рова АН СССР (LE) и Главном ботаническом саду АН СССР (МНА).
В заключение приношу благодарность перечисленным выше коллегам-ботаникам за помощь в определении растений, а также руководству Советско-Монгольской биологической экспедиции АН СССР и АН МНР и товарищам по отряду за содействие в сборе материала.

NEW MATERIALS CONCERNING THE MONGOLIAN FLORA

I. A. Gubanov

Summary

In addition to the taxa which were taken into account in the V. I. Grubov's compendium «Synopsis of the Mongolian vascular plants» (1982), the author revealed three genera and about 40 species new to the Mongolian flora. Three species are described as new to science. Data concerning the author's new findings of rare plants are presenred as well; these plants were known earlier only from one to three spots in the country.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Бекет У. и др. 1982. Новые виды для флоры Монгольской Народной Республики. — В кн.: Новости систематики высш. растений, т. 19. Л. Грубов В. И. 1955. Конспект флоры Монгольской Народной Республики. М.—Л. Грубов В. И. 1982. Определитель сосудистых растений Монголии. Л. Губанов И. А. 1982. Заметки о редких растениях Монголии. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 87, вып. 1. Губанов И. А., Ганболд Э. 1983. Сосудистые растения. — В кн.: Флора Восточного Хангая (МНР). М. Губанов И. А., Тихомиров В. Н. 1983. Выдающийся вклад в познание флоры Монголии. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 88, вып. 5. Жамсран Ц., Хильбиг В. 1981. Растительность рек Ховд, Булган-Гол и акклиматизация бобра. — В кн.: Междунар. конф., посвящ. исслед. природ. условий и ресурсов МНР (тез. докл.). Улан-Батор. Леса Монгольской Народной Республики (география и типология). 1978. М. Новиков В. С. 1981. Новый вид ситника из Монголии и Якутии. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 86, вып. 5. Растения Центральной Азии, 1967—1977. Вып. 3, 5—7. Л. Тихомиров В. Н. 1983. Новые виды рода *Alchemilla* L. из Монголии. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 88, вып. 5. Флора СССР. 1957—1963. Т. 24, 26, 28. М.—Л. Флора Центральной Сибири. 1979. Т. 1. Новосибирск. Яковлев Г. П. 1981. О новых для Китая и Монголии видах (рода *Hedysarum* (Fabaceae). -- Бот. журн., т. 66, № 8. Hilbig W., Knapp H. D. 1983. Vegetationsmosaik und Florenelemente an der Wald-Steppen-Grenze in Chentej-Gebirge (Mongolei). — Flora, Bd 174, H. 1/2.

Поступила в редакцию
21.09.83

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. БИОЛ., 1984, Т. 89, ВЫП.3

УДК 581.332:582.342.2

РАЗВИТИЕ И СТРОЕНИЕ СПОРОДЕРМЫ *ANDREAEA RUPESTRIS* HEDW. (ANDREAEACEAE, MUSCI)

Н. И. Филина, В. Р. Филин

Нельзя не согласиться с G. C. S. Clarke (1979) в том, что вряд ли когда-нибудь морфология спор будет играть столь же важную роль в систематике мохообразных, какую играет морфология пыльцевых зерен в систематике цветковых. Тем не менее, учитывая весьма успешный опыт использования данных по строению спородермы в решении

как частных, так и более общих вопросов систематики мхов (Clarke, 1979), решено было изучить развитие и строение спородермы у одного из видов андреэи *(Andreaea* Hedw.) — андреэи скальной *(A. rupestris* Hedw.), полагая, что полученные при этом данные помогут лучше уяснить по-разному оцениваемые разными исследователями связи андреэевых с другими мхами. Это представлялось небесполезным и для установления гомологий в строении оболочек спор высших растений. Кроме того, исследование спорогенеза *A. rupestris* на ультрамикроскопическом уровне помогло бы уточнить многие особенности поведения органелл цитоплазмы, которые, по справедливой оценке R. C. Brown и B. E. Lemmon (1980a), исключительно слабо изучены.

Материал и методика

Материал для исследования собран в июне—августе 1981—1982 гг. на п-ове Киндо (Беломорское побережье Карельской АССР), значительная часть которого занята скалистыми грядами, сложенными коренными породами — гнейсами, гранитогнейсами, амфиболитами (Вехов, Богданова, 1971). Именно в таких местах *A. rupestris* часто является пионером зарастания каменистого субстрата, встречаясь на скалах, глыбах и валунах коренных пород часто вместе со сменяющим ее *Racomitrium microcarpum* (Hedw.) Brid.

Коробочки после накалывания иглой фиксировали в течение 3—4 дней при комнатной температуре в 4%-ном глютаровом альдегиде на фосфатном буфере (pH = 7,3) с добавлением формалина, а затем на 1 сут помещали в 1%-ный раствор четырехокиси осмия. Материал обезвоживали и заключали в смесь эпоксидных смол. Окрашенные 2%-ным водным раствором уранилацетата и азотнокислым свинцом по Рейнольдсу срезы изучали с помощью электронного микроскопа Hitachi-11.

Зрелые, хранившиеся в 75%-ном этаноле споры изучены также с помощью -сканирующего микроскопа HSM-2A в лаборатории электронной микроскопии биологического факультета Московского университета.

В коробочке *A. rupestris* почти половина спор недоразвита; этому виду свойственна, вероятно, псевдоанизоспория в смысле G. S. Mogensen (1981). Поэтому в работе описаны нормально развивающиеся споры.

Результаты наблюдений

На Беломорском побережье Карельской АССР мейоз у *A. rupestris* проходит во второй половине июня, а зрелые коробочки вскрываются весной следующего года.

При лизисе межклетного вещества материнские клетки спор, или спороциты, отходят один от другого и от клеток тапетума (рис. 1,*а)* и, располагаясь теперь свободно в полости спорового мешка, заметно округляются. К моменту обособления каждый спороцит обладает сложно устроенной стенкой, в которой можно выделить тонкую (около 30 нм) инициальную оболочку и мощный слизистый покров, или специальную оболочку. Судя по ультраструктуре инициальной оболочки, она, по-видимому, сложена главным образом клетчаткой. Слизистый покров, формируемый по мере отхождения протопласта спороцита от целлюлозной инициальной оболочки, достигает у вступающего в мейоз спороцита 4—5 мкм в толщину. В нем, в свою очередь, условно можно выделить три зоны: среднюю — с хорошо выраженными «электронноплотными» участками и более прозрачные для электронов узкую внешнюю и широкую внутреннюю (рис. 1,*б, в)*. Отсутствие флюоресценции в специальной оболочке при просмотре с помощью УФ-микроскопа окрашенных анилиновым синим спороцитов указывает на то, что каллозы она не содержит. Специальная оболочка окрашивается рутениевым красным и толуидиновым синим, поэтому можно думать, что она состоит из фибрилл полисахаридов (клетчатки), вкрапленных в матрикс из пектиновых веществ и кислых мукополисахаридов.

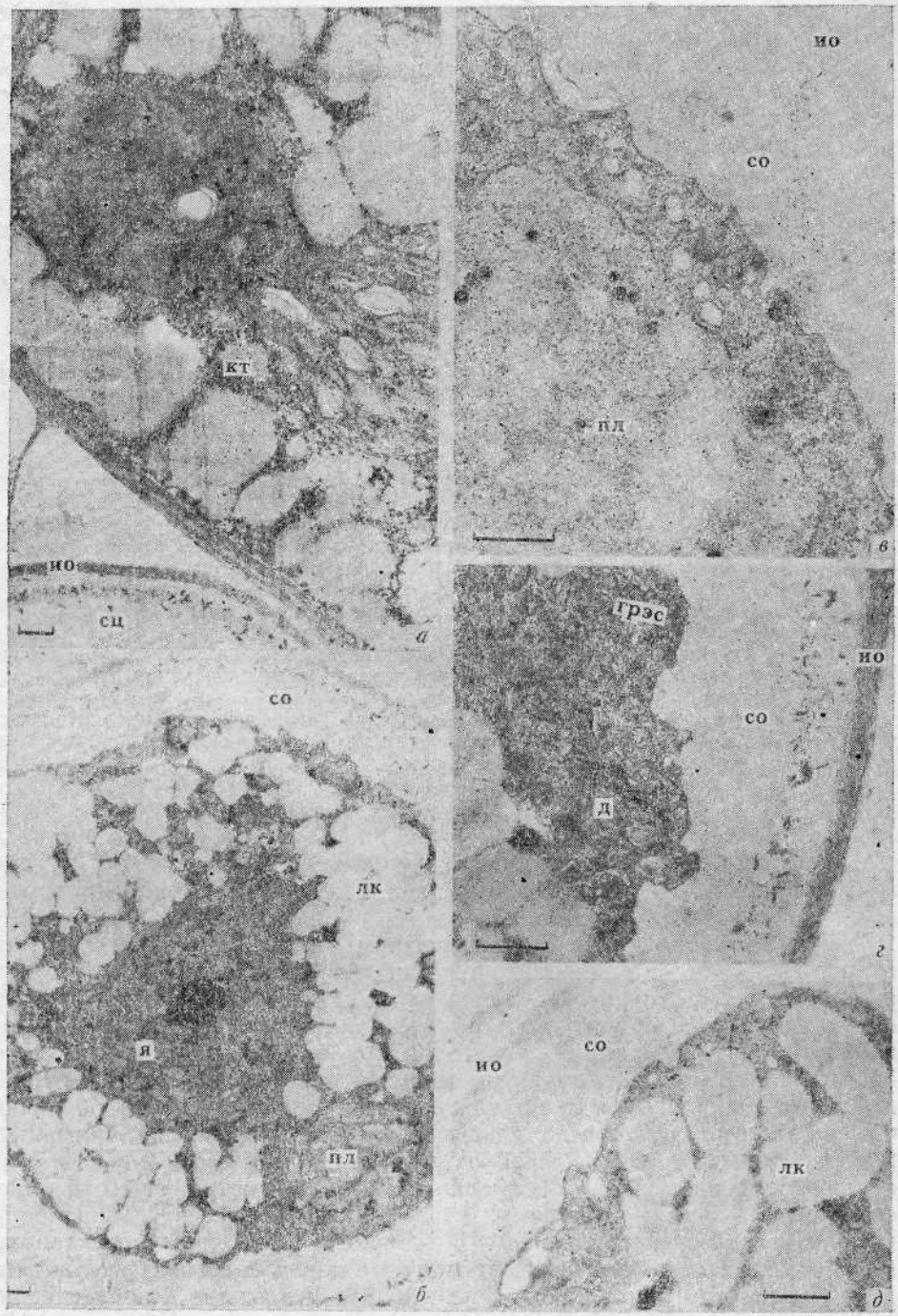

Рис. 1. Строение спороцита андреэи скальной (*а—д*):
грэс — гранулированная эидоплазматическая сеть; *д* — диктиосомы; *ио* — инициальная оболочка; *кт* — клетка тапетума; *лк* — липидные капли; *пл* — пластида; *со* — специальная оболочка; *сц* — спороцит; *я* — ядро; величина линейки-масштаба равна 1 мкм

Ядро перед мейозом располагается в центре спороцита. Трехлопастные очертания ядра на срезах (рис. 1,*б*) указывают на то, что форма его приближается к тетраэдру. В протопласте спороцита, ограниченном сильно извилистой, часто с инвагинациями плазмалеммой, видны многочисленные капельки липидов, рибосомы (часто собранные в полисомы), участки гладкой и гранулированной эндоплазматической сети, митохондрии и 1—3 пластиды со сравнительно ровными контурами, немногочисленными зернами крахмала и с развитой мембранной системой (рис. 1,*б, в*). Близ плазмалеммы видны диктиосомы. По-видимому, продуцируемые именно диктиосомами пузырьки выходят за пределы плазмалеммы и участвуют в построении специальной оболочки (рис. \,*г,д)* точно так же, как позже они будут участвовать в построении перегородок, разделяющих тетраспоры.

Мейоз у *A. rupestris* протекает, очевидно, довольно быстро, так как при промежутке времени между двумя последующими фиксациями в одну неделю удалось вслед за спороцитами обнаружить лишь молодые тетраэдрические тетрады. При этом протопласты недавно образовавшихся и находящихся в пределах специальной оболочки спороцита спор были разделены перегородками, неотличимыми по своей ультраструктуре и химизму от специальной оболочки.

По завершении цитокинеза на дистальной поверхности протопластов молодых спор выявляется волнистый, на срезах прерывистый слой, сложенный большей частью «электронно-плотными» гомогенными пластинками, состоящими, по всей вероятности, из веществ — предшественников спорополленина (рис. 2,*а, б)*. Этот волнистый слой представляет собой зачаток будущего, устойчивого к воздействию ацетолизной смеси слоя оболочки. Возможно, что материал для его построения поступает частично из протопласта споры, так как темный слой не примыкает вплотную к плазмалемме, но между ними видны более светлые участки с пузырьками. Основная же масса веществ — предшественников спорополленина образуется, по-видимому, в результате перестройки материала, слагающего специальную оболочку, на которую воздействуют, очевидно, ферменты споры.

Процесс формирования спородермы, начинаясь на дистальной стороне, постепенно захватывает и проксимальную поверхность молодой споры (рис. *2, а, г),* в протопласте которой видны многочисленные липидные капли, а также крупная пластида, мембранная система которой не просматривается, так как строма забита зернами крахмала. В это время межспоровые перегородки обладают четко выраженным ячеистым строением (рис. 2,*д)*.

По мере роста спор «электронно-плотные» пластинки, сливаясь одна с другой, образуют более или менее непрерывный слой (рис. 2, *в)*. Специальная оболочка претерпевает все большую перестройку: в ней, особенно в зоне, прилегающей к опорам, появляется множество осмиофильных глобул, постепенно «оседающих» на поверхности пластинок (рис. 2, *в)*. В примерно это же время инициальная оболочка спороцита разрыхляется и исчезает и глобулы заполняют всю полость спорового мешка (рис. 3, *а*). Масса глобул появляется и в перегородках, разделяющих тетраспоры, и снова наиболее густо они располагаются у поверхности спор (рис. 3,*б*).

Постепенное увеличение объема спор ведет к тому, что глобулы, расположенные ближе к инициальному слою спородермы, сжимаются и сливаются одна с другой, а возникающие при этом массы «электронно-плотного» вещества, растягиваясь по поверхности тетраэдрической споры, утончаются и превращаются в пластинки (рис. 3, *в, г*), стаби-

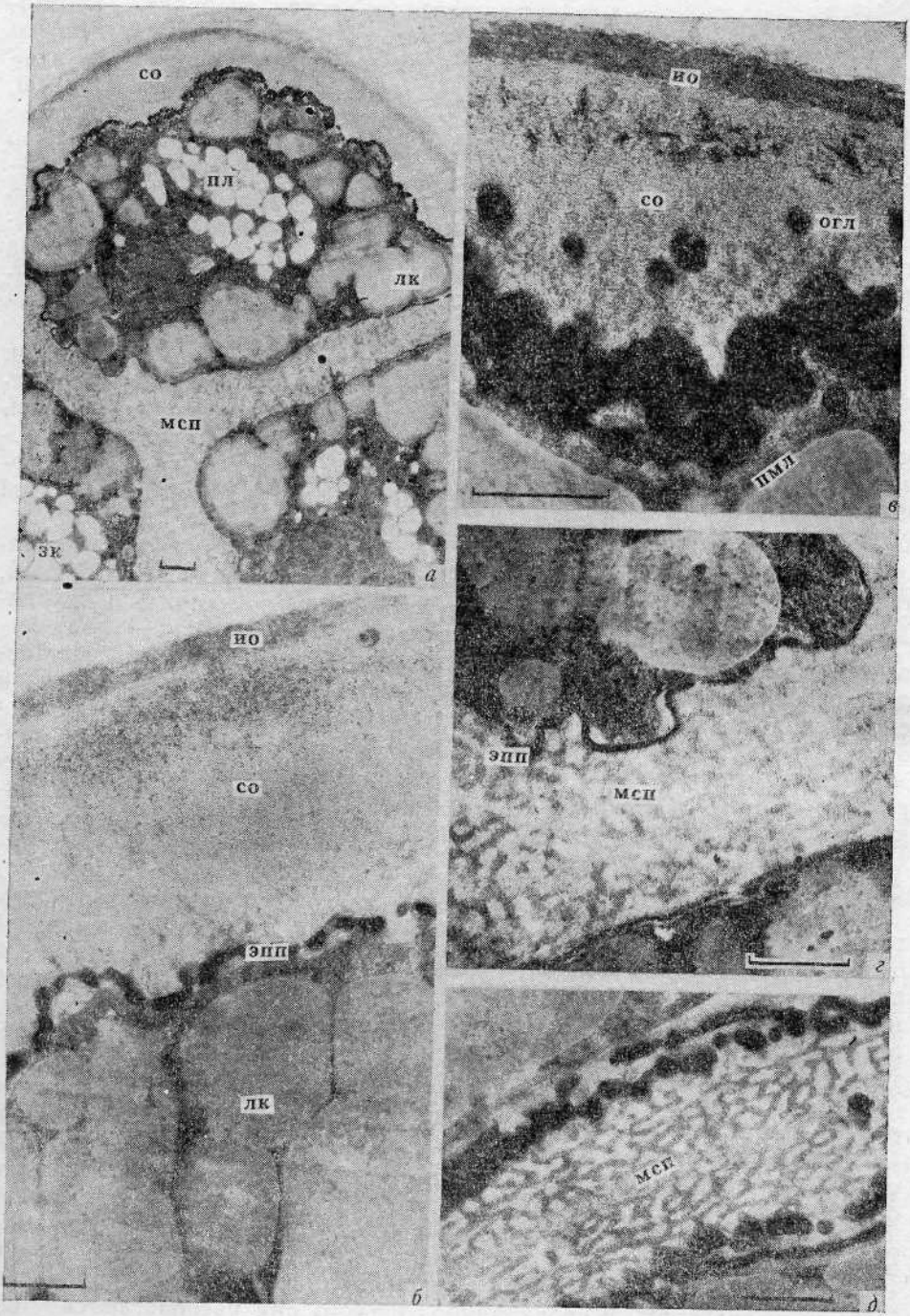

Рис. 2. Начало образования спородермы у андреэи скальной *(а—д)*: *мсп* -- межспоровая перегородка; *огл* — осмиофильные глобулы; *пмл* -- плазмалемма; *эпл* - «электронно-нлотные" пластинки; остальные обозначения те же что и на рис. 1

лизация которых происходит, по-видимому, на последнем этапе формирования спородермы при полимеризации предшественников спорополленина в спорополленин. Уплощение глобул приводит к тому, что

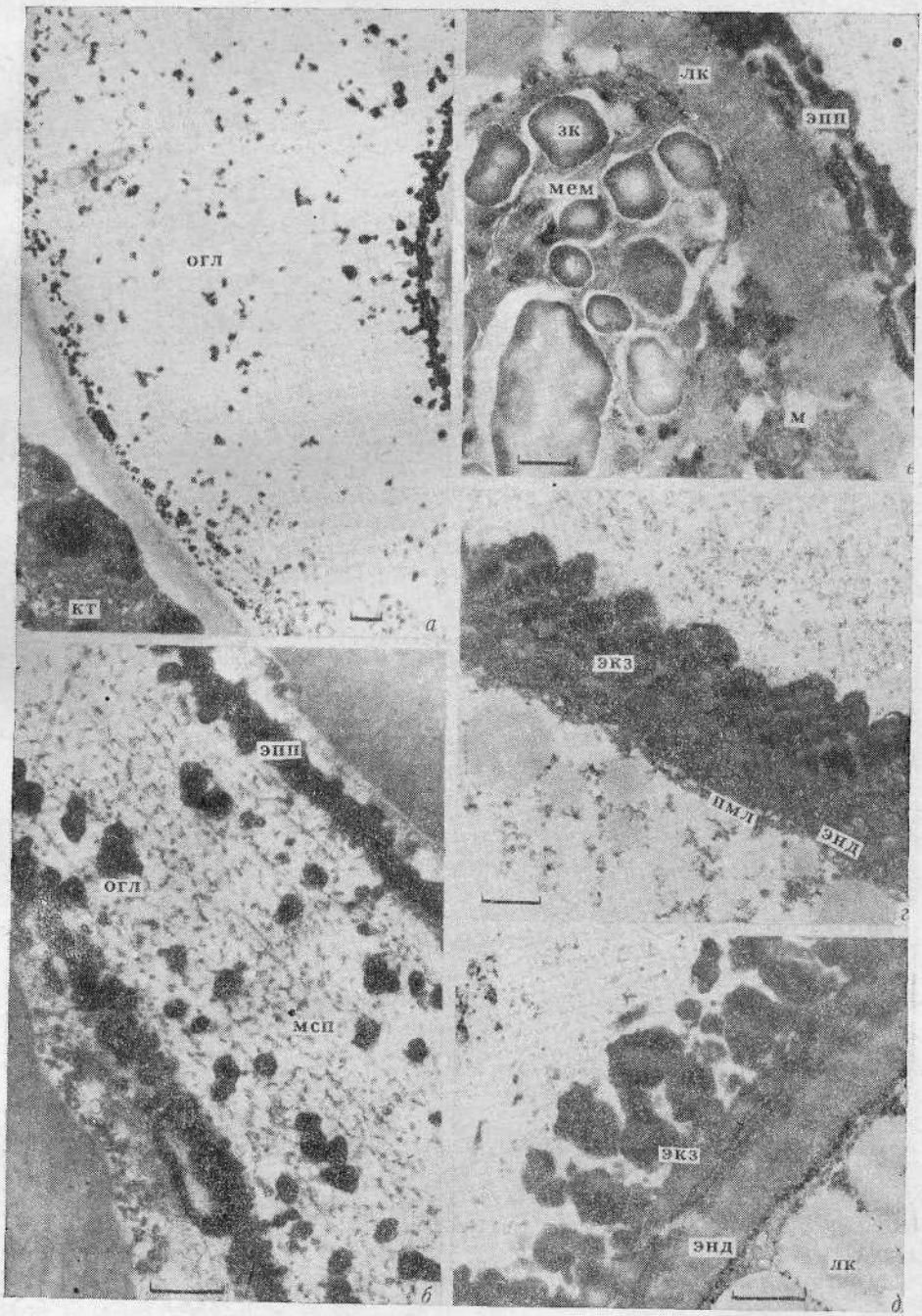

Рис. 3. Развитие спородермы у андреэи скальной (*а—д*):
зк — зерно крахмала; *м* — митохондрия; *мем* — мембраны пластиды; *экз* — экзоспорий; *энд* — эндоспорий; остальные обозначения те же, что и на рис. 1 и 2

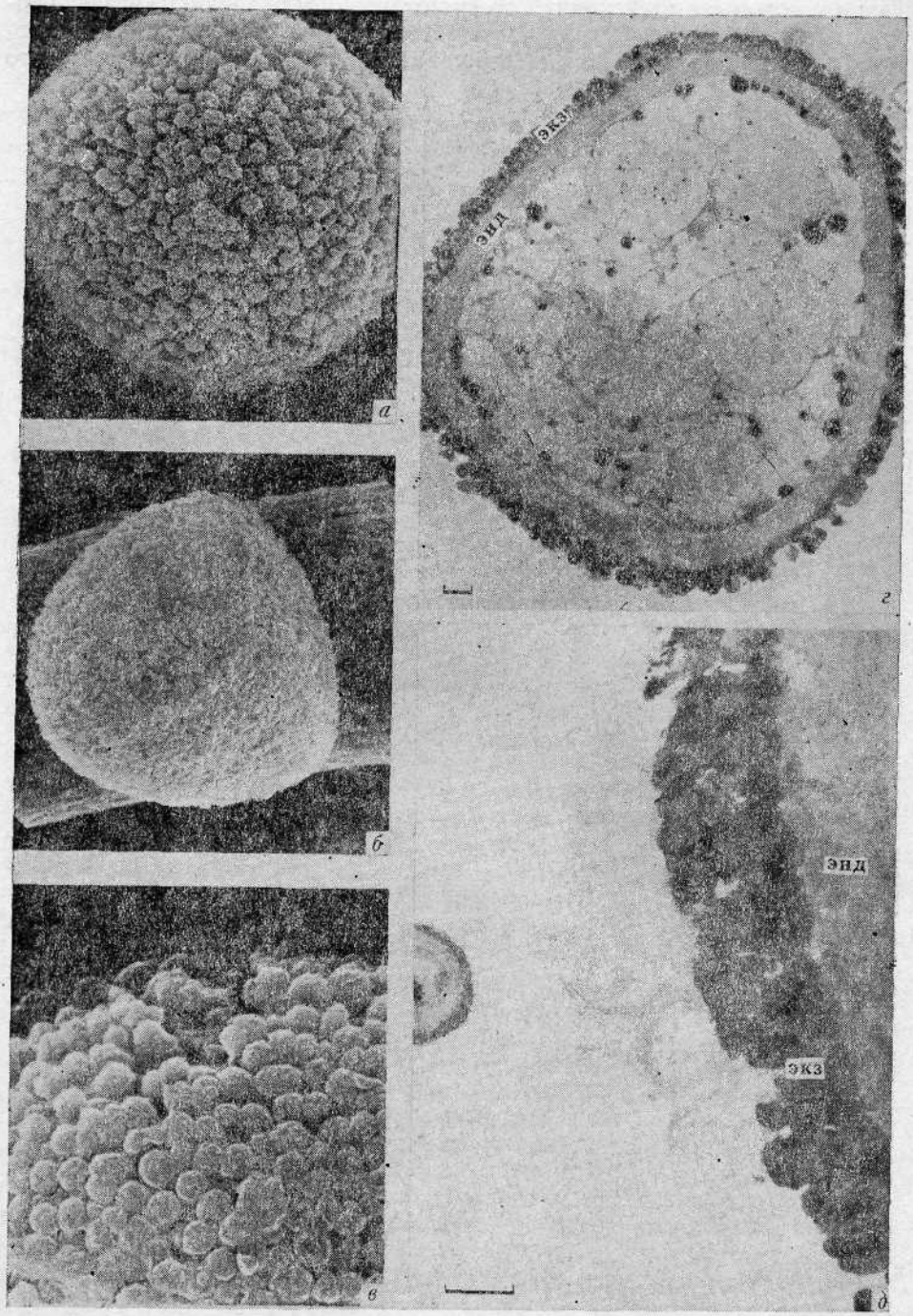

Рис. 4. Строение спородермы зрелых спор андреэи скальной:
а — округлая спора (ув. 1800); *б* — округло-тетраэдрическая спора (ув. 1800); *в* — поверхность спородермы после ацетолизной обработки (ув. 7800); *г* — срез зрелой споры; *д* — остатки содержимого спорового мешка на экзоспории; остальные обозначения те же, что и на рис. 3

в достаточно толстой спородерме можно выделить две зоны, нерезко отграниченные одна от другой: внутреннюю, состоящую из пластинок, часто расположенных одна над другой, и внешнюю, сложенную более или менее рыхло лежащими глобулами, имеющими на срезах разную величину и разнообразные очертания (рис. 3, *д*).

Одновременно с «поступлением» глобул на наружную поверхность спородермы и ее утолщением спородерма строится и изнутри. Между «электронно-плотным» слоем и плазмалеммой появляется слой с фибриллярной ультраструктурой — эндоспорий (рис. *3,г, д*). Число зерен крахмала и их величина в пластидах уменьшается, становится заметной мембранная система пластид (рис. 3, *в*).

Процесс перестройки и разрушения специальной стенки и перегородок между опорами в разных тетрадах протекает, по-видимому, с разной скоростью. Поэтому в зрелой коробочке наряду со сфероидальными одиночными спорами (рис. 4, а) можно встретить и тетраэдрические тетрады и как результат недавнего распада последних одиночные округло-тетраэдрические споры, на проксимальной стороне которых следы контакта с другими спорами тетрады хорошо заметны в виде гребня (рис. 4, *б*). Поверхность спор мелкобугорчатая, бугорки неравной величины и, в свою очередь, покрыты микробородавочками. На проксимальной поверхности споры бугорки несколько мельче, чем на дистальной.

На срезах спородермы зрелой споры можно различить разрушающийся при ацетолизной обработке внутренний слой — эндоспорий, или интину, и устойчивый к воздействию апетолизной смеси внешний слой (рис. 4, г). Интина (толщиной до 1 мкм) состоит из фибрилл полисахаридов, вкрапленных в прозрачный для электронов матрикс. Внешний слой состоит из более узкой, сложенной пластинками зоны, нерезко отграниченной от более широкой и рыхлой зоны, образованной слипшимися между собой глобулами. Скульптура поверхности подвергнутых ацетолизной обработке спор более четкая (рис. 4, в) по сравнению со скульптурой необработанных спор (рис. 4, *а, б*). Очевидно, вещество, которое откладывается на обращенной к полости спорового мешка поверхности глобул (рис. 4, *д*), а также в промежутках между ними, имеет иной состав, чем вещество, слагающее глобулы.

Протопласт зрелой споры богат органеллами. В нем видны мелкие вакуоли, многочисленные капельки липидов, несколько пластид с хорошо развитой мембранной системой и немногочисленными зернами крахмала (рис. 4, г).

Обсуждение

К настоящему времени накопилось довольно много данных по ультратонкому строению зрелой спородермы мхов (Niedhart, 1979), но развитие спородермы подробно описано, пожалуй, только у *Sphagnum lescurii* Sull. (Brown et al., 1982a, b), *Ditrichum pallidum* (Hedw.) Hampe (Brown, Lemmon, 1980a, b, c), *Trematodon longicollis* Michx. (Brown, Lemmon, 1981), *Fissidens limbatus* Sull. (Mueller, 1974), *Funaria hygromentrica* Hedw. (Jarvis, 1974; Niedhart, 1979), *Hypnum rusciforme* Weis. (= *Platyhypnidium riparioldes* Hedw.) (Geneves, 1971, 1972a, b, 1974). Располагая теперь и данными по *A. rupestris,* попытаемся выявить общие черты и отличительные особенности спорогенеза, и в первую очередь развития и строения спородермы всех этих разных по степени эволюционной подвинутости таксонов.

D. M. J. Mueller (1974) и R. C. Brown et al. (1982a) сообщают о том, что перед мейозом стенки археспориальных клеток лизируются, вследствие чего спороциты плавают свободно в полости спорового мешка. Трудно представить ситуацию, когда ферментная система, разрушая клетчатку одних клеток (в данном случае археспориальных), не затрагивает клетчатку соседних клеток тапетума и спороцитов. Очевидно, правильнее говорить о естественной мацерации археспориальной ткани и лизисе межклетного вещества, соединяющего спороциты. Поэтому структуры, которые в работе R. C. Brown с соавторами (1982a, f. 2) обозначены как остатки стенок археспориальных клеток, на наш взгляд, соответствуют тому, что у *A. rupestris* (рис. 1,*а)* мы трактуем как остатки межклеточного вещества.

У всех изученных мхов протопласт молодого спороцита окружен оболочкой, в которой многочисленные фибриллы полисахаридов (очевидно, клетчатки) располагаются более или менее параллельно. Затем внутрь от этой оболочки (ее по-русски целесообразно называть инициальной, что соответствует initial or original wall) протопласт спороцита строит дополнительный слой, или специальную оболочку, в которой иногда (у *A. rupestris, D. pallidum)* можно различить несколько зон. Специальная оболочка состоит из «электронно-прозрачного» матрикса из пектиновых веществ и кислых мукополисахаридов, в котором беспорядочно рассеяны фибриллы целлюлозы (Niedhart, 1979). Отсутствие каллозы в специальной оболочке сближает спороциты *Andreaea* со спороцитами Bryidae и Jungermannidae и отличает их от спороцитов Sphaerocarpales и Marchantiales (Niedhart, 1979). Отсутствие каллозы в специальной оболочке мхов позволило M. Lai и E. Chauhan (1982) высказать сомнение в том, что изоляция материнских клеток с помощью каллозы является обязательной предпосылкой нормального хода спорогенеза, как это принято считать (во всяком случае по отношению к семенным растениям) в настоящее время. Но не следует забывать, что каллоза у мхов секретируется раньше — в конце фазы пролиферации археспориальной ткани, и следы ее можно обнаружить сразу после освобождения спороцитов в полость спорового мешка (Niedhart, 1979). Этой изоляции, видимо, достаточно, чтобы в клетках спорогенной ткани автофагия цитоплазмы зашла довольно далеко и привела к полной элиминации ее спорофитных особенностей и последующей смене одной фазы жизненного цикла другой.

Процесса постепенного уменьшения числа пластид в клетках археспория *A. rupestris* наблюдать не удалось. Из того факта, что число пластид на срезах спороцитов, вступающих (если судить по очертаниям ядра и положению пластид) в мейоз, варьирует от 1 до 3, следует вывод, что спороцит андреэи к началу мейоза содержит 4 пластиды. По-видимому, эти 4 пластиды андреэи, как и у многих мхов (Paolillo, 1964; Eутё, Suire, 1969; Mueller, 1974; Jensen, Hulbary, 1978; Brown, Lemmon, 1980a), образуются при делении одного тарелковидного, или, как его еще называют, листочковидного, хлоропласта.

Перегородки, разделяющие тетраспоры после мейоза у андреэи, строятся, как и у других мхов, из вещества, поставляемых пузырьками протопласта спор, и по строению не отличаются от специальной оболочки спороцита. Свойственного большинству печеночников формирования специальной оболочки из полисахаридов вокруг каждой тетраспоры у мхов не отмечено (Niedhart, 1979).

Процесс формирования спородермы у *A. rupestris,* как и у *D. pallidum, T. longicollis* или *P. riparioides,* начинается на дистальной стороне, а затем распространяется на всю поверхность молодой споры;

у *S. lescurii* он с самого начала охватывает всю поверхность споры. Способ формирования спородермы у мхов, особенно на самых первых этапах ее развития, еще не совсем ясен. P. Olesen и G. S. Mogensen (1978), обнаружив ламеллятную структуру в апертурной области спор мхов, предположили, что у мхов, как и у печеночников, папоротников и семенных растений, экзина образуется путем наложения ламелл (размером с элементарную мембрану), на которых аккумулируется спорополленин. К сходному заключению пришли R. C. Brown с соавторами (1982а), основываясь на факте наличия ламеллятного внутреннего слоя в экзине *S. lescurii.* Ламеллятная экзина к настоящему времени обнаружена также у *Dawsonia superba* R. Br. (Stetler, DeMaggio, 1976), но онтогенез ее у этого вида не прослежен и источник появления ламелл, как и у *S. lescurii,* не выявлен. Немногочисленные мембраны над плазмалеммой отмечены при появлении экзины у *D. pallidum* и *P. riparioides,* но в ходе дальнейшего ее развития никаких ламелл не обнаружено. Если вспомнить, что ламеллы, на которых аккумулируется спорополлевин у семенных растений, могут возникать при выходе пузырьков за пределы плазмалеммы (Rowley, Dunbar, 1967), нельзя отрицать возможности появления ламелл и у *A. rupestris,* но пока они не обнаружены, хотя пузырьки между .плазмалеммой и возникающей спородермой видны хорошо (рис. 2,*б*). Учитывая, что у семенных растений аккумуляция S-спорополленина на ламеллах, образованных протопластом споры, ведет к формированию не всей экзины, а лишь ее внутреннего слоя — эндэкзины, или нэкзины (Dickinson, 1976, 1982), и принимая во внимание, что ламеллы обнаружены пока у немногих мхов, следует признать выводы P. Olesen и G. S. Mogensen (1978) и R. C. Brown с соавторами (1982а) об обязательном участии трехслойных ламелл в построении экзины мхов преждевременными.

Первая попытка интерпретировать ультраструктуру зрелой спородермы мхов была предпринята B. M. Afzelius (1957), которая на полученных D. von Wettstein электронных микрографиях спор *F. hygrometrica* выделила интину и двуслойную экзину. Такую схему стратификации спородермы у этого вида принимает J. H. Monroe (1968), а I. Gfinther (1960) идет еще дальше, различая у *F. hygrometrica* экто- и эндосэкзину, экто- и эндонэкзину и интину. J. W. McClymont и D. A. Larson (1964), изучившие споры 9 видов мхов — представителей 9 родов 7 семейств, пришли к выводу, что в спородерме мхов есть 4 слоя: интина, промежуточный слой, экзиида и перина; два последних слоя соответствуют внутренней и внешней экзине, в понимании B. M. Afzelius. Под экзиной эти авторы понимают устойчивый к ацетолизу, гомогенный, не окрашивающийся водным, но окрашивающийся спиртовым раствором основного фуксина слой, обладающий средней «электронной плотностью», под периной — также устойчивый к ацетолизу, но обладающий очень большой, иногда неравномерной «электронной плотностью» слой; скульптурные элементы на поверхности спородермы могут быть сложены или только экзиной, или только периной или же экзина принимает участие в построении оснований скульптурных элементов. Сообщают также о наличии над периной еще одного слоя — рыхлой мембраны (Sorsa, 1976). P. Olesen и G. S. Mogensen, (1978), расчленяя спородерму мхов на интину, экзину и перину, утверждают, что не видят существенных различий в стратиграфии спородермы мхов и стенки пыльцевых зерен, хотя известно, что настоящую перину у семенных растений практически нельзя отграничить от экзины, в связи с чем и был предложен нейтральный термин скульптина (см. Кремп,

1967). L. Geneves (1971, 1972a,b, 1974) использует более «узкую» терминологию, различая в спородерме мхов лишь эндо- и экзоспорий (отмечая, правда, трехслойность последнего).

Понятно, что для установления родственных связей между какими-либо таксонами мхов по строению их спородермы необходимо проследить ее онтогенез, чтобы выявить гомологичные слои, для обозначения которых желательно использовать устоявшиеся в палинологии термины, не вкладывая в них новый смысл. К сожалению, ясности в вопросе происхождения и единообразия в наименовании устойчивых к воздействию ацетолизной смеси слоев спородермы мхов нет. Авторы, признающие наличие в спородерме мхов экзины и перины, по-разному объясняют происхождение экзины. Одни (например, Mogensen, 1981) полагают, что экзина строится протопластом споры, другие (например, Seabury, 1975 — щит. по Brown et al., 1982a) считают, что во всяком случае внешние слои экзины возникают из тапетума.

R. C. Brown с соавторами (1982a, b), выделяя в экзине *S. lescurii* три слоя, полагают, что внутренний ламеллятный слой формируется в центростремительном направлении протопластом споры, а материал для построения среднего и наружного слоев поступает извне. Большинство исследователей считают, что источник веществ для построения перины лежит вне споры, но H. V. Niedhart (1979) при этом отмечает, что у *F. hygrometrica* перина первоначально присутствует в виде частиц в сети из полисахаридов, заполняющей полость спорового мешка. На многих опубликованных микрографиях спородермы обращает на себя внимание отсутствие резкой грани между экзиной и периной, и часто на микрографиях одного вида мха в работах разных авторов эти слон имеют разную относительную толщину, а иногда и вовсе неотличимы один от другого по своей плотности.

Представляется, что полученные нами материалы по онтогенезу спородермы у *A. rupestris* позволяют по-новому оценить имеющиеся в литературе данные по развитию спородермы мхов и критически подойти к используемой терминологии. Микрографии, опубликованные в работах L. Geneves (1974), K. G. Jensen и R. L. Hulbary (1978) и некоторых других исследователей, не оставляют сомнения в том, что начальные этапы формирования спородермы у многих бриевых мхов протекают так же, как и у *A. rupestris,* т. е. в построении ее участвуют осмиофильные глобулы, появляющиеся в специальной стенке спороцита и межспоровых перегородках. Процесс превращения вещества этих оболочек в углеводороды типа предшественников спорополленина, безусловно, процесс постепенный, тем не менее высокая «электронная плотность» глобул свидетельствует, кажется, скорее о том, что они состоят из жироподобных веществ, а не из полисахаридов, как считает L. Genevês (1974). Исследования R. C. Brown и B. E. Lemmon (1981) показывают, что очень толстая и обладающая длинными шипиками экзина *T. longicollis:* образуется тогда, когда споры еще объединены в тетраду и окружены стенкой спороцита; при этом на опубликованных микрографиях четко видно, что периферическая зона экзины более «электронно-ллотная», чем глубже лежащие области экзины. По-видимому, у большинства изученных к настоящему времени мхов гомогенная экзина представляет собой результат слияния осмиофильных глобул и значительной трансформации слагающего их вещества. Иными словами, способ образования гомогенной экзины мхов не отличается, на наш взгляд, от устойчивого к ацетолизу рыхлого слоя спородермы *A. rupestris.*

Если у *T. longicollis* вся экзина формируется тогда, когда тетра-

споры еще находятся внутри оболочки спороцита, то анализ спорогенеза *A. rupestris* позволяет допустить и несколько иной способ формирования экзины, при котором внешвие ее слои возникают после дезинтеграции инициальных оболочек спороцитов. Не встречая теперь препятствия, слизистые вещества, составляющие матрикс специальных оболочек, набухают настолько, что заполняют всю полость спорового мешка в виде «электронно-прозрачной» массы, в которой рассеяны молодые тетрады, а также входившие в состав специальных оболочек фибриллы полисахаридов и осмиофильные глобулы. При этом часть новых глобул, а именно те, что видны в большом числе близ клеток тапетума у *A. rupestris* (рис. 3,а), или, например, у *Dicranum scoparium* Hedw. (Pettitt, 1966), может образоваться, по-видимому, не в результате биохимической перестройки специальных оболочек под воздействием выделяемых тетраспорами и клетками тапетума ферментов, а представлять собой продукт аггрегации веществ, выделяемых самими клетками тапетума.

По-видимому, невозможно отличить глобулы, образовавшиеся в специальной стенке до разрушения инициальной оболочки, от глобул, появляющихся после ее дезинтеграции в полости спорового мешка. А так как перисторием, или периной, следует называть слой, возникающий из периплазмодия (Сладков, 1967; Pettitt, 1966), который у мхов, кажется, отсутствует[1], представляется целесообразным ацетолизоустойчивый слой спородермы мхов, возникший в результате слияния осмиофильных глобул, гомологизировать с эктэкзиной (сэкзиной) микроспор семенных растений, которая сложена Т-спорополленином и образуется из глобул, откладываемых на поверхность микроспор извне (Dickinson, 1976, 1982). Если в спородерме мхов действительно есть слой, который, как полагают, возникает при центростремительном наложении трехслойных ламелл, образуемых протопластом споры (Brown et al., 1982a, b), то его целесообразно гомологизировать с эндэкзиной, или нэкзиной, семенных растений.

В таком случае у *Dawsonia* экзоспорий, или экзина, будет состоять, вероятно, почти полностью из эндэкзины, у *Sphagnum* к эндэкзине можно будет относить лишь внутренний, или А-слой экзины. У *Andreaea* и у большинства изученных к настоящему времени бриевых мхов, как и у некоторых семенных растений (Larson et al.,. 1962), экзина образована эктэкзиной, в которой в некоторых случаях, видимо, целесообразно различать два слоя, обладающие разной «электронной плотностью», и которые, как нам кажется, соответствуют экзине и перине, в понимании J. M. McClymont и D. A. Larson (1964), или внутренней и внешней экзине, в понимании B. M. Afzelius (1957). Данные электронно-микроскопического изучения спородермы *A. rupestris* в основном подтверждают схему стратиграфии экзины *Andreaea,* предложенную G. Erdtman (1965), который, изучив споры андреэи с помощью светового микроскопа, счел возможным выделить в опородерме этого мха сзкзину, состоящую из похожих на барабанные палочки стержней, и «нэкзину», беря этот термин в кавычки и допуская, что настоящей нэкзины у андреэи нет, а есть лишь «нэкзинные основания» стержней. С помощью электронного микроскопа установлено, что нэкзины нет, а есть сэкзина, но состоит она из сплющенных и сохранивших сфероидальную форму глобул, слившихся одна с другой в разной степени.

[1] В какой-то степени с периплазмодием можно сравнить продукты разрушения колонки и стенок спорового мешка к моменту созревания коробочки, но устойчивых к воздействию ацетолизной смеси полимеров при этом уже не образуется.

Не исключено, что не превратившиеся в спорополленин остатки содержимого спорового мешка и продукты разрушения стенки мешка и колонки могут отложиться на поверхности гладкой или обладающей скульптурой экзины или же заполнить полости между ее скульптурными элементами. Видимо, остатки подобных веществ покрывают поверхность глобул *A. rupestris,* возможно, из них же состоит и рыхлая мембрана, о которой упоминает P. Sorsa (1976). В какой-то мере такие отложения можно сравнить с пыльцевым клеем анемофильных растений (Hesse, 1981). Возможно, что у тех мхов, чьи споры разносятся насекомыми (например, Splachnaceae), есть и более мощные отложения типа пыльцевого клея на поверхности спор.

Споры большинства изученных к настоящему времени мхов обладают полярностью (Clarke, 1979). У некоторых полярность внешне хорошо выражена, но у большинства бриевых мхов полярность внутренняя (имеется в наличии апертурная область на проксимальном полюсе споры). Интина в зоне апертуры утолщена и часто сложно устроена, экЗ'Ина, напротив, в области апертуры утончается (см. литературу у Olesen, Mogensen, 1978; Brown, Lemmon, 1980c). Утолщение интины не отмечено у *F. limbatus,* но D. M. J. Mueller (1974) допускал, что полярность у этого вида может проявиться при прорастании спор.

Зрелые споры *A. rupestris* описывают как гетерополярные, атремные, или «скрытотрехлучевые», каталептные (Erdtman, 1965; Miyoshi, 1969; Boros, Já́rai-Komlodi, 1975). Но если снаружи у спор действительно иногда хорошо заметна область контакта с другими спорами той же тетрады, то на срезах спородермы локального утолщения интины и соответствующего ему утончения экзины не наблюдается. По мнению P. Olesen и G. S. Mogensen (1978), установить полярность из-за асимметрии спор трудно, для этого требуется большое число срезов одной споры. Но, думается, факт отсутствия внутренней полярности в спорах *A. rupestris* (рис. 4, *г)* объясняется не тем, что нам не попались удачно ориентированные срезы, а тем, что споры *Andreaea* ею вовсе не обладают. *Andreaea* принадлежит к небольшой группе эндоспорических мхов, первые стадии развития многоклеточного гаметофита которых протекают внутри споровой оболочки, а потому какого-либо механизма для разрыва оболочки в строго определенном месте и образования проростковой трубочки, видимо, не требуется.

Подводя итоги, отметим, что такие особенности онтогенеза спор и развития спородермы *A. rupestris,* как отсутствие специальной каллозной оболочки у спороцита, отсутствие специальных оболочек из полисахаридов у тетраспор, центробежный характер формирования экзины при отсутствии центростремительно откладываемых ламелл, сближают Andreaeaceae с бриевыми мхами и не позволяют видеть в адреэевых группу мхов, наиболее близко стоящую к печеночникам. Эти данные являются дополнительным доводом в пользу гипотезы о независимом происхождении мхов и печеночников, находящей подтверждение во множестве фактов (Miller, 1979; Schuster, 1979). По ультраструктуре своей спородермы, сложенной эктэкзиной, эндреэевые сходны со многими бриевыми мхами и, кажется, заметно отличаются от сфагновых.

THE STRUCTURE AND DEVELOPMENT OF THE SPORODERM IN *ANDREAEA RUPESTRIS* HEDW. (ANDREAEACEAE, MUSCI)

N. I. Filina, V. R. Filin

Summary

The sporocyte of *A. rupestris* is inclosed in the thin cellulose initial wall and thick special wall laing under the former. The matrix of the special wall consists of pectin substances and acid polysaccharides. The exine is developed by the osmiophilic plates and globules apparently originated as the result of biochemical transformation of the compounds of special wall and septa separated tetraspores. The mature spores sporoderm is composed by intine and exine; the apertural region and perine are absent. Acetolyse-unstable spore-sac content rests settled on the exine surface are comparable with the pollenkitt of angiosperms pollen grains. As to the structure of sporoderm and its developmental peculiarities Andreaeaceae are similar to Bryidae and apparently distinct from Sphagnidae.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Вехов В. Н., Богданова Н. Е. 1971. Флора Беломорской биологической станции Московского государственного университета. — Тр. Бот. сада Моск. ун-та, вып. 7. Кремп Г. О. 1967. Палинологическая энциклопедия. М. Сладков А. Н. 1967. Введение в спорово-пыльцевой анализ. M. Afzelius B. M. 1957. On new methods in physical cell research and their application in studies of pollen grains and spores. — In: G. Erdtman. Pollen and spore morphology/Plant taxonomy. (An introduction to palynology. II). Stockholm—N. Y. Boros A., Járai-Komlódi M. 1975. An atlas of recent european moss spores. Budapest. Brown R. C, Lemmon B. E. 1980a. Ultrastructure of sporogenesis in a moss, *Ditrichum pallidum.* I. Meiotic prophase. — Bryologist, vol. 83, N 2. Brown R. C, Lemmon B. E. 1980b. Ultrastructure of sporogenesis in a moss, *Ditrichum pallidum.* II. Metaphase I to the tetrad. — Bryologist, vol. 83, N 2. Brown R. C, Lemmon B. E. 1980c. Ultrastructure of sporogenesis in a moss, *Ditrichum pallidum.* III. Spore wall formation. — Amer. J. Bot., vol. 67, N 6. Brown R. C, Lemmon B. E. 1981. Aperture development in spores of the moss, *Trematodon longicollis* Mx. — Protoplasma, vol. 106, N 3—4. Brown R. C. et al. 1982a. Spore wall development in *Sphagnum lescurii.* — Can. J. Bot., vol. 60, N 11. Brown R. C et al. 1982b. Spore wall ultrastructure of *Sphagnum lescurii* Sull. — Rev. Palaeobot. and Palynol., vol. 38. N 1/2. Clarke G. C S. 1979. Spore morphology and bryophyte systematics. — In: Bryophyte systematics. London. Dickinson H. G. 1976. Common factors in exine deposition. — In: The evolutionary significance of the exine. London—N. Y. Dickinson H. G. 1982. The development of pollen. — Rev. Cytol. Biol. veget. — Bot., t. 5, N 1. Erdtman G. 1965. Pollen and spore morphology/Plant taxonomy. Gymnospermae, Bryophyta. (Text). (An introduction to palynology. III). Stockholm. Éyme J., Suire S. 1969. Ultrastructure des cellules sporogenes des Mousses: observations sur le plastidome et le chondriome. — Compt. rend. Acad. Sci., Ser. D, t. 268. Geneves L. 1971. Mise en place de polysaccharides membranaires dans le tissu sporogene de *I'Hypnum rusciforme* (Hypnacees) au cours de la phase de proliferation et au debut de la differentiation. — Compt. rend. Acad. Sci., Ser. D, t. 273. Geneves L. 1972a. Aspects ultrastructuraux de la formation de Fenveloppe des spores chez *I'Hypnum rusciforme* (Hypnacees). — Compt. rend. Acad. Sci., Ser. D, t. 275. Geneves L. 1972b. Étude cytochimique de la genese des parois intersporales pendant la meiose, chez *I'Hypnum rusciforme.* — Compt. ren. Acad. Sci., Ser. D, t. 274. Geneves L. 1974. Caracteres ultrastructuraux et cytochimiques de l'enveloppe muciligineuse des meiocytes d'une bryophyte: le *Platyhypnidium riparioides.* — In: Electron microscopy 1974, vol. 2. Canberra. Gunther I. 1960. Elektronenmikroskopische Untersuchungen an der keimenden Spore von *Funaria hygrometriica.* — J. Ultrastructure Res., vol. 4, N 3—4. Hesse M. 1981. The fine structure of the exine in relation to the stickiness of angiosperm pollen. — Rev. Palaeobot. and Palynol., vol. 35, N 1. Jarvis L. R. 1974. Electron microscope observations on spore wall development in *Funaria hygrometrica.* — In: Electron microscopy 1974, vol.2. Canberra. Jensen K. G., Hulbary R. L. 1978. Chloroplast development during

sporogenesis in six species of mosses. — Amer. J. Bot., vol. 65, N 8. Lal M., Chauhan E. 1982. Cytochemical studied on sporogenesis in *Physcomitrium cyathicarpum* Mitt. Nature of the spore mother cell wall. — Cryptogamie, Bryol. et Lichénol., t. 3. Larson D. A. et al. 1962. An electron microscopic study of exine stratification and fine structure. — Pollen et Spores, vol. 4, N 2. McClymont J. W., Larson D. A. 1964. An electron-microscopic study of spore wall structure in the Musci. — Amer. J. Bot., vol. 51, N 2. Miller H. A. 1979. Phylogeny and distribution of the Musci. — In: Bryophyte systematics. Syst. Assoc. Spec, vol. 14. London. Miyoshi N. 1969. Light- and electron-microscopic studies of spores in the Musci. 1. *Andreaea rupestris* var. *fauriei, Buxbaumia aphylla, Pogonatum sphaerothecium* and *Polytrichum commune.* — Hikobia, vol. 5, N 3—4. Mogensen G. S. 1981. The biological significance of morphological characters in Bryophyta. — Bryogist, vol. 84, N 2. Monroe J. H. 1968. Light- and electron-microscopic observation on spore germination in *Funaria hygrometrica.* — Bot. Gaz., vol. 129, N 4. Mueller D. M. J. 1974. Spore wall formation and chloroplast development during sporogenesis in the moss *Fissidens limbatus.* — Amer. J. Bot., vol. 61, N 5. Niedhart H. V. 1979. Comparative studies of sporogenesis in bryophytes. — In: Bryophyte systematics. Syst. Assoc. Spec. Vol. 14. London. Olesen P., Mogensen G. S. 1978. Ultrastructure, hystochemistry and notes on germination stages of spores in selected mosses. — Bryologist, vol. 81, N 4. Paolillo D. J., Jr. 1964. The plastides of *Polytrichum commune.* I. The capsule at meiosis. — Protoplasma, vol. 58, N 4. Pettitt J. M. 1966. Exine structure in some fossil and recent spores and pollen as revealed by light and electron microscopy. — Bull. British Mus. (N. H.), Geology, vol. 13, N 4. Rowley J. R., Dunbar A. 1967. Sources of membranes for exine formation. — Svensk bot. Tidskr., Bd 61, H. 1. Schuster R. M. 1979. The phylogeny of the Hepaticae. — In: Bryophyte systematics. Syst. Assoc. Spec. Vol. 14. London. Sorsa P. 1976. Spore wall structure in Mniaceae and some adjacent bryophytes. — In: The evolutionary significance of the exine. London—N. Y. Stetler D. A., DeMaggio A. E. 1976. Ultrastructural characteristics of spore germination in the moss *Dawsonia superba.* — Amer. J. Bot., vol. 63, N 4.

Поступила в редакцию
20.01.83

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. БИОЛ., 1984, Т. 89, ВЫП. 3

УДК 581.45:582.949.27

ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ПОЧЕК И ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ SALVIA L. (СЕМЕЙСТВО LAMIACEAE)

Е. С. Каламбет

Виды рода *Salvia* довольно широко распространены в тропиках «субтропиках Старого и Нового Света (Попов, 1940, 1958а, б). Основная же их масса, как и прочих внетропических губоцветных, приурочена к области Древнего Средиземья (Scharfetter, 1953; Камелин, 1973), флора которого сформировалась в конце миоцена — начале плиоцена в условиях возрастающей сухости климата и похолодания после исчезновения древнего моря Тетис. Эволюция этой флоры шла в направлении ксерофитизации, геофилизации и эфемеризации (Лавренко, 1938; Пояркова, 1939; Попов, 1958а, б). Характерная особенность средиземноморского климата, в условиях которого формировалась соответствующая флора, — сочетание жаркого и засушливого лета и мягкой зимы.

По мнению М. Г. Попова (1940), предками рода *Salvia* были производные древних тропических Acanthaceae, принадлежавших к флоре Вельвичии. По ритму развития виды рода *Salvia* относят к типу «Asperula», объединяющему растения с вынужденным покоем (Scharfetter, 1953).

В Советском Союзе виды рода *Salvia* распространены преимуще-