы сибирской (Иванова и др., 2006).

Экспериментальным путем было показано, что индукция и реализация соматического эмбриогенеза – процесс многоступенчатый, включающий применение разнообразных химических соединений и многочисленных различных предобработок. Он включает:

- индукцию эмбрионного каллуса;
- пролиферацию клеток эмбрионного каллуса и образование эмбрионально-суспензорной массы
- созревание соматических зародышей;
- прорастание зародышей и формирование растений-регенерантов.

Все эти процессы проходят у незрелых зиготических зародышей лиственницы сибирской (*L. sibirica*), лиственницы даурской (*L. daurica*), сосны обыкновенной (*P. sylvestris*), кедра сибирского (*P. sibirica*), кедрового стланика (*P. pumila*), и пихты сибирской (*Abies sibirica*) в культуре *in vitro* под действием гормональной обработки.

При инициации соматического эмбриогенеза под влиянием двух гормонов ауксиновой (2,4-Д) и цитокининовой (6-БАП) природы соматические клетки у незрелых зиготических зародышей у *Larix* в области зародышевого корешка (периколемна), а у *Pinus* по всей длине зародыша начинают интенсивно растягиваться и образовывать длинные клетки «эмбриональные трубки» длиной 200–300 мкм. Эмбриональные трубки ассиметрично делятся с отклонением эмбриональной клетки, из которой формируются глобулы будущего соматического зародыша. При переносе эксплантов на пролиферационную среду образуется эмбрионально-суспензорная масса, состоящая из эмбриональных глобул, окруженных эмбриональными трубками. При этом в пролиферирующей эмбрионально-суспензорной массе идет активный кливаж эмбриональных глобул и эмбриональных трубок.

Соматический эмбриогенез у хвойных видов повторяет путь развития половых зародышей: проэмбриогенез, ранний эмбриогенез и поздний эмбриогенез.

Однако в процессах образования соматических и зиготических зародышей имеются определенные различия. Если у зиготического зародыша образуются морфологически одинаковые клетки 16-клеточного проэмбрио, выполняющие разные функции, т.е. формирование будущих зиготических зародышей предопределено их положением в системе проэмбрио, то при соматическом эмбриогенезе все структуры соматических зародышей возникают из одной и той же клетки, путем ее удлинения, а затем неравного деления. Дальнейшее эмбриональное развитие клеток у соматических и зиготических зародышей идет одинаково. У тех и других формируются две группы клеток – эмбриональные клетки и эмбриональные трубки. Из эмбриональных клеток формируются эмбриональные глобулы, а из эмбриональных трубок дополнительные эмбриональные трубки и клетки суспензора. Пролиферации эмбрионного каллуса и активное нарастание эмбрионально-суспензорной массы при соматическом эмбриогенезе обусловлено проявлением кливажной активности, архивированной в клетках при зиготическом эмбриогенезе.

Выявлено, что у зиготических, так и соматических зародышей различается две структурные единицы, одна из которых образует зародыш, а другая эмбриональные трубки и, в последствии, клетки суспензора. При соматическом и зиготическом эмбриогенезе при увеличении эмбриональных глобул идет образование эмбриональных трубок, а затем их отмирание и образования новых. Однако при соматическом эмбриогенезе рост эмбриональных трубок происходит беспорядочно вокруг эмбриональных глобул, что вероятно связано с поглощением питательных веществ из эмбрионного каллуса. Формирование суспензора может происходить на любом конце эмбриональной трубки. При зиготическом эмбриогенезе образование клеток суспензора идет упорядоченно в области будущего зародышевого корешка.

Необходимо отметить, что активность образования эмбрионально-суспензорной массы у сибирских видов хвойных зависела от стадии введения зиготических зародышей в культуру *in vitro*. Соматический эмбриогенез наиболее успешно иницировался из незрелых зиготических зародышей введенных в культуру на стадии развития примордиев семядолей.

Таким образом, соматический эмбриогенез в культуре *in vitro* у представителей семейства *Pinaceae*, произрастающих в Сибири, так же как и зиготический эмбриогенез – процесс многоступенчатый, проходящий стадию проэмбрионального развития, раннего и позднего эмбриогенеза, заканчивающийся формированием биполярной структуры зародыша, несущего на одном конце гипокотили семядоли, а на другом – зародышевый корешок.

В заключении следует отметить и тот факт, что успешность соматического эмбриогенеза может быть связана с генотипом донорского растения. Экспланты, введенные в культуру с одних деревьев, более активно формируют эмбрионально-суспензорную массу и соматические зародыши, в то время как экспланты других деревьев не способны образовывать подобные структуры в культуре *in vitro*. Не исключено, что гетерозисные деревья, обладающие высоким репродуктивным потенциалом и проявляющие признаки апомиксиса, будут наиболее перспективными при введении в культуру *in vitro* с целью получения соматических зародышей, создания банка эмбрионного каллуса для проведения генетико-селекционных исследований.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 06-04-08040 ОФИ; ККФН и РФФИ № 07-04-96810.

Литература

- Иванова А.Н., Третьякова И.Н., Вязовцова А.С. Индукция андрогенных культур у лиственницы сибирской // Онтогенез. 2006. Т.37. №1. С.32–42.
- Третьякова И.Н. Эмбриология хвойных: физиологические аспекты. Новосибирск, 1990. 157 с.
- Klimaszewska K., Cyr D.R. Conifer somatic embryogenesis: I. Development // Dendrobiology. 2002. Vol. 48. P. 31–39.
- Lelu M.A., Klimaszewska M.A., Charest P.J. Somatic embryogenesis from immature and mature zygotic embryos and from cotyledons and needles of somatic plantlets of *Larix* // Can. J. For. Res. 1994. Vol. 24. № 1. P. 100–106
- Malabadi R.B., Van Staden J. Somatic embryogenesis from vegetative shoot apices of mature trees of *Pinus patula*. // Tree Physiology. 2005. Vol. 25. P. 11–16
- Singh H. Embryology of gymnosperms. Berlin-Stuttgart. 1978. P. 18–241
- Stasolla C., Bozhrov P., Chu T., van Zyl L., Egertsdoffer U., Suarez M., Craig D., Volunger R. von Arnold S., Sederoff R. Variation in transcript abundance during somatic embryogenesis in gymnosperms // Tree physiology. 2004. Vol. 24. P. 1075–1085.

ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКЦИИ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ АРКТИКИ И ИХ РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ

Ходачек Е.А.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

В связи с активным промышленным освоением районов Крайнего Севера, а также с угрозой глобально-го потепления климата и его влияния на арктические регионы крайне важно изучение организации и функционирования экологических систем в условиях Арктики. Растительный покров в Арктике формируется в экстремальных условиях. В этих условиях устойчивость растительного покрова тесно связана с жизненными стратегиями его компонентов, которые определяют характер поведения вида в ценозе, влияют на формирование его ценотипа. Арктические растения, чаще всего относят к крайним К-стратегам (ультра-патентам, по классификации Л.Г. Раменского, 1938) [Юрцев, 1986]. Репродуктивные стратегии – основа жизненной стратегии вида. Изучение репродукции цветковых растений Крайнего Севера позволяет определить генетический потенциал их репродуктивных систем и как он реализуется в конкретных эколого-ценотических условиях. Репродуктивные стратегии – основные тенденции и направления процесса воспроизведения вида в ценозе, обусловленные совокупностью его генетического потенциала и адаптационных механизмов размножения в конкретных эколого-ценотических условиях, влияющие на долгосрочное поведение видовой популяции – жизненную стратегию вида – (ЖС) [Ходачек, 1998].

Результаты по изучению репродукции цветковых растений в условиях Арктики получены автором в разных подзонах п-ва Таймыр (в южных, типичных и арктических тундрах) и в высокоарктических тундрах (=полярных пустынях) Северной Земли. В каждом районе в течение 2–3-х лет в зональных и интразональных сообществах у доминантов, содоминантов и наиболее распространенных видов изучались: сезонное развитие растений, биология цветения и плодоношения, способы опыления, семенная продуктивность, особенности прорастания семян, число всходов на единице площади, запас жизнеспособных семян в почве. Каждый этап репродукции и процесс в целом оценивался с помощью системы показателей. Особое внимание уделялось семенной продуктивности растений. Для оценки обилия семян использовались как традиционные показатели (**потенциальная семенная продуктивность** – число семязачатков на один генеративный побег и **реальная семенная продуктивность** – число зрелых полноценных семян на один генеративный побег), так и показатели предложенные автором: **условно-реальная семенная продуктивность** – общее количество семян на один генеративный побег, включая семена незрелые, щуплые и поврежденные грибами и насекомыми и ряд коэффициентов. Среди них: **коэффициент семяобразования (Cs)** – отношение условно-реальной семенной продуктивности к потенциальной показывает, какая часть семязачатков развивается в семена; **коэффициент созревания (Cr)** – отношение реальной семенной продуктивности к условно-реальной отражает долю созревших семян от общего их количества; **коэффициент жизнеспособности (Cv)** показывает жизнеспособную часть среди созревших семян (Khodachek, 1995, 1997). Каждый из показателей отражает результат определенного этапа репродукции.

На рис.1 приведены основные показатели семенной продуктивности (потенциальная, условно-реальная, реальная), а также вышеперечисленные коэффициенты для видов, распространенных в растительном покрове Западного Таймыра.

Для оценки семенной репродукции, как процесса в целом, автором предложен интегральный показатель – генеративная активность вида (**R**): $R = No/N \times d \times Cs \times Cr \times Cv$, где N – период наблюдений (в годах); No – число плодоносящих лет в периоде; d – число генеративных побегов на м²; Cs, Cr, Cv – коэффициенты.

Этот показатель (выведен математически) включает все основные характеристики репродуктивного процесса. Отношение No/N характеризует регулярность процесса плодоношения; Cs – коэффициент семяобразования – отражает суммарный результат всех стадий формирования семени; выражение $d \times Cs$ – характеризует успех семеношения популяции; Cr и Cv – качественные характеристики семян (результат влияния биотических и абиотических факторов на семенную репродукцию). Показатель R отражает определенную тенденцию вида в отношении семенного размножения, показывает генетические возможности его репродукции и как они реализуются в определенных эколого-ценотических условиях. Он может быть использован для сравнения семенной репродукции разных видов, популяций, ценозов в пределах одной природной зоны, для сравнительной оценки репродуктивного процесса у видов с широким географическим ареалом в разных его частях, у растений разных природных зон; служить критерием для отнесения данного вида к какому либо типу жизненных стратегий. Среди изученных видов наиболее высокие показатели R (7–15) отмечены у *Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Potentilla stipularis*, *Hierochloë pauciflora*, *Cerastium maximum*, *Papaver pulvinatum*, *Polemonium boreale*, *Myosotis asiatica*, *Arnica iljinii*, несколько ниже R (1–6) – у многих злаков (*Poa arctica*, *P. alpigena*, *Trisetum sibiricum subsp. litoralis*), видов родов *Carex*, *Salix*, *Oxytropis*. Низкую генеративную активность ($R < 1$) имеют *Juncus biglumis*, *Luzula nivalis*, *Salix pulchra*, *Minuartia arctica*, *Androsace septentrionalis*, *Parrya nudicaulis*, виды рода *Draba*.

На основе данных по генеративной активности видов и их вегетативной подвижности выделено три типа репродуктивных стратегий: **GL**, **VM** и **St**. Первая стратегия (**GL**) характерна для генеративно-лабильных (пластичных) видов с быстрой реакцией генеративных органов на изменение климатических условий, со специальными механизмами в репродуктивной сфере (автогамия, гейтоногамия, клейстогамия, апомиксис, партенокарпия, вторичное цветение, переход от дихогамии к гомогамии, к вивипарии и т. д.). Это вегетативно малоподвижные или неподвижные виды, размножаются, в основном, семенами (*Saxifraga hieracifolia*, *Salix arctica*, *Minuartia macrocarpa*, *Juncus biglumis*, *Draba micropetala*, *Pedicularis hirsuta*, *P. oederi*, виды рода *Luzula*). Второй тип репродуктивных стратегий (**VM**) имеют вегетативно-подвижные (мобильные) растения, которые размножаются, в основном, вегетативным путем (большинство злаков, осок, некоторые ивы и пушицы, ряд других видов: *Stellaria ciliatosepala*, *Ramischia obtusata*, *Pyrola grandiflora* и т. д.). **St** – стратегия, когда сочетаются оба типа размножения, отмечена у видов с заметным обилием, часто встречающихся в растительном покрове, доминантов и содоминантов в их числе (*Dryas punctata*, *Cassiope tetragona*, *Betula nana*, *Salix reptans*, *Cerastium maximum*, *Carex ensifolia subsp. arctisibirica*, *C. stans*, *Hierochloë pauciflora*, *Draba pilosa*).

Наибольшей толерантностью в условиях Арктики обладают растения с высокой генеративной активностью, способные размножаться и вегетативным путем; они имеют в почве значительный запас семян, которые могут прорасти в широком диапазоне условий. Генеративная активность и вегетативная подвижность видов обеспечивают стабильность популяций, поскольку первая способствует обновлению генофонда, вторая – пространственному распространению вида и закреплению его в растительном покрове, тем самым влияя на биологическое разнообразие (БР) арктических экосистем.

Выявленные в процессе данного исследования особенности репродукции арктических растений (способность многих видов в благоприятные годы давать значительное количество зрелых семян с достаточно высокой всхожестью, которые долго сохраняют жизнеспособность и прорастают в широком диапазоне условий, а также способность формировать банки семян) свидетельствуют о важной роли их репродуктивных систем в сохранении биологического разнообразия (Ходачек, 1978, 1985, 1993). Небольшие размеры семян, способствующие их переносу на значительные расстояния разнообразными агентами; преобладание среди семян анемо-, гидро- и анемогидрохоров, обеспечивают приток в сообщество семян из других фитоценозов. Этот процесс, способствующий внедрению новых видов в сообщество, может рассматриваться как механизм поддержания его видового разнообразия (альфа-разнообразия). Наличие в ценозах баллистов и барохоров приводит к закреплению диаспор вблизи материнских растений. В сочетании с глубоким покоем семян многих арктических видов, это способствует их сохранению в сообществе. Большое значение для поддержания БР имеет запас живых семян в почве, который представляет собой, эмбриональную популяцию вида и богатый его генофонд. Из этого запаса пополняется семенной подрост и поддерживается оптимальная плотность популяции. Системы репродукции цветковых растений Арктики, могут обеспечивать не только сохранение и поддержание БР, но и его увеличение. Об этом свидетельствует их исключительная пластичность. Она проявляется: в способности цвести при низких температурах воздуха и почвы; в отсутствии у большинства видов узкой специализации опыления; в способности в неблагоприятных условиях переходить от дихогамии к гомогамии; от хазмогамии к клейстогамии; от аллофилии к автофилии, от энтомофилии к анемофилии; от ксеногамии к идиогамии, в способности к апомиксису, партенокарпии, вивипарии (Ходачек, 1980). Такая пластичность репродуктивных систем цветковых растений в условиях Арктики обеспечивая полиморфизм, создает предпосылки для образования гетерогенных популяций и возможности для сохранения, поддержания биологического разнообразия и его увеличения, так как расширяет возможности гибридизации и симпатрического видообразования, повышает толерантность арктических растений и возможность выживания на самом северном пределе

распространения цветковых растений (в арктических и высокоарктических тундрах). Разнообразие репродуктивных стратегий создает возможности для сохранения и поддержания альфа-, бета- и гамма-разнообразия.

Литература

- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., 1938. С.1–620.
- Ходачек Е.А. Семенная продуктивность арктических растений Западного Таймыра // Структура и функции биогеоценозов Таймырской тундры. Л., 1978. С. 166–197.
- Ходачек Е.А. К вопросу об опылении растений тундровой зоны (Западный Таймыр) // Биогеоценозы Таймырской тундры. Л., 1980. С.105–117.
- Ходачек Е. А. Запас семян в почвах тундр Таймыра и полярных пустынь Северной Земли // Бот.журн. 1985. Т. 70. № 7. С. 896–908.
- Ходачек Е.А. Особенности прорастания семян арктических растений // Бот. журн. 1993. Т.78. № 2. С. 15–27.
- Ходачек Е.А. Роль репродукции в формировании устойчивого растительного покрова в Арктике // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков (тезисы докладов II(X) съезда Русского ботанического общества 26–29 мая 1998, Санкт-Петербург). СПб, 1998. Т. 1. С. 320–321.
- Юрцев, Б.А. Продукционные стратегии и жизненные формы растений // Жизненные формы в экологии и систематике растений: Межвуз. сб. научн. тр. М., 1986. С. 9–23.
- Khodachek E.A. Reproductive strategies of plants in Arctic Environments // Ecosystems research report. 10. Global change and Arctic terrestrial ecosystems. ECSC-ES-EAE. Brussels; Luxembourg, 1995. P. 69–79.
- Khodachek, E.A. Seed reproduction in Arctic environments // Opera Botanica. 132. Copenhagen, 1997. P. 129–136.

ГЕНЕЗИС АНТИПОДАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА ПШЕНИЦЫ

Чабан И. А.

Москва, ВНИИСХБ РАСХН

Антиподальный комплекс (АК) является одной из хорошо развитых и активно функционирующих тканей зрелого зародышевого мешка представителей сем. *Poaceae* (Поддубная-Арнольди, 1976). В зародышевом мешке разных видов пшениц полностью сформированный АК состоит из 5 – 30 клеток с гаплоидным набором хромосом (Батыгина, 1974). Характерной особенностью клеток АК является особый тип дифференцировки, сопровождающийся эндоредупликацией генома и формированием в интерфазных ядрах гигантских («поли-тенных») хромосом (Zhimulev, 1996). Показано, что АК дегенерирует через несколько суток после оплодотворения.

Несмотря на длительную историю изучения, многие аспекты динамики структурно-функциональных преобразований клеток АК на различных стадиях эмбриогенеза остаются не известными. В частности, не определено время начала и конца эндоредупликации ДНК в ядрах клеток АК, детально не прослежены все этапы дифференцировки клеток АК, нет исчерпывающих данных о функциональном значении АК для эмбрионального развития растений.

В работе в качестве модели использовалась гексаплоидная пшеница *Triticum aestivum* L. ($2n=42$) озимого сорта Московская 39.

Были поставлены следующие задачи:

- установить время начала и конца эндоредупликации ДНК в ядрах клеток АК;
- подробно проследить, этапы дифференцировки клеток АК от окончания их пролиферации до включения программы апоптотической гибели;
- получить данные о функциональном значении АК для эмбрионального развития пшеницы.

Семязатки на разных фазах развития извлекали из колоса и фиксировали в 2,5% растворе глутарового альдегида, который максимально сохраняет состояние клеток, близкое к прижизненному. Из семязаток изолировали целые зародышевые мешки. Полученные образцы дегидратировали в этаноле, ацетоне и заключали в эпоксидную смолу (Эпон812) по стандартной методике.

Клетки АК анализировали на тотальных препаратах зародышевых мешков и на дорсовентральных, билатеральных и трансверсальных «полутонких» срезах семяпочек, ориентированных по отношению к бороздке (Батыгина, 1974). Срезы монтировали на предметных стеклах, окрашивали 0,1% водным раствором метиленового синего и заключали в Эпон812.

Детальный анализ полученных препаратов показал, что процесс формирования АК завершается до оплодотворения. После того, как в 8-ядерном зародышевом мешке на обоих его концах в результате цитокинеза поляризуется яйцеклетка, две синергиды и центральная клетка, три клетки халазального полюса (антиподы) располагаются Т-образно, иногда встречается их линейное расположение (рис. 1, а).

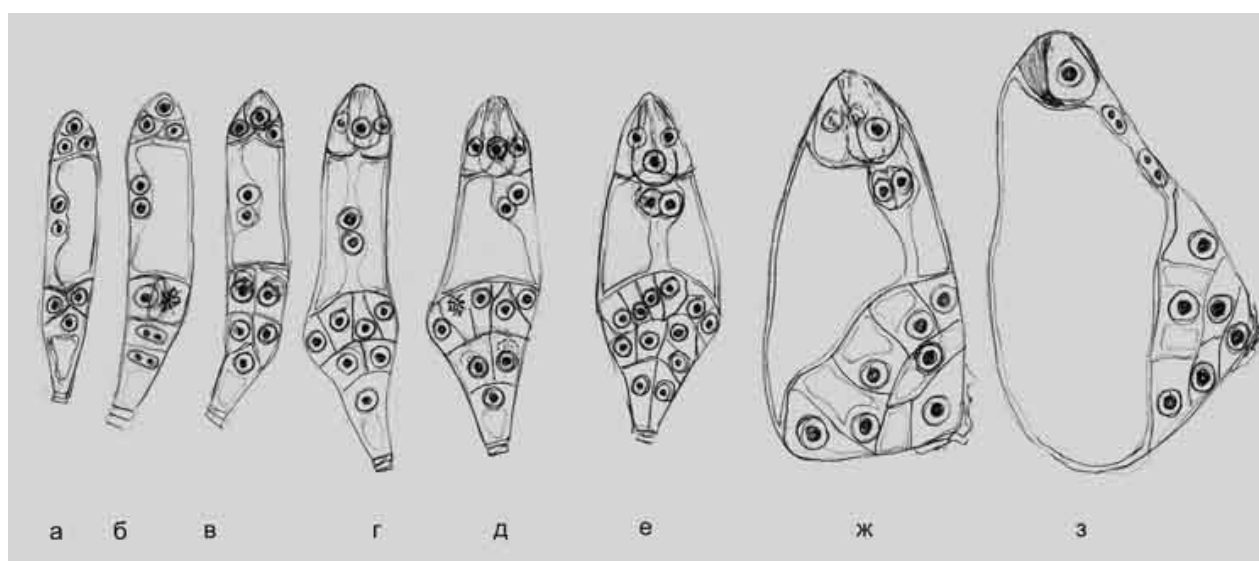


Рис. 1. Схема, иллюстрирующая развитие АК в зародышевом мешке

В это время на срезах, близких к дорсо-вентральным, удастся обнаружить делящиеся клетки антипод (рис. 2). Митозы обнаруживаются не во всех клетках, что свидетельствует об их асинхронном прохождении по циклу. Кроме того, на ранних стадиях формирования АК митозы встречаются в базальных и апикальных клетках, тогда как на более поздних стадиях делятся клетки только апикальной зоны. Этот факт может свидетельствовать о том, что клетки, обращенные к микропиллярному полюсу, претерпевают большее количество делений, чем клетки базальной части. В результате 3 – 4 циклов делений антиподальный комплекс приобретает форму конуса или веера (на дорсально-вентральном срезе), где клетки расположены в 3 яруса (рис. 1 б-г). Нижний базальный ярус граничит с халазальной зоной нуцеллуса и содержит 1 – 3 клетки, средний около 8. Ярус, граничащий с центральной клеткой, содержит не менее 16 клеток. Формирование антиподального комплекса заканчивается одновременно с завершением дифференцировки яйцевого аппарата. Окончательное количество клеток антиподального комплекса сформированного зародышевого мешка пшеницы не превышает 30 (чаще всего в составе АК содержится 25 – 27 клеток). На этом этапе клетки АК теряют способность к пролиферации.

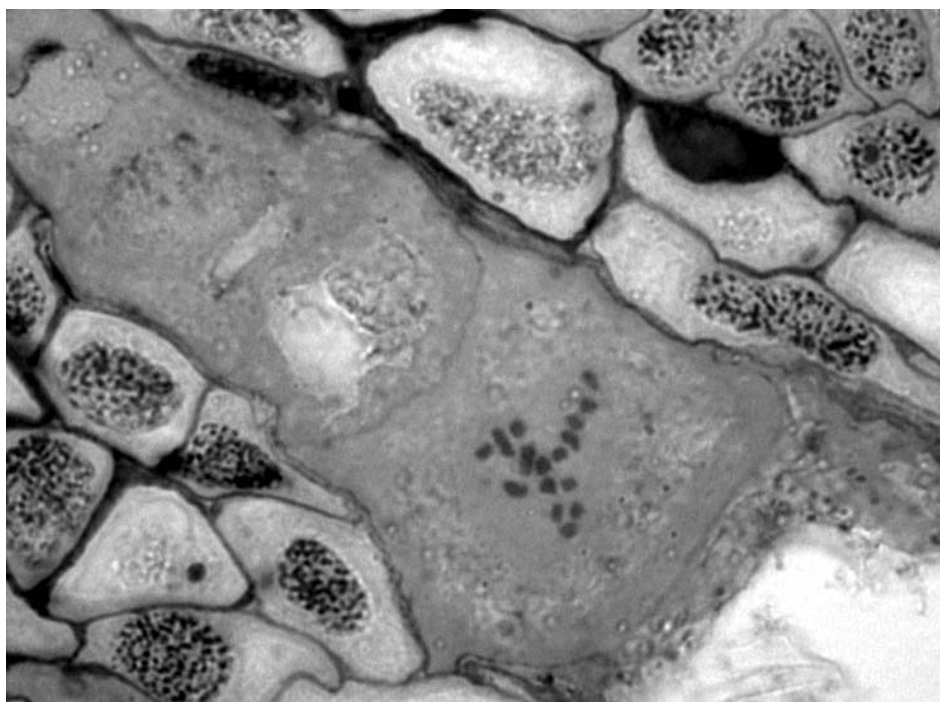


Рис. 2. Митоз в клетке АК

Дальнейшая дифференцировка клеток АК происходит после окончательного поворота семязачки, одновременно с ростом и увеличением зародышевого мешка и всех составляющих его элементов (рис. 1, д, е). Антиподы при этом занимают боковое положение на границе с халазальной зоной нуцеллуса и параллельно бороздке. Антиподальные клетки в связи со значительным разрастанием зародышевого мешка из сжатых уплотненных, становятся округлыми и крупными, их ядра заметно увеличиваются в размерах. Это свидетельствует о том, что процесс эндоредупликации ДНК в ядрах антипод начинается практически сразу после окончания пролиферации. Зрелый, готовый к оплодотворению, зародышевый мешок в 3–4 раза превосходит только что сформированный, а АК в нем занимает примерно четвертую часть всего объема (рис. 1, ж). На продольном (дорсо-вентральном) и на поперечном (трансвентральном) срезах через семязачаток видно, что клетки основного яруса АК, контактирующего с центральной клеткой зародышевого мешка, являются наиболее крупными. В каждой из них содержатся вакуоли, обращенные в сторону центральной клетки зародышевого мешка и крупные ядра, более чем в 2 раза превышающие по диаметру диплоидные ядра клеток нуцеллуса.

Измерение количества ДНК методом цитофотометрии показало увеличение плоидности ядер примерно в 4 раза (по сравнению с гаплоидным набором хромосом).

После оплодотворения и образования эндосперма начинается сопряженный рост всех тканей семязачатка. Параллельно с быстрым разрастанием эндосперма происходит вытягивание в длину клеток антиподального комплекса. Увеличение размеров антипод и их ядер находится в непосредственной зависимости от дальнейшего развития эндоспермального ценоцита, степени его разрастания и скорости деления ядер.

В нормальных зародышевых мешках максимальная степень политенизации ядер антипод, как правило, коррелирует с завершением нуклеарной фазы эндосперма и началом процесса образования клеток. Как показывают данные цитофотометрии, плоидность ядер антипод на этой фазе развития составляет не менее 32 n. В то же время, ядра антиподального комплекса не одинаковы по размерам, а, следовательно, и по содержанию ДНК. В клетках двух ярусов, примыкающих к халазальной зоне нуцеллуса, ядра существенно мельче, чем ядра клеток основного, внутреннего яруса.

К началу формирования клеточной фазы эндосперма включается программа программируемой гибели антипод (рис. 3). Этот процесс сопровождается конденсацией хроматина, распадом ядрышек и выбросом его компонентов в цитоплазму самих антипод, а также в эндосперм (рис. 4). Первыми, как правило, начинают разрушаться антиподы, примыкающие к халазе. Полученные данные позволяют предположить, что продукты распада антиподальных клеток, могут использоваться пролиферирующими клетками эндосперма. Процесс апоптоза антипод обычно растянут по времени до тех пор, пока вся полость зародышевого мешка не заполнится клетками.

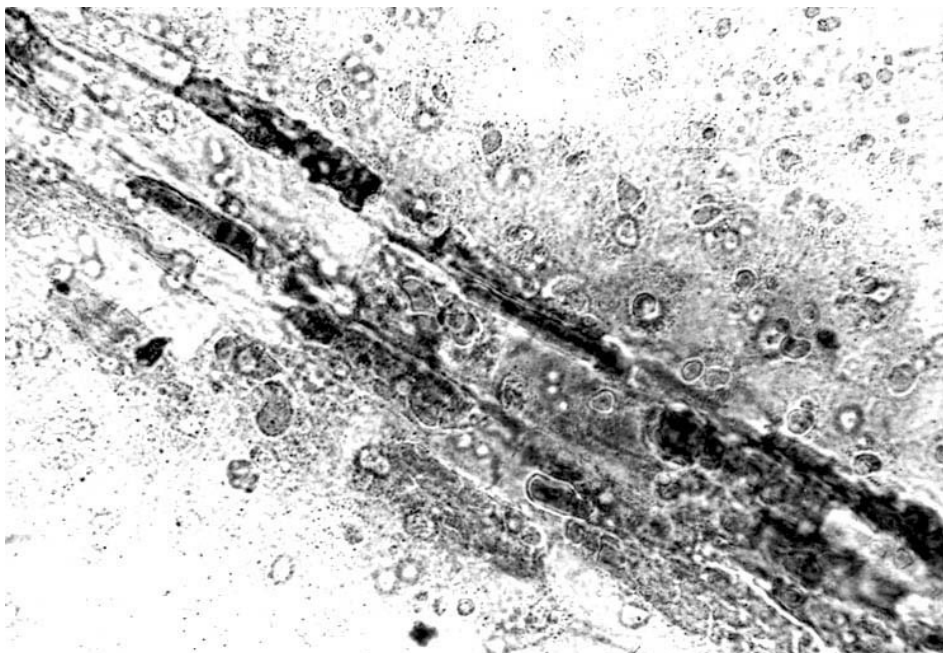


Рис. 3. Апоптоз в клетке АК

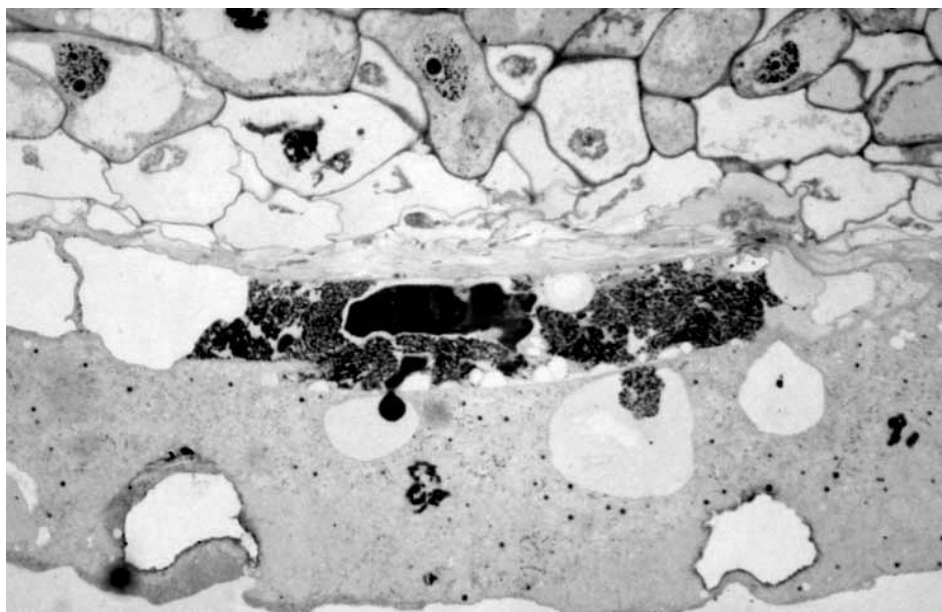


Рис. 4. Перемещение фрагментов хроматина и ядрышкового компонента из ядра клеток АК в клетки эндосперма

В случаях, когда по какой-то причине не происходит оплодотворения, антиподы продолжают существовать длительное время, они не вытягиваются в длину, но увеличиваются в размерах, и в их ядрах формируются гигантские хромосомы (рис. 5). Это означает, что, по крайней мере, начальные этапы дифференцировки антипод индуцируются собственной программой, не зависящей от программы, контролирующей развитие зародыша. В то же время, программа терминальной дифференцировки антипод в неоплодотворенных зародышевых мешках, по-видимому, блокируются. В пользу этого свидетельствуют две группы данных. Во-первых, продукты жизнедеятельности таких антипод не выходят за пределы клеток, накапливаясь в многочисленных мелких вакуолях. Тем самым, нарушается секреторная активность антипод. Во-вторых, в антиподах неоплодотворенного зародышевого мешка не включается программа их апоптотической гибели. По предварительным наблюдениям в этих условиях клетки подвергаются некрозу.

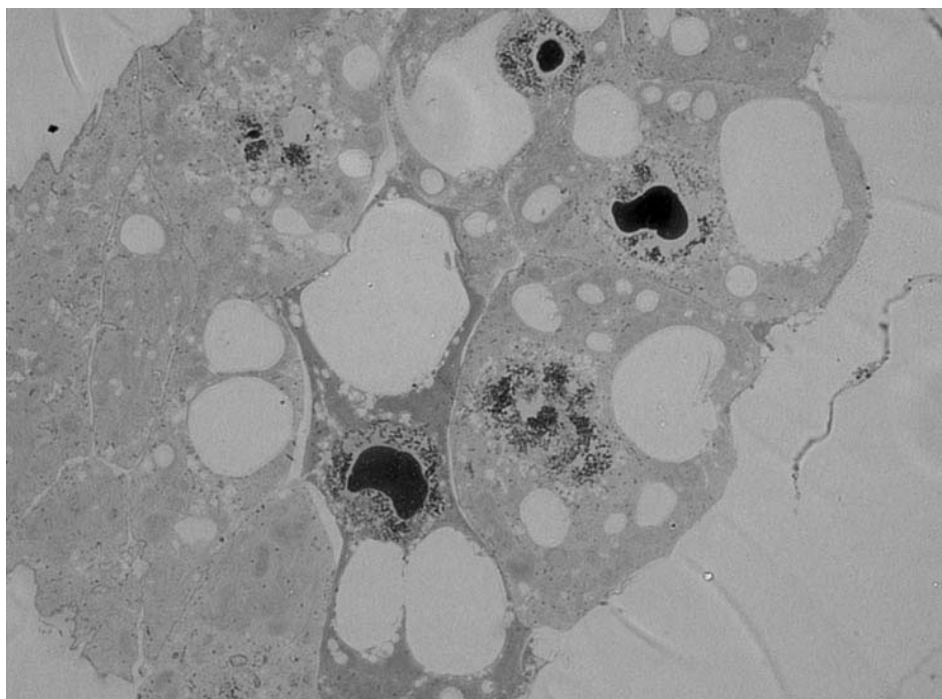


Рис. 5. Клетки АК в неоплодотворенном зародышевом мешке

В целом полученные данные позволяют высказать некоторые соображения о возможном функциональном значении антипод для нормального развития семени.

Поскольку антиподы расположены в непосредственной близости к проводящей системе и отделяют растущий эндосперм от плаценты-халазы, они могут играть роль буферной зоны, контролирующей избирательное поступление веществ из материнских тканей семяпочки и всего растения в зародышевый мешок, как это отмечалось многими исследователями. Наличие крупных вакуолей в клетках антипод на всем протяжении их существования может свидетельствовать о выполнении ими осморегулирующей функции.

Формирование в клетках АК гигантских (политенных) хромосом, несомненно, свидетельствует о высокой метаболической активности этой ткани, скорее всего, необходимой для быстрого и полноценного развития эндосперма, особенно его ценоцитной фазы, которая в значительной степени определяет дальнейшее развитие всей зерновки. Не случайно многие исследователи считают этот этап в развитии семени злаков наиболее критическим, поскольку неоднократно отмечалось, что при аномалиях в развитии антипод или их ранней деградации у гибридов наблюдались нарушения в формировании эндоспермальной ткани, что приводит к щуплости семян.

На наш взгляд, основным назначением антиподального комплекса клеток, характерного для зародышевых мешков пшеницы и других злаков, является обеспечение нормального развития именно нуклеарной фазы эндосперма. Быстро следующие друг за другом деления клеток эндосперма требуют интенсивного синтеза белков цитоплазмы и РНК, что, очевидно, трудно обеспечить ядрам самого эндосперма ввиду относительно коротких интерфазных промежутков. Когда в эндосперме достигается предельное количество ядер, наступает процесс клеткообразования, в результате которого формируется многоклеточная ткань. В ее клетках включается программа синтеза и накопления запасных веществ. В этот период в антиподах включается программа апоптической гибели.

Литература

- Поддубная – Арнольди В.А. Цитозембриология покрытосеменных растений. Основы и перспективы. М., 1976, 507 с.
 Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. Л., 1974. 206 с.
 Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепция. Т. 1. СПб, 1994, 320 с.
 Ризин Б.В., Орлова И.Н. Пшенично-ржаные амфидиплоиды. Л., 1974, 206 с.
 Zhimulev I. F. Morphology and structure of polytene chromosomes // Advances in Genetics. 1996. Vol. 34. P. 1–359.

ЧЕРТЫ СХОДСТВА В РАННЕМ МОРФОГЕНЕЗЕ СПОРАНГИЕВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Шамров И.И.

Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН

У высших растений формируются особые органы спороношения – **спорангии**. Они представлены одно- или многослойной стенкой и спорогенными клетками (материнскими клетками спор), из которых в результате мейоза образуются гаплоидные споры. Спорангии занимают относительно небольшую часть спорофита и располагаются на специализированных спорангиеносных структурах: спорофиллах либо спорангиофорах. Они сгруппированы в виде стробиллов (плауновидные, хвощевидные, голосеменные) или сорусов (папоротниковидные). У мхов спорофит сильно редуцирован и состоит из коробочки (спорангия) на ножке, переходящей в нижней части в «стопу», которая соединяет спорофит с тканями гаметофита. У многих голосеменных мега- и микроспорангии развиваются в женских и мужских шишках, или стробилах (собраниях мега- и микроспорофиллов). Мегаспорангием является нуцеллус у голо- и покрытосеменных, а микроспорангием – гнездо пыльника у покрытосеменных.

Формирование спорангиев может происходить в рамках двух типов (Goebel, 1881): **лептоспорангиатного** (лептоспорангиатные, или настоящие папоротники) и **эуспорангиатного** (большинство высших растений). Правомерность применения термина «эуспорангиатный» для голосеменных и покрытосеменных растений дискутируется (Warming, 1913; Schnarf, 1933; Bower, 1935; Тахтаджян, 1956). У **споровых растений** спорангии возникают на базе **эпидермальных** клеток. Различия между типами касаются числа инициалей и строения стенки сформированного спорангия: при лептоспорангиатном – из одной клетки; стенка спорангия представлена эпидермальным слоем; при эуспорангиатном – за счет нескольких клеток; стенка спорангия обычно многослойная. При лептоспорангиатном типе тапетум возникает из клеток археспория, тогда как при эуспорангиатном – может формироваться из клеток различного происхождения: самого внутреннего слоя стенки спорангия, спорогенной ткани и соматических клеток, прилегающих к ножке спорангия. У псилотовых тапетум как ткань вообще не обнаружена. По мнению L.Brunkener (1973), в спорангиях высших споровых растений обнаруживается стерилизация спорогенной ткани. У *Lycopodium* из клеток базальной соматиче-

ской зоны спорогенной ткани формируется ножка спорангия, а из остальной части – внутренний тапетум и материнские клетки спор. У *Selaginella* тапетум с дистальной стороны имеет спорогенное происхождение. У *Psilotum* и *Tmesipteris* наружная часть спорогенной ткани преобразуется в толстую обкладку из дегенерирующих клеток. У *Equisetum* и *Ophioglossum* из спорогенной ткани формируется как тапетум, так и прилегающие соматические клетки спорангия.

Анализ работ свидетельствует о неодинаковом вкладе клеток, включенных в группы инициалей, в построение областей стенки спорангия. Так, у *Pteris* (лептоспорангиатный тип – Smith, 1938), апикальная пирамидальная клетка, или материнская клетка спорангия, отделяет сначала клетки стенки спорангия с внутренней и латеральных сторон (терминальные дериваты ножки спорангия, по Haupt, 1953). Затем эта клетка делится с образованием периферической клетки, формирующей дистальную часть стенки спорангия, и археспория. Другой пример разного участия инициалей был отмечен при эуспорангиатном типе у *Equisetum*: центральная клетка образует дистальную часть, а латеральные клетки – оставшуюся часть стенки (Smith, 1938). Подобную трактовку можно дать и результатам, полученным Brunkener (1973). У *Psilotum triquetrum* уже с самых ранних стадий в основании делящихся в эпидермальном слое клеток формируются продольные ряды клеток, которые возникают раньше спорогенных клеток и оказываются на последующих стадиях апикальными в этих рядах лишь по положению, а не происхождению. У *Equisetum arvense* и *Ophioglossum vulgatum* хорошо прослеживается неодинаковый вклад инициалей в построение стенки спорангия в ее различных частях. Уже под делящимися инициалами, как центральными, так и латеральными, выделяются группы клеток, на базе которых в дальнейшем формируется стенка спорангия с проксимальной стороны. В результате периклиналичного деления центральной инициали наружу отделяется клетка, дающая дистальную часть стенки спорангия и спорогенную клетку. Латеральные инициали формируют стенку спорангия в латеральных частях.

Мега- и микроспорангии у ряда высших споровых растений на ранних стадиях (до образования материнских клеток спор) развиваются одинаково. Можно предположить, что и у семенных растений при резких существенных морфологических различиях начальные этапы формирования микро- и мегаспорангиев будут сходными.

Данные о генезисе **мегаспорангия голосеменных** растений противоречивы. Одни авторы (Smith, 1910; Schnarf, 1933) высказали предположение, что инициали спорангия и семязачатка в целом закладываются в субэпидермальном слое семенной чешуи. Они полагали, что одна или несколько субэпидермальных клеток делятся периклиналично. Дочерние клетки продолжают делиться как периклиналично, так и антиклиналично, в результате чего наружные производные образуют стенку спорангия, а внутренние – спорогенную ткань. В дальнейшем для ряда голосеменных были показаны разные способы инициации мегаспорангия: только за счет субэпидермальных либо эпидермальных, либо в результате их совместного деления (Fagerlind, 1961, 1971; Brunkener, 1973).

Исследователи, занимавшиеся топографией **мегаспорангия** (нуцеллуса) **покрытосеменных** растений, предлагали называть крассинуцеллятные семязачатки (с многослойным нуцеллусом) эуспорангиатными, а тенуинуцеллятные (с однослойным нуцеллусом) – лептоспорангиатными (Warming, 1913). Однако детальное изучение показало, что нуцеллус по своему развитию (формируется на базе нескольких инициальных клеток) и строению представляет мегаспорангий эуспорангиатного типа. Установлено, что наличие в семязачатке многослойного, долго существующего нуцеллуса является первичным, а возникновение семязачатка с однослойным эфемерным нуцеллусом – вторичным. E. Warming (1878) предложил 3 способа возникновения примордиев семязачатков: за счет периклиналичных делений клеток субэпидермы либо нижележащего слоя, либо одновременных делений клеток субэпидермального и третьего слоев плаценты. Исходя из основных положений теории туники-корпуса, Е.Л.Кордюм (1978) различала 2 группы примордиев семязачатков: в группе А они возникают на плаценте в результате преимущественно антиклиналичных делений клеток двух поверхностных слоев плаценты и периклиналичных и антиклиналичных делений клеток глубжележащих слоев; в группе Б они формируются в результате антиклиналичных делений лишь наружного слоя и периклиналичных клеток второго слоя плаценты. В дальнейшем примордии семязачатков было предложено подразделять на 3- и 2-зонные (Bouman, 1984), что соответствует примордиям семязачатков групп А и Б, по классификации Кордюм.

Во многих работах отмечаются лишь особенности делений клеток в различных слоях плаценты, предшествующие возникновению примордия семязачатка. По нашим данным (Шамров, 1994, 2002), при формировании семязачатков без халазальной зоны нуцеллуса периклиналичные деления клеток происходят в третьем слое плаценты. Лишь в этом случае можно говорить, что эпидермальный и субэпидермальный слои являются едиными для плаценты и примордия семязачатка. У значительного числа таксонов растений активная роль в формообразовательных процессах принадлежит периклиналичным делениям субэпидермального слоя плаценты, за счет которых образуется основная часть семязачатка (нуцеллус, наружная область халазы и фуникулула, иногда интегументы). За счет периклиналичных делений нижележащих слоев плаценты образуется центральная область гипостазы и проводящий пучок, обеспечивающий контакт семязачатка с плацентой. Таким

образом, в результате периклинальных делений клеток субэпидермального и нижележащего слоев плаценты происходит «сдвиг» слоев примордия семязачатка по отношению к исходным слоям плаценты.

По вопросу возникновения **микроспорангия** у **голосеменных** растений до сих пор нет единого мнения. У одних растений выявлено эпидермальное происхождение микроспорангиев, тогда как у других – субэпидермальное (Fagerlind, 1961; Brunkener, 1973). Ряд авторов полагает, что инициали могут располагаться как в эпидерме, так и субэпидерме (Goebel, 1881; Haupt, 1953; Konar, 1960).

Формирование стенки **микроспорангия** (гнезда пыльника) **покрытосеменных** растений обычно описывается в центробежной или центростремительной последовательности за счет деления париетальных клеток, которые образуются при делении археспориальных клеток. Париетальные клетки формируют лишь часть стенки микроспорангия (с наружной, или дистальной, стороны). Считается, что со стороны связника слои микроспорангия образуются из клеток прилегающей меристемы. Существует точка зрения (Carniel, 1961; Якобсон, 1968; Батыгина, 1974), что париетальный слой дифференцируется и с внутренней стороны.

По нашему мнению, первые стадии формирования микроспорангия (порядок деления инициалей и их вклад в построение стенки спорангия) идентичны начальным этапам инициации примордия семязачатка (Шамров, 2006). Все слои микроспорангия, а также спорогенная ткань возникают, как правило, на базе 3 инициальных клеток, дифференцирующихся очень рано в субэпидерме каждого формирующегося микроспорангия. Судьба этих клеток различна: центральная – отделяет внутрь инициаль проксимальной части стенки и наружу археспориальную клетку, из которой возникают спорогенная и париетальная клетки (из последней формируются слои с дистальной стороны); латеральные – образуют латеральные части стенки.

В заключение хотели бы обсудить ряд дискуссионных вопросов по генезису спорангия у высших растений. В большей степени эта проблема сопряжена с использованием термина «археспорий». На ранних стадиях в субэпидермальном слое формирующегося зачатка спорангия выделяются клетки, которые Warming (1873, 1878) описал у покрытосеменных растений как «инициальные (материнские) клетки пыльцы и зародышевого мешка», а Goebel (1880) предложил их назвать «археспорием». Однако стадия развития спорангия, на которой происходит дифференциация археспория, этими авторами и многими последующими исследователями не учитывалась. Все это привело к тому, что во многих работах понятия «инициаль спорангия» и «археспорий» стали отождествляться. Анализируя развитие спорангия по лептоспорангиатному типу, можно видеть, что это различные понятия – от инициали спорангия до дифференциации археспория идут многократные деления клеток и происходит серия процессов. Археспорий в субэпидермальном слое спорангия появляется после того, как закончится отделение слоев клеток стенки спорангия сначала с внутренней и латеральных сторон, а затем с его наружной стороны. При анализе развития спорангиев по эуспорангиатному типу за археспориальными или спорогенными, образующимися на их основе, клетками не признавалась роль в формировании слоев стенки спорангия с дистальной стороны. Считалось, что слои стенки спорангия и археспорий развиваются независимо либо история формирования слоев стенки спорангия начинается только с момента дифференциации клеток археспория в субэпидермальном слое, которые принимались за инициали спорангия. Именно поэтому были введены понятия «первичный археспорий», «вторичный археспорий», «первичная стенка спорангия», «первичный париетальный слой», «вторичный париетальный слой» и была предложена гипотеза «стерилизация спорогенной ткани».

Литература

- Батыгина Т.Б. Эмбриология пшеницы. Л., 1974. 206 с.
- Кордюм Е.Л. Эволюционная цитоэмбриология покрытосеменных растений. Киев, 1978. 219 с.
- Тухтаджян А.Л. Высшие растения. М.;Л., 1956. Т.1. 488 с.
- Шамров И. И. Примордий семязачатка // Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции / Ред. Т.Б.Батыгина. СПб, 1994. Т. 1. С. 132–134.
- Шамров И.И. Нуцеллус семязачатка: происхождение, дифференциация, структура и функции // Бот. журн. 2002. Т.87. № 10. С.1–30.
- Шамров И.И. Морфологическая природа семязачатка и эволюционные тенденции его развития у цветковых растений // Бот. журн. 2006. Т.91. № 11. С.1601–1636.
- Якобсон Л.Я. Развитие пыльников у рододендронов // Изв. АН Латв. ССР. Биология. 1968. № 12. С. 101–109.
- Boutan F. The ovule // Embryology of angiosperms / Ed. by B.M. Johri . Berlin etc., 1984. P.123–157.
- Bower F.O. Primitive land plants also known as the Archegoniatae. London, 1935. 658 p.
- Brunkener L. Beiträge zur Kenntnis der frühen Sporangienentwicklung der Pteridophyten und der Gymnospermen // Svensk Bot. Tidskr. 1973. Bd 67. H.4. S.333–400.
- Carniel K. Das Antherentapetum von *Zea mays* // Österr. Bot. Zeitschr. 1961. Bd 108. H. 1. S. 89–96.
- Fagerlind F. The initiation and early development of the sporangium in vascular plants // Svensk Bot. Tidskr. 1961. Bd 55. H. 2. S.299–312.
- Fagerlind F. The initiation and primary development of the sporangia and sporangial-forming organ systems in the genus *Ephedra* L. // Cellule. 1971. Vol. 68. Fasc.3. P.289–344.

- Goebel K. Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien // Bot. Zeit. 1880. Bd 38. N 32–33. S.545–552, 561–571.
- Goebel K. Beiträge zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte der Sporangien // Bot. Zeit. 1881. Bd 39. N 42–44. S.681–694, 697–706, 713–719.
- Goebel K. Organographie der Pflanzen insbesondere der Archegoniaten und Samenpflanzen. Jena, 1930. Teil 2. S.643–1378.
- Haupt A. W. Plant morphology. New York etc., 1953. 464 p.
- Konar R.N. The morphology and embryology of *Pinus roxburghii* Sar. with a comparison with *Pinus wallichiana* Jack // Phytomorphology. 1960. Vol.10. N 3. P.305–319.
- Schnarf K. Embryologie der Gymnospermen. Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin, 1933. Abt.II. Teil 2. Bd X/2. 304 S.
- Smith F.G. Development of the ovulate strobilus and young ovule in *Zamia floribunda* // Bot. Gaz. 1910. Vol.50. P.128–141.
- Smith G.M. Cryptogamic botany. New York-London, 1938. Vol.2. 380 p.
- Warming E. Untersuchungen über pollenbildende Phyllome und Kaulome // Bot. Abh.Gebiet. Morphologie und Physiologie. 1873. Bd 2. H. 2. S. 1–90.
- Warming E. De l'ovule // Ann. Sci. Natur. Bot. Sér.6. 1878. T. 5. P. 175–266.
- Warming E. Observations sur la valeur systématique de l'ovule // Mindeskr. Japet. Steenstr. København. 1913. T. 24. P. 1–45.

ЦИТОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МИКРОСПОРОГЕНЕЗА У ВИДОВ *CERASUS* (*ROSACEAE*)

Яндовка Л.Ф.¹, Шамров И.И.²

¹Тамбов, Тамбовский государственный университет им. Г.Р. Державина

²Санкт-Петербург, Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Сем. *Rosaceae* включает от 110 до 115 родов и более 3500 видов, распространенных главным образом в умеренных и субтропических областях северного полушария. В семействе выделяют несколько подсемейств, различающихся между собой такими признаками, как строение андроеца, гинецея, плода и семени, основное число хромосом (Гладкова, 1981; Камелин, 2006). К настоящему времени опубликовано значительное число работ по морфологии и эмбриологии как сем. *Rosaceae*, так и его отдельных подсемейств и более мелких таксонов. Одним из таких подсемейств, куда относится и род *Cerasus*, является *Prunoideae* (Тахтаджян, 1966, 1987; Камелин, 2006), или *Amygdaloideae* (Takhtajan, 1997), основное число хромосом которого равно 8 (Гладкова, 1981).

Для подробной характеристики родов и их видов могут быть использованы дополнительные признаки, например, цитологический анализ процессов микроспорогенеза у представителей рода *Cerasus*. Имеющиеся фрагментарные литературные данные, преимущественно прикладного характера, посвящены разным аспектам формирования тетрад микроспор и развития пыльцевого зерна. Изучены особенности прохождения микроспорогенеза и нарушения в ходе его прохождения в связи с низкой фертильностью пыльцевых зерен у ряда сортов и гибридов (Харитонов, 1971; Машкина, 1983; Tâbâcaru, Stefureac, 1986; Назарова, Симонова, 1989; Furusawa, Vucovac, 1989; Машкин, 1994 и др.).

Указанные выше причины послужили отправной точкой для исследования микроспорогенеза у представителей нескольких видов, относящихся, согласно Н.Н.Цвелеву (2000), к двум родам – *Cerasus* Mill. (*Cerasus fruticosa* – вишня степная, *C. vulgaris* – вишня обыкновенная и *C. avium* – черешня) и *Microcerasus* M. Roem. (*M. tomentosa* – вишня войлочная). Изученные виды наиболее широко распространены в ЦЧЗ России. Использовали давленные препараты, окрашенные ацето-гематоксилином (Топильская и др., 1975).

Микроспорогенез у вишни степной ($2n=32$), вишни обыкновенной ($2n=32$), черешни ($2n=16$) и вишни войлочной ($2n=16$) протекает в целом сходно. В ряде случаев имеется асинхронность в делениях микроспороцитов в одном и том же пыльнике — от профазы I до телофазы II. Тетрады микроспор и микроспороциты на заключительных фазах мейоза располагаются по периферии, тогда как микроспороциты на ранних стадиях развития – в центре гнезда пыльника.

В распределении хроматина установлены аномалии в анафазе I, анафазе II и во время цитокинеза при образовании диад и тетрад микроспор. В зависимости от частоты, нарушения были разделены на 2 группы: типичные (наиболее часто встречающиеся) и нетипичные (редко встречающиеся).

Типичные нарушения в разном сочетании были найдены у всех изученных растений. В *метафазе I* (МI) обнаружены униваленты и биваленты, лежащие вне метафазных пластинок. В *анафазе I* (AI) в процессе расхождения хромосом к полюсам выявлены отстающие и забежавшие униваленты, асинхронное и численно неравномерное расхождение хромосом к полюсам. Отстающие при расхождении отдельные хромосомы или их группы в *телофазе I* (TI) формируют в материнских клетках микроспор различающиеся по размерам микроядра (обычно 1–2) либо подтягиваются к полюсам. Наиболее частым нарушением в *метафазе II* (MII) была дезориентация и аномальное расположение хромосом за пределами метафазных пластинок. У растений вишни степной и черешни в MII отмечена также неравная величина групп хромосом. В *анафазе II* (AII) наблюда-

ли задержку хромосом в экваториальной области, отставание и забегание вперед, выбросы хромосом за пределы веретена деления, неравномерное распределение хромосом. На стадии *телофазы II* (ТII) обнаружены: клетки с разным числом ядер (больше 4 ядер – у всех изученных видов, меньше 4 ядер – у вишни обыкновенной и вишни степной); клетки с микроядрами, образовавшимися в результате ошибок при распределении хромосом между дочерними клетками мейоцитов на предыдущих стадиях мейоза (у всех видов). У черешни в ТII достаточно часто вокруг микроядер обособляется участок цитоплазмы и впоследствии формируются микроспоры (как правило, меньшего размера). Нарушения на *стадии образования тетрад*: формирование пентад и гексад – у черешни и вишни войлочной либо пентад, гексад и гептад – у вишни степной и вишни обыкновенной; наличие 1 или 2 микроядер в одной из микроспор тетрады – у черешни. Следует отметить, что большинство микроядер к стадии образования тетрад не выявляются, что, по-видимому, объясняется их лизисом. В связи с нарушениями в ходе редукционного деления происходит неравномерное распределение ядерного материала в конце мейоза. Часто величина и форма микроспор в тетрадах различаются.

Частота нарушений во время микроспорогенеза у *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium* и *Microcerasus tomentosa*

Вид	Число клеток на разных стадиях микроспорогенеза																	
	MI			AI			TI			MII			AII			TII		
	Всего, шт.	С нарушениями		Всего, шт.	С нарушениями		Всего, шт.	С нарушениями		Всего, шт.	С нарушениями		Всего, шт.	С нарушениями		Всего, шт.	С нарушениями	
		шт.	%		шт.	%		шт.	%		шт.	%		шт.	%		шт.	%
<i>Cerasus fruticosa</i>	629	257	40,86 ± 2,0	720	403	55,97 ± 1,8	360	162	45,00 ± 2,6	663	318	47,96± 1,9	600	288	48,00± 2,0	729	517	70,91 ±1,7
<i>Cerasus vulgaris</i> (сорт Влади- мирская)	571	101	17,69 ± 1,6	524	57	10,88 ± 1,4	555	58	10,45 ± 1,3	565	50	8,85 ± 1,2	454	53	11,67± 1,5	614	84	13,68 ±1,4
<i>Cerasus avium</i> (сорт Родина)	336	127	37,80 ± 2,6	399	109	27,32 ± 2,2	345	48	13,91 ± 1,9	722	303	41,97± 1,8	702	322	45,87± 1,9	860	464	53,95 ±1,7
<i>Microcer asus tomentosa</i>	285	42	14,74 ± 2,1	471	67	14,23 ± 1,6	486	37	7,61 ± 1,2	399	44	11,03± 1,6	501	50	9,98 ±1,3	570	60	10,53 ±1,3

Нетипичные нарушения мейоза в ряде случаев являются таксоноспецифичными. Отмечено явление цитомиксиса, которое было обнаружено у вишни обыкновенной (PI, MII и стадия образования тетрад), черешни (PI, AII и TII) и вишни степной (MI и AI). Из других нетипичных нарушений следует отметить появление на стадии AI выбросов бивалентов за пределы веретена деления у вишни степной и вишни обыкновенной; образование мостов между неразошедшимися к полюсам хромосомами у черешни. На стадии TI выявлено наличие 3 и более микроядер разной величины у вишни обыкновенной. На стадии AII хромосомные мосты и неравные по числу группы хромосом обнаружены у черешни, вишни обыкновенной и вишни степной. Большое число микроядер (до 8–9) на стадии TII отмечено у всех видов. На стадии образования тетрад может формироваться иное число микроспор: диады, триады (вишня войлочная, вишня обыкновенная, черешня) и октады (вишня степная).

Частота нарушений на разных стадиях мейоза изученных видов неодинаковая. Как следует из таблицы, у вишни степной частота клеток с нарушениями при делении ядер достаточно высокая. При переходе от метафазы I к анафазе I эта величина возрастает (от 41 до 56%), однако к концу первого деления мейоза заметно снижается (45%). Во втором делении мейоза она опять увеличивается, достигая максимальных значений в телофазе II (71%). К моменту образования тетрад хроматин, выброшенный за пределы веретена деления, по-видимому, лизирует, о чем свидетельствуют более низкие значения числа аномальных тетрад (20%).

У вишни обыкновенной частота клеток с нарушенным делением ниже, чем у вишни степной. Более всего эта величина (18%) характерна для MI. Частота нарушений на заключительных стадиях первого и всех фазах второго деления составляет 9–14%. Однако во время образования тетрад происходит резкое увеличение количества аномальных клеток до 22%.

Частота нарушений на разных стадиях мейоза у черешни достаточно сильно различается. Первое деление мейоза характеризуется относительно высоким процентом нарушений в MI (38%) и снижением этой величины к концу деления (в TI – 14%). В начале второго деления мейоза частота клеток с нарушениями возрастает (42%), достигая максимальных значений к концу II деления (54%). Следует отметить, что на стадии образования тетрад процент клеток с нарушениями составляет лишь 14%.

Вишня войлочная, как и вишня обыкновенная, характеризуется невысокой частотой аномальных клеток во время делений мейоза. На начальных стадиях первого деления (в МI и AI) эта величина равна 14%, а на заключительной стадии еще ниже (в ТI–7,6%). Второе деление мейоза также характеризуется низкой частотой нарушений (от 11,0% в метафазе II до 10,5% в телофазе II). На стадии образования тетрад происходит резкое увеличение частоты аномальных клеток до 20,5%.

Таким образом, у *Cerasus fruticosa*, *C. vulgaris*, *C. avium* и *M. tomentosa* выявлены типичные и нетипичные нарушения, касающиеся поведения хромосом в ходе микроспорогенеза. Типичные нарушения связаны с распределением хроматина. Отставание, забегание вперед, выбросы хромосом за пределы веретена деления и неравномерное расхождение хромосом к полюсам, приводящие к образованию микроядер и нарушениям при образовании диад и тетрад микроспор (образовавшиеся клетки могут различаться по размерам, а их число может быть более четырех), имеются у всех изученных видов. Нетипичные нарушения мейоза являются таксоноспецифичными: стадии мейоза, на которых обнаружено явление цитомиксиса, у разных видов различаются; выбросы бивалентов за пределы веретена деления имеются только у вишни степной и вишни обыкновенной; хромосомные мосты – у черешни; диады и триады – у всех изученных видов, кроме вишни степной, а формирование октад – только у вишни степной.

Установлена разная частота клеток с типичными нарушениями во время деления у представителей разных видов. Вишня степная характеризуется увеличением частоты аномальных клеток в середине I деления мейоза и ее снижением к концу I деления; максимальное увеличение частоты клеток с нарушенным делением наблюдается в конце мейоза – на стадии ТII. Наибольшая частота клеток с нарушениями у вишни обыкновенной выявляется в начале первого деления; отклонения на остальных стадиях мейоза незначительны. У черешни самые высокие значения частоты нарушений отмечены в метафазе I; к концу мейоза I эта величина снижается. Во втором делении мейоза у черешни имеется достаточно высокий процент нарушений, который достигает максимальных значений в телофазе. Вишня войлочная характеризуется снижением частоты клеток с нарушениями в телофазе I и незначительным повышением этой величины во втором делении мейоза.

Следовательно, у всех изученных видов в конце первого деления мейоза происходит уменьшение количества клеток с нарушениями. В то же время, к окончанию телофазы II у видов рода *Cerasus* происходит увеличение частоты нарушений, которое можно объяснить накоплением в цитоплазме клеток выброшенного за пределы веретена деления хроматина; у вида рода *Microcerasus* частота нарушений к концу мейоза не увеличивается, что объясняется частичным подтягиванием хромосом к концу телофазы II. Стадия образования тетрад также сопровождается разной частотой клеток с нарушениями у разных видов. На стадии тетрад у вишни степной и черешни снижается частота аномальных клеток, тогда как у вишни обыкновенной и вишни войлочной – повышается. Следовательно, каждый вид имеет свои характерные особенности прохождения стадий микроспорогенеза. Цитологический анализ микроспорогенеза может стать дополнительным признаком к общепринятым характеристикам видов.

Литература

- Гладкова В.Н. Семейство розовые, или розоцветные // Жизнь растений. М., 1980. Т.5. Ч.2. С. 175–187.
- Машкин С. И. Цитогенетический анализ спонтанных и искусственных гибридов и аллополиплоидов *Cerasus* // Генетика. 1994. Т. 30 (прил.). С. 98.
- Машкина О.С. Изучение мейоза при микроспорогенезе и гаплоидного митоза в пыльце у черешни и вишни степной в связи с прогнозированием результатов гибридизации // Цитология и генетика. 1983. Т.17. № 3. С. 32–36.
- Назарова М. Н., Симонова О. Л. Мейоз при микроспорогенезе и качество пыльцы у вишни войлочной // Сб. науч. тр. «Отдаленная гибридизация и полиплоидия в селекции растений». Воронеж, 1989. С. 58–61.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. Л., 1966. 611 с.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
- Топильская Л. А., Лучникова С. В., Чувашица Н. П. Изучение соматических и мейотических хромосом смородины на ацето-гематоксилиновых давленных препаратах // Бюл. науч. инф. ЦГЛ им. Мичурина. Мичуринск, 1975. Вып. 22. С. 58–61.
- Харитонов Е. Н. Цитологические исследования косточковых // Тр. ЦГЛ им. Мичурина. Мичуринск, 1971. Т. 12. С. 188–204.
- Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений северо-западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб. 2000. С.460–461.
- Furicawa Y., Viscovac M. J. Embryo sac development in sour cherry during the pollination period as related to fruit set // Hort Sci. 1989. Vol. 24. N 6. P. 1005–1008.
- Tâbăcaru C D., Ștefureac T. J. L'embryogenèse chez certaines sortes de griottiers (*Prunus cerasus* L.) // Rev. Roum. Biol. Ser. Biol. Végét. 1986. T. 31. N 1. P. 19–22.
- Takhtajan A. Diversity and classification of flowering plants. New York, 1997. 643 p.

СОДЕРЖАНИЕ

СЕКЦИЯ СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА

ПОДСЕКЦИЯ СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ

Бадмаева Н.К., Буинова М.Г. МОРФО-АНАТОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА <i>LEYMUS RACEMOSUS</i> (LAM.) TZVELEV SUBSP. <i>CRASSINERVIUS</i> (KAR. ET KIR.) TZVELEV В ОНТОГЕНЕЗЕ	5
Барыкина Р.П., Луферов А.И. ВОЗРАСТНАЯ И ЯРУСНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ НОДАЛЬНОЙ АНАТОМИИ В СЕМЕЙСТВЕ ЛЮТИКОВЫХ (<i>RANUNCULACEAE</i>)	7
Бердибаева Д.Б. КСЕРОМОРФНЫЕ ПРИЗНАКИ В СТРОЕНИИ СТЕБЛЯ ЗЛАКОВ ПУСТЫНИ КЫЗЫЛКУМ	8
Бобров А.В., Романов М.С., Меликян А.П. СТРУКТУРА ПЛОДОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ <i>RHAPIS</i> L. FIL. (<i>ARECACEAE</i> — <i>CORYPHOIDEAE</i>)	10
Бойко Э.В. СЕМЕННАЯ КОЖУРА ПЛОДОВ СЕМЕЙСТВА <i>ASTERACEAE</i>	13
Бондаренко О.В., Блохина Н.И. ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ДРЕВЕСИНЫ <i>LARIX CAJANDERI</i> (<i>PINACEAE</i>)	16
Величкин Э.М., Панасенко Н.Н., Аверина М.Э., Сафенкоев И.Б. АНАТОМИЯ РАХИСА У ВИДОВ <i>DRYOPTERIS</i> ADANS., <i>GYMNOCARPUM</i> NEWM., <i>POLYSTICHUM</i> ROTH В ЦЕЛЯХ ИХ ДИАГНОСТИКИ И СИСТЕМАТИКИ	18
Гаврилова В.А., Соколова Е.А., Яковлева Е.А. МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПОБЕГА КОРОТКОСТЕБЕЛЬНЫХ ФОРМ ПОДСОЛНЕЧНИКА (<i>HELIANTHUS ANNUUS</i> L.)	21
Гаврилова О.А. МОРФОЛОГИЯ КРИПТОПОРОВЫХ И ТРЕХБОРОЗДНО-ОРОВЫХ ПЫЛЬЦЕВЫХ ЗЕРЕН ВИДОВ РОДА <i>TETRACERA</i> (СЕМ. <i>DILLENIACEAE</i>)	23
Глазунова К.П. СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ НЕКТАРНИКА В ЦВЕТКАХ ФАКУЛЬТАТИВНО-АПОМИКТИЧЕСКИХ МИКРОВИДОВ ГРУППЫ <i>ALCHEMILLA VULGARIS</i> L. S. L. (<i>ROSACEAE</i>)	27
Державина Н.М. ТИПЫ АНАТОМИИ ВАЙИЙ ПАПОРОТНИКОВ И ВОЗМОЖНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИХ СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ЭВОЛЮЦИИ	29
Еремин В.М., Копанина А.В. АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ ВИДОВ РОДА <i>QUERCUS</i> L. (<i>FAGACEAE</i> DUMORT.), ОБИТАЮЩИХ НА САХАЛИНЕ И КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВАХ	31
Ефремов А.Н. СЕКРЕТОРНЫЕ ТКАНИ ГИНЕЦЕЯ <i>STRATIOTES ALOIDES</i> L. (<i>HYDROCHARITACEAE</i> JUSS.)	33
Жемчужова И.В., Галкин М.А. АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА <i>POLYGALA</i> L., ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИИ СЕВЕРНОГО КАВКАЗА	36
Жукова О.В., Загайнова Е.С., Готов Н.В. ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФОРМЫ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ <i>ALCHEMILLA GRACILIS</i> ORIZ В ЭКОЛОГИЧЕСКИ КОНТРАСТНЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ	37
Иванов А.М. МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ПРИРОДА СПОРОФИЛЛА АНТОФИТОВ	41
Иванова А.Н., Муравник Л.Е., Шевчук С.В. РАЗНООБРАЗИЕ СЕКРЕТОРНЫХ СТРУКТУР У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА <i>ERICACEAE</i>	42
Костина О.В., Муравник Л.Е. ЖЕЛЕЗИСТЫЕ ВОЛОСКИ ПРИЛИСТНИКОВ <i>GALIUM APARINE</i> (<i>RUBIACEAE</i>): МОРФОЛОГИЯ, УЛЬТРАСТРУКТУРА И ГИСТОХИМИЯ	45
Котина Е. Л. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА <i>ARALIACEAE</i>	47
Кравцова Т.Н., Меликян А.П. СТРОЕНИЕ ПЛОДА <i>LOZANELLA ENANTIOPHYLLA</i> (D.SM.) KILLIP & MORTON (<i>URTICALES</i>) В СВЯЗИ С ТАКСОНОМИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ РОДА	50
Круглов Д.С., Ханина М.А. МИКРОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА <i>PULMONARIA</i> L.	53
Матюхин Д.Л. ПОЛИМОРФИЗМ ЛИСТЬЕВ В РОДАХ <i>SHAMAEUCYPARIS</i> SPACH И <i>THUJA</i> L.: СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ	55
Меликян А.П., Романов М.С., Бобров А.В. СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ РОДА <i>CAMELLIA</i> L. (<i>THEACEAE</i>)	56
Муравник Л.Е., Шаварда А.Л. ПЕЛЬТАТНЫЕ ТРИХОМЫ ПЕРИКАРПИЯ У <i>PTEROCARYA RHODIFOLIA</i> (<i>JUGLANDACEAE</i>): МОРФОЛОГИЯ, УЛЬТРАСТРУКТУРА, ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ВТОРИЧНЫХ МЕТАБОЛИТОВ	59

Нуралиев М.С., Оскольский А.А. СТРОЕНИЕ И РАЗВИТИЕ ЦВЕТКА <i>TUPIDANTHUS CALYPTRATUS</i> И БЛИЗКИХ К НЕМУ ВИДОВ <i>SCHEFFLERA</i> И ИХ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ ПОНИМАНИЯ ПУТЕЙ ПРОИСХОЖДЕНИЯ ПОЛИМЕРНОГО ЦВЕТКА В СЕМЕЙСТВЕ <i>ARALIACEAE</i>	61
Озерова Л.В., Тимонин А.К. УНИФАЦИАЛЬНЫЕ И СУБУНИФАЦИАЛЬНЫЕ ЛИСТЬЯ КРЕСТОВНИКОВ НЕ СВЯЗАНЫ «ЗАКОНОМ ВАРЬИРУЮЩИХ ПРОПОРЦИЙ»	64
Паутов А. А., Яковлева О. Б., Сапач Ю. О. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ ПЕРИСТОМАТИЧЕСКИХ КОЛЕЦ В ЭПИДЕРМЕ ЛИСТА ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ	67
Полева С. В., Золала Х. ОСОБЕННОСТИ ПАЛИНОМОРФОЛОГИИ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА <i>SAMPANULACEAE</i> S.L.	69
Реимова Г.Е. О МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКАХ ЦВЕТКА <i>ALLIUM OSCHANINI</i> (SEC. СЕРА, <i>ALLIACEAE</i>)	72
Романова М.А., Науменко А.Н., Евкайкина А.И. СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ АПИКАЛЬНОЙ МЕРИСТЕМЫ НЕСЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ ОПРЕДЕЛЯЮТСЯ ОРГАНОГЕННОЙ РИТМИКОЙ И НЕ ВЛИЯЮТ НА ОСОБЕННОСТИ АПИКАЛЬНОГО МОРФОГЕНЕЗА	74
Романов М.С., Бобров А.В., Романова Е.С. АНАТОМИЯ ПЕРИКАРПИЯ <i>ANAXAGOREA</i> A. ST.-HIL. (<i>ANNONACEAE</i>)	76
Сорокин А.Н. СТРОЕНИЕ СЕМЯН И СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ РОДА <i>KETELEERIA</i> CARRIERE (<i>PINACEAE</i>)	79
Трусов Н.А., Сазонова Л.И. НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ ПРИСЕМЯННИКОВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДОВ <i>EUONYMUS</i> L. И <i>CELASTRUS</i> L. (<i>CELASTRACEAE</i> R. BR.)	81
Филоненко А.В., Пескова И.М. СРАВНИТЕЛЬНАЯ КАРПОЛОГИЯ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА <i>DIPLOPTERYS</i> A. JUSS. (<i>MALPIGHIACEAE</i>)	83
Хасаева З.Б., Асадулаев З.М., Залибеков М.Д. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ПЛОДОВ <i>CORYLUS COLURNA</i> L. В ДАГЕСТАНЕ	86
Шорина Н.И. ВЛИЯНИЕ АНГИОСПЕРМЦЕНТРИЗМА НА ПРЕПОДАВАНИЕ БОТАНИКИ	89
Яковлева О.В. ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ СЛИЗЕПРОИЗВОДЯЩИХ КЛЕТОК И ИХ ВЗАИМОСВЯЗЬ С ДРУГИМИ СТРУКТУРАМИ ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ	91
ПОДСЕКЦИЯ ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ	
Антонова И.О., Белова О.А. К ВОПРОСУ О ВЫДЕЛЕНИИ АРХИТЕКТУРНЫХ ЕДИНИЦ КРОНЫ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ УМЕРЕННОЙ ЗОНЫ	94
Безделева Т.А., Ван Г.В. ПРЕДВАРИТЕЛЬНЫЙ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ ХРЕБТА МЯО-ЧАН (ХАБАРОВСКИЙ КРАЙ)	96
Безр А.С., Барыкина Р.П. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ПОЛЫНЕЙ, ИХ ВЗАИМООТНОШЕНИЯ И НАПРАВЛЕНИЯ ЭВОЛЮЦИИ	98
Бобров Ю.А. ВТОРАЯ ЛИНИЯ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ В СЕМ. ВЕРЕСКОВЫЕ (<i>ERICACEAE</i>)	100
Вишницкая О. Н., Савиных Н. П. СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА БИОМОРФ НЕКОТОРЫХ СПЛАВИНООБРАЗУЮЩИХ ГИГРОГЕЛОФИТОВ	103
Ермошкин А.В. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ СКАЛ И КАМЕНИСТЫХ СКЛОНОВ СРЕДНЕГО И НИЖНЕГО АМУРА	105
Жданова С.О., Савиных Н.П. ПОЧКИ ВОЗОБНОВЛЕНИЯ ВИНОГРАДА ДЕВИЧЬЕГО ПЯТИЛИСТОЧКОВОГО (<i>Partenocissus quinquefolia</i> (L.) PLANCH.)	107
Калинкина В.А. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ <i>TRIFOLIUM LUPINASTER</i> L. НА ТЕРРИТОРИИ ЮЖНОГО ПРИМОРЬЯ	110
Колдаева М.Н. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ РАСТЕНИЙ СКАЛЬНОЙ ФЛОРЫ ЮГА ПРИМОРСКОГО КРАЯ	112
Коровкин О.А. СТРУКТУРА ПОБЕГОВОЙ СИСТЕМЫ КЛОНОВ СТОЛОНООБРАЗУЮЩИХ РАСТЕНИЙ	114
Курченко Е.И. МОДУЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ЗЛАКОВ И ВОПРОСЫ СИСТЕМАТИКИ	117
Мазеина Е.В., Савиных Н.П. О ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЕ ТУРЧИ БОЛОТНОЙ	120
Мазуренко М.Т. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ОСОБЕННОСТИ МОДУЛЕЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ	123
Недосеко О.И., Трифонова С.Н. НОВЫЕ МЕСТОНАХОЖДЕНИЯ ИВЫ ВИНОГРАДОВА (<i>SALIX VINOGRADOVII</i> A. SKVORTS.) В ПРЕДЕЛАХ НИЖЕГОРОДСКОЙ ОБЛАСТИ, ЕЕ БИОЛОГО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ И ПОБЕГОВАЯ СТРУКТУРА ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ	125
Николаева Н.Н., Запезалова Д.С. СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОДНОЛЕТНИХ СЕЯНЦЕВ БЕРЕЗЫ	128
Петрова С.Е., Барыкина Р.П. ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ НЕКОТОРЫХ ВОСТОЧНОЕВРОПЕЙСКИХ ЗОНТИЧНЫХ	131

Полозова Т.Г. ПОДУШКОВИДНЫЕ РАСТЕНИЯ ЧУКОТСКОЙ ТУНДРЫ	132
Прокопьева Л.В., Глотов Н.В. ФОРМИРОВАНИЕ И РАЗВИТИЕ ПАРЦИАЛЬНЫХ КУСТОВ <i>VACCINIUM VITIS-IDAEA</i> L. НА НАЧАЛЬНЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА	135
Савиных Н.П., Мальцева Т.А. ПОБЕГОВАЯ СИСТЕМА НЕКОТОРЫХ ПРИБРЕЖНО-ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ С ПОЗИЦИЙ МОДУЛЬНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ	138
Силаева Ж.Г., Державина Н.М., Ковынева С.В. ОНТОГЕНЕЗ И ФАЗЫ МОРФОГЕНЕЗА СПОРОФИТА <i>POLYPODIUM VIANEI</i> SCHMAKOV	141
Степанова А.В., Оскольский А.А. СТРОЕНИЕ ВТОРИЧНОЙ КСИЛЕМЫ ЭПИГЕОГЕННЫХ КОРНЕВИЩ НЕКОТОРЫХ ТРАВЯНИСТЫХ ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ	144
Фатьянова Е.В., Антонова И.С. РАЗВИТИЕ ФОРМЫ КРОНЫ <i>DIOSPYROS LOTUS</i> L. НА ОСНОВЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ РАЗНЫХ ТЫПОВ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ	146
Цуцупа Т.А. СТАНОВЛЕНИЕ БИОМОРФЫ <i>HIPPOCREPIS EMERUS</i> (L.) LASSEN SUBSP. <i>EMEROIDES</i> (BOISS. ET SPRUNER) LASSEN В ПРОЦЕССЕ ОНТОГЕНЕЗА	149
Шабалкина С.В., Савиных Н.П. ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ У ВОДНОЙ ФОРМЫ <i>RORIPPA AMPHIBIA</i> (L.) BESS	152
м	
ПОДСЕКЦИЯ ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ	
Бажина Е.В. ОСОБЕННОСТИ МОРФОСТРУКТУРЫ КРОНЫ ДЕРЕВЬЕВ ПИХТЫ СИБИРСКОЙ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ ГОР ЮЖНОЙ СИБИРИ	155
Баранова Е.Н., Гулевич А.А. ЭФФЕКТ ЗАЩЕЛАЧИВАНИЯ НА СТРУКТУРНУЮ ОРГАНИЗАЦИЮ ЯДЕР И ЯДРЫШЕК КЛЕТОК ПОБЕГОВОЙ И КОРНЕВОЙ МЕРИСТЕМЫ ПШЕНИЦЫ ПРИ ПРОРАСТАНИИ	158
Бойко Т.А. ИНТЕГРИРОВАННЫЙ ПОДХОД К ПРОЦЕССУ МИКОРИЗООБРАЗОВАНИЯ	161
Бутник А.А., Нигманова Р.Н. ОНТОГЕНЕЗ РАСТЕНИЙ КАК ОБЪЕКТ МОНИТОРИНГА ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ В АРИДНОЙ ЗОНЕ	163
Васильев Б.Р., Диалло Т.И., Васильева Б.А., Телепова-Тексье М.Н. СТРОЕНИЕ И ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИСТА <i>ABELMOSCHUS CAILLEI</i> (A. CHEV.) STEVELS В ГВИНЕЕ	166
Веселкин Д.В. ФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ СОПРЯЖЕННОСТЬ МЕЖДУ МОРФОЛОГИЧЕСКИМИ ПРИЗНАКАМИ И УРОВНЕМ МИКОРИЗАЦИИ КОРНЕВЫХ СИСТЕМ ВСХОДОВ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ	168
Вознесенская Е.В., Котеева Н.К., Эдвардс Д. ВЛИЯНИЕ СВЕТА НА СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ХЛОРЕНХИМЫ И ЭКСПРЕССИЮ ОСНОВНЫХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ В СЕМЯДОЛЯХ C ₄ ВИДОВ С РАЗНЫМ ТИПОМ АНАТОМИИ	171
Герлинг Н.В. ВАРИАБЕЛЬНОСТЬ МОРФОСТРУКТУРЫ <i>JUNIPERUS SIBIRICA</i> BURGD. НА ЗАПАДНОМ МАКРОСКЛОНЕ СЕВЕРНОГО УРАЛА	173
Демченко К.Н., Цыганов В.Е., Демченко Н.П., Борисов А.Ю. СТРУКТУРНЫЕ И ГЕНЕТИЧЕСКИЕ МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПРИМОРДИЕВ КОРНЕВЫХ КЛУБЕНЬКОВ С НЕДЕТЕРМИНИРОВАННЫМ ТИПОМ РАЗВИТИЯ	176
Демченко Н.П., Калимова И.Б. ВЛИЯНИЕ НИКЕЛЯ НА ПРОЦЕССЫ МОРФОГЕНЕЗА КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ	179
Дорджиева В.И. ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА И СТРОЕНИЕ ВЕГЕТАТИВНОГО ГОДИЧНОГО ПОБЕГА КАМФОРΟΣМЫ МОНПЕЛИЙСКОЙ (<i>CAMPOROSMA MONSPELACUM</i> L.)	182
Евстюгин А.С. ОСОБЕННОСТИ ФИЗИОЛОГИИ И МОРФОЛОГИИ ХВОИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ В УСЛОВИЯХ РАЗНЫХ ТИПОВ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ СРЕДЫ	183
Жалдак С.Н. ОЦЕНКА ВЛИЯНИЯ СТЕПЕНИ ЗАСОЛЕНИЯ ПОЧВЫ НА КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ УСТЬИЧНОГО КОМПЛЕКСА <i>SALICORNIA EUROPAEA</i> L.	185
Жапакова У.Н., Бутник А.А., Ашурметов О.А., Матюнина Т. Е. АДАПТИВНЫЕ ПРИЗНАКИ РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП ПУСТЫНИ КЫЗЫЛКУМ	187
Жуйкова Т.В., Безель В.С. ХАРАКТЕРИСТИКА МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ВЕГЕТАТИВНОЙ И ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ ПОТОМСТВА <i>TARAXACUM OFFICINALE</i> S. L., ВЫРАЩЕННОГО В УСЛОВИЯХ ВЫРОВНЕННОГО ПОЧВЕННОГО ФОНА	190
Зверева Г. К. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СТРУКТУРЫ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТОВЫХ ПЛАСТИНОК ЗЛАКОВ ФЕСТУКОИДНОГО ТИПА	192
Копанина А.В., Еремин В. М. СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ КОРЫ СТЕБЛЕЙ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ АРБОРИФЛОРЫ ОСТРОВА КУНАШИР В УСЛОВИЯХ ГИДРОСОЛЬФАТНОЙ АКТИВНОСТИ ВУЛКАНА МЕНДЕЛЕЕВА	195
Котеева Н.К., Вознесенская Е.В., Берри Дж., Эдвардс Дж. ЛОКАЛИЗАЦИЯ ОСНОВНЫХ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИХ ФЕРМЕНТОВ И ИХ МРНК В ПРОЦЕССЕ РАЗВИТИЯ ЛИСТА C ₄ РАСТЕНИЙ	198

Кравкина И.М. СТРУКТУРНАЯ РЕАКЦИЯ ЛИСТЬЕВ РАСТЕНИЙ НА УСЛОВИЯ ПРОИЗРАСТАНИЯ	199
Кумахова Т.Х. СТРУКТУРНЫЕ МЕХАНИЗМЫ АДАПТАЦИИ КЛЕТОК ПЛОДОВ <i>MALUS DOMESTICA</i> (<i>ROSACEAE</i>) К УСЛОВИЯМ ГОР НА РАННИХ ЭТАПАХ РАЗВИТИЯ	202
Лапиров А.Г. ОНТОГЕНЕЗ НАЗЕМНОЙ И ПОГРУЖЕННОЙ ФОРМЫ ЧАСТУХИ ЗЛАКОВОЙ (<i>ALISMA GRAMINEUM</i> L.) КАК АДАПТАЦИЯ К СПЕЦИФИЧЕСКОЙ СРЕДЕ ОБИТАНИЯ	205
Мигалина С.В. Иванова Л.А. ИЗМЕНЕНИЕ РАЗМЕРОВ ЛИСТЬЕВ БЕРЕЗ <i>BETULA PENDULA</i> И <i>B. PUBESCENS</i> ВДОЛЬ ШИРОТНОГО ГРАДИЕНТА НА УРАЛЕ	208
Мирославов Е.А., Котеева Н.К., Бармичева Е.М., Ходорова Н.В. УЛЬТРАСТРУКТУРНЫЕ ОСНОВЫ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ УМЕРЕННЫХ ШИРОТ НА ДЕЙСТВИЕ ХОЛОДА КАК СТРЕССОРА И КАК ТРИГГЕРА ИХ РАЗВИТИЯ	211
Николаевская Т.С., Лебедева О.Н. ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ <i>FESTUCA PRATENSIS</i> HUDS.	212
Очирова К.С., Паутов А.А., Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю. ПУТИ СТРУКТУРНОЙ АДАПТАЦИИ ПОЛЫНЕЙ К УСЛОВИЯМ КАЛМЫКИИ	215
Рожнова Е. К., Ковригина Л.И. ВНУТРИПОБЕГОВАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИЗНАКОВ АУКСИБЛАСТОВ <i>BETULA PENDULA</i> ROTH.	218
Романова И.Г., Ковригина Л.И. ВЛИЯНИЕ ПОГОДНЫХ УСЛОВИЙ НА СТРОЕНИЕ ОЧЕРЕДНЫХ МЕТАМЕРОВ ВЕГЕТАТИВНЫХ ПОБЕГОВ <i>SORBUS SIBIRICA</i> HEDL.	220
Садыкова Г.А., Асадулаев З. М. ХАРАКТЕР И ТЕМПЫ РОСТА ПОБЕГОВ <i>JUNIPERUS OBLONGA</i> (ВИБ.) НА ГУНИБСКОМ ПЛАТО (ДАГЕСТАН)	223
Салмин С.А. ВЛИЯНИЕ РЕГУЛЯТОРОВ РОСТА НА ФОРМИРОВАНИЕ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ У ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ	226
Скупченко В.Б. МОРФОГЕНЕЗ И ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ АПИКАЛЬНЫХ МЕРИСТЕМ ПОБЕГОВ <i>PINACEAE</i>	228
Таришис Л.Г., Таришис Г.И. МИНИАТЮРИЗАЦИЯ СТРУКТУР У РАСТЕНИЙ КАК АДАПТИВНАЯ СТРАТЕГИЯ ВИДОВ В ЭКСТРЕМАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ СРЕДЫ	232
Умаров М.У., Чавчавадзе Е.С., Сизоненко О.Ю. ЭКОЛОГО-КСИЛОТОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ ВОСТОЧНОГО КАВКАЗА	235
Фролов К.Б., Демченко Н.П. АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ, РОСТ И РАЗВИТИЕ КОЛЕОПТИЛЯ И МЕЗОКОТИЛЯ ПРОРОСТКОВ КУКУРУЗЫ	237

СЕКЦИЯ ЭМБРИОЛОГИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ

Анисимова Г.М. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ <i>VACCINIUM ULIGINOSUM</i> (<i>ERICACEAE</i>)	243
Аиурметов О.А., Матюнина Т.Е., Жапакова У.Н., Хамраева Д.Т., Халбекова Х.У. ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНЫХ ОРГАНОВ ВИДОВ <i>ZYGORHYLLACEAE</i> И <i>CHENOPODIACEAE</i> ПУСТЫНИ КЫЗЫЛКУМ	245
Бабро А.А., Шамров И.И. РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ ГИНЕЦЕЯ И СЕМЯЗАЧАТКА У <i>RHODODENDRON SCHLIPPENBACHII</i> (<i>ERICACEAE</i>)	248
Батова Ю.В., Титов А.Ф., Лайдинен Г.Ф. РЕПРОДУКТИВНЫЕ ВОЗМОЖНОСТИ <i>ALOPECURUM PRATENSIS</i> И <i>RHILEUM PRATENSE</i> В УСЛОВИЯХ КАРЕЛИИ	251
Бубеев Н.Н. СТРУКТУРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ГИГАНТСКИХ ХРОМОСОМ В АНТИПОДАХ ПШЕНИЦЫ	253
Вережагина В. А., Колясникова Н.Л., Новоселова Л.В. ЭМБРИОЛОГИЯ МНОГОЛЕТНИХ И ОДНОЛЕТНИХ ВИДОВ РОДА <i>MEDICAGO</i> (<i>FABACEAE</i>)	256
Вишнякова М.А. ЭВОЛЮЦИЯ СТРУКТУРНЫХ МЕХАНИЗМОВ РЕАКЦИИ САМОНЕСОВМЕСТИМОСТИ У ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ	259
Воронова О.Н. АНОМАЛИИ В РАЗВИТИИ РЕПРОДУКТИВНОЙ СИСТЕМЫ ПОДСОЛНЕЧНИКА	262
Гончарова Э.А. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СТРЕССЫ И СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ У РАСТЕНИЙ В РЕПРОДУКТИВНЫЙ ПЕРИОД	265
Жинкина Н.А., Батыгина Т.Е. К ЭМБРИОЛОГИИ <i>SIDERITIS CATTILARIS</i> (<i>LAMIACEAE</i>)	266
Зимницкая С.А., Кутлунина Н.А. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ РЕПРОДУКТИВНЫХ СТРАТЕГИЙ ОДНОЛЕТНИХ И МНОГОЛЕТНИХ БОБОВЫХ	267
Кашин А.С., Юдакова О.И., Кочанова И.С., Полянская М.В., Миндубаева А.Х. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГАФЕТОФИТНОГО АПОМИКСИСА В СЕМЕЙСТВАХ <i>ASTERACEAE</i> И <i>ROSACEAE</i> (НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ ФЛОРЫ САРАТОВСКОЙ ОБЛАСТИ)	269
Ковалёва Л.В., Тимофеева Г.В., Воронков А.С., Захарова Е.В.*, Андреев И.М. ФАКТОРЫ ПРОРАСТАНИЯ И РОСТА <i>IN VITRO</i> МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА ПЕТУНИИ	272

Кутлунина Н.А., Зимницкая С.А., Жеребцова М.И. ПРОЦЕССЫ СТЕРИЛИЗАЦИИ В ПОПУЛЯЦИЯХ ВЕГЕТАТИВНО ПОДВИЖНЫХ РАСТЕНИЙ	275
Лабутина М.В., Пузырькина М.В., Смертина Н.А. РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ КУПЕНЫ МНОГОЦВЕТКОВОЙ В УСЛОВИЯХ МОРДОВИИ	277
Матюнина Т.Е., Рахимова Н.К. ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ И СТРУКТУРЫ ПЫЛЬНИКА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА <i>HAEPHRYLLUM</i> (<i>RUTACEAE</i>)	279
Милукова Н.А. МУТАЦИЯ ТОМАТА <i>LANCEOLATA</i> : ГЕНЕТИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПРОЯВЛЕНИЯ, ЭФФЕКТЫ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ С ДРУГИМИ ГЕНАМИ, КОНТРОЛИРУЮЩИМИ ТИП ЛИСТА	281
Миндубаева А.Х., Шакина Т.Н., Кашин А.С. ИССЛЕДОВАНИЯ МИКРО- И МЕГАГАМЕТОФИТА У НЕКОТОРЫХ СОРТО- И ВИДООБРАЗЦОВ <i>FESTUCA RUBRA</i> , <i>F. PRATENSIS</i> И <i>F. ARUNOLINACEAE</i>	283
Носкова Н.Е., Третьякова И.Н. ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКЦИИ СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ И ВОЗМОЖНЫЕ ПУТИ АДАПТАЦИИ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНИВШЕГОСЯ КЛИМАТА СИБИРИ	285
Осипова М.А., Долгих Е.А., Лутова Л.А. МЕРИСТЕМ-СПЕЦИФИЧНЫЕ ГЕНЫ В РАЗВИТИИ КЛУБЕНЬКА ГОРОХА	288
Полянская М.В., Кашин А.С. ОСОБЕННОСТИ СЕМЕННОГО РАЗМНОЖЕНИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ <i>ARTEMISIA</i> (<i>ASTERACEAE</i>)	289
Родионова Г.Б. ЭМБРИОЛОГИЧЕСКИЕ РАЗЛИЧИЯ СЕМЕЙСТВ <i>BRASSICACEAE</i> И <i>CAPPARACEAE</i> В СВЯЗИ С ИХ СИСТЕМАТИЧЕСКИМ ПОЛОЖЕНИЕМ	291
Толубеева В.И., Амелин А.В. ОСОБЕННОСТИ СЕМЯОБРАЗОВАНИЯ У РАЗНЫХ МОРФОГЕНОТИПОВ <i>PISUM SATIVUM</i>	294
Торшилова А.А. МИКРОСПОРОГЕНЕЗ И ФОРМИРОВАНИЕ ПЫЛЬЦЕВОГО ЗЕРНА У <i>DIOSCOREA NIPPONICA</i> (<i>DIOSCOREACEAE</i>)	296
Третьякова И.Н. СХОДСТВО И РАЗЛИЧИЯ ЗИГОТИЧЕСКОГО И СОМАТИЧЕСКОГО ЭМБРИОГЕНЕЗА СИБИРСКИХ ВИДОВ ХВОЙНЫХ	298
Ходачек Е.А. ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКЦИИ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ АРКТИКИ И ИХ РЕПРОДУКТИВНЫЕ СТРАТЕГИИ	300
Чабан И.А. ГЕНЕЗИС АНТИПОДАЛЬНОГО КОМПЛЕКСА ЗАРОДЫШЕВОГО МЕШКА ПШЕНИЦЫ	302
Шамров И.И. ЧЕРТЫ СХОДСТВА В РАННЕМ МОРФОГЕНЕЗЕ СПОРАНГИЕВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ	306
Яндовка Л.Ф., Шамров И.И. ЦИТОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ МИКРОСПОРОГЕНЕЗА У ВИДОВ <i>CERASUS</i> (<i>ROSACEAE</i>)	309

Научное издание

**ФУНДАМЕНТАЛЬНЫЕ И ПРИКЛАДНЫЕ
ПРОБЛЕМЫ БОТАНИКИ
В НАЧАЛЕ XXI ВЕКА**

Материалы всероссийской конференции

ЧАСТЬ 1

**СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА
ЭМБРИОЛОГИЯ И РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ**

Материалы публикуются в авторской редакции

Ответственные за выпуск:

Крышень А.М.

Сысоева М.И.

Фото И. Георгиевского

Рисунок на обложке Т. Анненкова

Сдано в печать 14.08.08 г. Формат 60x84¹/₈. Гарнитура Times New Roman.
Печать офсетная. Уч.-изд. л. 38,0 Усл. печ. л. 37,2. Тираж 400 экз.
Изд. № 107. Заказ № 736.

Карельский научный центр РАН
Редакционно-издательский отдел
185003, Петрозаводск, пр. А. Невского, 50