

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЕРИЦИКЛА СТЕБЛЕЙ ГВОЗДИЧНЫХ В СВЯЗИ С ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИЕЙ ПОБЕГОВ

А. А. Котов, Л. И. Лотова

Изучены особенности перичикла в стеблях 22 видов гвоздичных. Выявлены 3 типа его строения: неодревесневающий, одревесневающий (склеренхимный) и переходный с единичными или немногочисленными одревесневшими клетками. Все типы перичикла отмечены у представителей подсемейства Alsinoideae, одревесневающий — у представителей подсемейств Silenoideae и Paronychioideae.

The peculiarities of pericycle of 22 Caryophyllaceae species stems have been studied. Three types of its structure were revealed: a nonlignescens, a lignescens (sclerenchymatous) and a transitional which has single or not numerous lignescens cells. Alsinoideae species have all types of pericycle, Silenoideae and Paronychioideae species have sclerenchymatous one.

Главная задача систематической анатомии растений, основы которой заложены Золендером [7], состоит в выявлении признаков, присущих представителям того или иного таксона независимо от его ранга. В руководствах по систематической анатомии наибольшее внимание уделено анализу структурных признаков разных семейств цветковых растений [5—7].

Важной особенностью семейства Caryophyllaceae считают наличие в стеблях хорошо развитой склеренхимы, расположенной на поперечных срезах кольцом вокруг цилиндра проводящих тканей. Эту склеренхиму вместе с подстилающей ее паренхимой относят к перичиклу [2, 4, 6]. Сведения о наличии у гвоздичных склеренхимного перичикла получены главным образом на основании изучения стеблей репродуктивных побегов у ограниченного числа видов.

По составу жизненных форм семейство Caryophyllaceae неоднородно. Наряду с широко распространенными многолетними в нем встречаются двулетние и однолетние растения с неодинаковыми ритмами развития и направления роста побегов. Естественно предположить, что не только у разных видов, но и в пределах одного растения стебли вегетативных и репродуктивных побегов могут различаться анатомическим строением, в частности степенью развития в них механической ткани. Для проверки этого предположения мы провели сравнительно-анатомическое исследование 22 видов гвоздичных из 3 подсемейств: Alsinoideae (мокрничные) — *Arenaria biebersteinii* Schlecht., *A. serpyllifolia* L., *Cerastium holosteoides* Fries, *Moehringia trinervia* (L.) Clairv., *Scleranthus annuus* L., *Stellaria nemorum* L., *S. media* (L.) Vill., *S. holostea* L., *S. graminea* L.; Paronychioideae (приноготковые) — *Spergula arvensis* L., *Spergularia rubra* (L.) J. et C. Presl, *Herniaria glabra* L.; Silenoideae (смолевковые) — *Silene pratensis* (Rafn) Gordon et Gren., *S. vulgaris* (Moench) Garcke, *Coronaria flos-cuculi* (L.) A. Br., *Cucubalus baccifer* L., *Gypsophila muralis* L., *G. paniculata* L., *G. altissima* L., *Dianthus barbatus* L., *D. deltoides* L., *Saponaria officinalis* L.

Особенности побегообразования изучали в природе на живых растениях, растущих в Подмосковье. Для анатомического анализа использовали стебли вегетативных и цветоносных побегов, а также побеги ювенильных растений (*D. barbatus*, *D. deltoides*, *Saponaria officinalis*, *Cerastium holosteoides*), выращенных из семян в закрытом грунте. Материал собран в Московской, Рязанской (*Arenaria biebersteinii*, *Herniaria glabra*) и Липецкой (*Cucubalus baccifer*, *Gypsophila*) областях.

Анатомические исследования проводили по общепринятой методике на поперечных и продольных срезах, окрашенных гистологическими красителями — гематокси-

лином, кризидовым фиолетовым [1] — или обработанных флороглюцином и соляной кислотой для более четкого выявления одревесневших элементов, а также раствором йода в водном растворе йодида калия для обнаружения запасного крахмала. Форму клеток склеренхимы изучали на мацерированном материале. Мацерацию проводили по способу Манжена [1] Полного разъединения волокон склеренхимы достигали дополнительной обработкой мацерированного материала 30 %-ной хромовой кислотой в течение 1—2 мин.

Большинство изученных нами представителей подсемейства мокричных — многолетники, имеющие систему длинных симподиальных побегов (*Cerastium holosteoides*, *Stellaria holostea*, *S. graminea*) Главные побеги заканчиваются конечными цветками сложных дихазидальных соцветий. Такие растения Т. И. Серебрякова [3] относит ко II модели травянистых форм.

Сначала побеги ортотропные, по мере нарастания их нижние, вегетативные части лежат и укореняются, образуя придаточные корни. К осени верхняя, репродуктивная часть побега отмирает, а в пазухах листьев следующей части побега формируются почки возобновления, из которых на следующий год образуются новые побеги. У *Stellaria holostea* они двух типов: вегетативные и репродуктивные. Последние всегда ортотропные, сразу после окончания плодоношения они отмирают. Вегетативные побеги в основании плагитропны. К концу вегетации по всей длине побега в пазухах листьев развиты почки возобновления. Верхняя, ортотропная часть вегетативного побега зимой лежит под давлением толщи снега. Иногда из пазушных почек вегетативного побега в конце лета развиваются так называемые ивановы побеги, верхушки которых превращаются в почки репродуктивных побегов будущего года. Таким образом, у *S. holostea*, как и у *S. graminea*, некоторые побеги могут развиваться по типу озимых. У *Moehringia trinervia* в первый год жизни развивается плагитропный вегетативный побег. После перезимовки он некоторое время продолжает рост, а затем формирует ортотропную репродуктивную часть, заканчивающуюся соцветием. Таким образом, у мериингии цветоносный побег появляется только на второй год жизни. После окончания плодоношения все растение отмирает. У *Arenaria serpyllifolia*, *Scleranthus annuus*, *Stellaria media* вегетативные части главных побегов также плагитропны, а концы репродуктивных, обычно сильно разветвленных побегов всегда ортотропны. Эти растения отмирают в первый год жизни.

Те же особенности побегообразования присущи однолетникам из подсемейства припоготовых (*Spergularia rubra*, *Spergula arvensis*)

Из исследованных нами видов подсемейства смолевковых только *Gypsophila muralis* — однолетник, остальные — розеточные многолетники (I жизненная форма, по Т. И. Серебряковой [3]) с одним или двумя типами побегов. Первую группу составляют растения, образующие только ортотропные репродуктивные побеги (*Silene pratensis*, *S. vulgaris*, *Coronaria flos-cuculi*, *Gypsophila altissima*), вторую — растения, имеющие и репродуктивные, и вегетативные побеги. У *Saponaria officinalis* все побеги ортотропные, у видов *Dianthus* вегетативные побеги плагитропные.

Учитывая морфологические особенности растений, мы исследовали анатомию стеблей однолетних и многолетних вегетативных побегов, а также репродуктивных побегов или соответствующих им частей единого монокарпического побега.

Схемы анатомического строения стеблей у всех растений одинаковы и не зависят от функциональной специализации побегов. В поперечном сечении стебли округлые (*Cerastium holosteoides*, *Moehringia trinervia*, *Stellaria nemorum*), многоугольные (*Coronaria flos-cuculi*, *Dianthus barbatus*) или ромбические с сильно выступающими ребрами (*Stellaria holostea*)

Эпидерма имеет устьица и хорошо развитую мелкобугорчатую кутикулу. Первичная кора обычно паренхимная, состоящая из 3—6 слоев,

наружные из которых сложены хлорофиллоносными клетками. В пазухе части побега первичная кора, как правило, толще, чем в верхней (рис. 1) Самый внутренний слой первичной коры дифференцирован в крахмалоносное влагалище либо представляет собой единственный нехлорофиллоносный слой (*Spergularia*, *Spergularia*, репродуктивные побеги некоторых мокричных, побеги смолевковых) У звездчаток (*Stellaria*) эпидерма и прилегающие к ней 1—3 слоя паренхимных клеток первичной коры нередко одревесневают В ребрах стебля *S. holostea* расположена ткань, напоминающая колленхиму, но угловые утолщения стенок в ней слабо выражены. Стебли вегетативных побегов имеют типичную эндодерму с поясками Каспари, у *S. graminea* в некоторых клетках их нет

Наружная часть центрального цилиндра — перикцикл — состоит из одревесневших и (или) неодревесневших клеток. Подробнее его строение мы рассмотрим ниже.

Топографические особенности проводящей системы определяет характер прохождения по стеблю листовых следов. У всех изученных видов узел однолакунный. У *Saroparia officinalis* листовой след, войдя в стебель, проходит, не ветвясь и не соединяясь с другими следами, 2 междоузлия. В лакуе третьей пары листьев он разветвляется на 2 пучка, каждый из которых соединяется с ранее образовавшимися синтетическими пучками. У *Stellaria graminea* листовой след также проходит 2 междоузлия, но может раздваиваться, не доходя до узла третьей пары листьев. Ранее возникшие синтетические пучки также разветвляются на 2 пучка, каждый из которых соединяется с одним из ответвлений листового следа. Так возникает синтетический пучок II порядка. На стадии первичного строения листовые следы и синтетические пучки различаются степенью развития в них протоксилемы и диаметрами сосудов метаксилемы: площади просветов сосудов метаксилемы в синтетических пучках II порядка вдвое больше, чем в листовых следах, вошедших в стебель и проходящих первое междоузлие.

Большинству исследованных видов свойственно пучковое строение проводящей системы, при этом общее число пучков на поперечных срезах варьирует чаще всего от 4 до 12. У некоторых мокричных проводя-

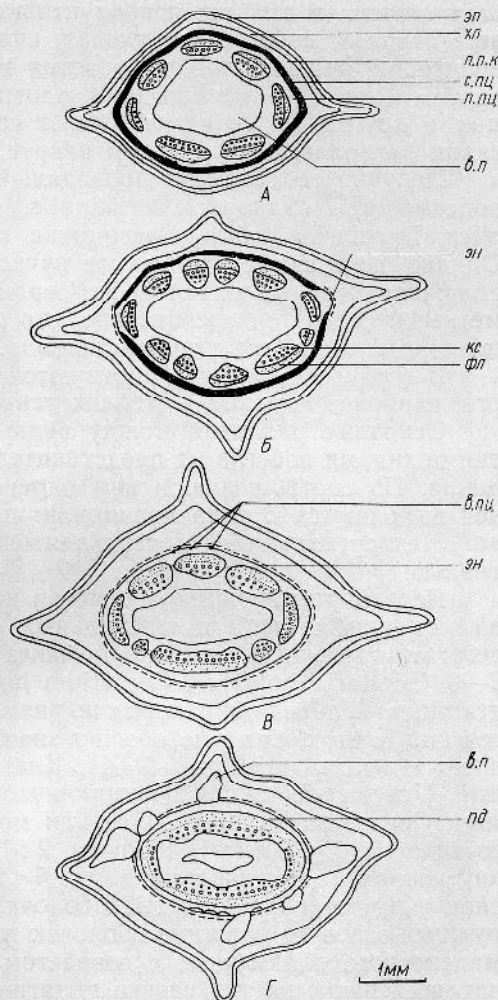


Рис. 1. Схемы строения стебля *Stellaria holostea* в разных местах побега. А, Б, В — I, II, III междоузлия под соцветием; Г — междоузлие вегетативной, плагнотропной части побега.

в.п — воздухоносная полость, в.пц — перикциклические волокна, кс — ксилема, пд — перидерма, п.п.к — паренхима первичной коры, с.пц — склеренхима перикцикла, фл — флоэма, хл — хлоренхима, эн — эндодерма, эп — эпидерма, п.пц — паренхима перикцикла

щая система в стеблях репродуктивных побегов пучковая, а в стеблях вегетативных побегов непучковая, сплошная. Так, у *Stellaria graminea* во втором междоузлии от соцветия может быть 11—12 пучков, в четвертом и пятом — их обычно 4, плотно прижатых друг к другу, в седьмом и других, более удаленных от соцветия междоузлиях проводящие ткани располагаются кольцом вокруг сердцевинны (см. рис. 1).

Непучковое строение проводящей системы встречается в каждом подсемействе (*Saponaria officinalis*, виды *Gypsophila*, *Cucubalus baccifer*, *Herniaria glabra*, *Spergularia rubra*, *Scleranthus annuus* и др.) Однако, по существу, это то же пучковое строение, но пучки настолько сближены, что разделяющие их сердцевинные лучи практически не заметны, и создается впечатление, что в стеблях этих растений проводящие ткани составляют полый цилиндр.

В сердцевине обычно образуются респираторные воздухоносные полости, наиболее крупные в стеблях репродуктивных побегов.

Основные различия между видами, а также между морфологическими типами побегов их представителей наблюдаются в строении перидикла. По соотношению в нем одревесневшей и недревесневшей тканей выявляются 3 типа перидикла: недревесневающий, одревесневающий (склеренхимный) и переходный со слабо развитой механической тканью.

Первый тип перидикла отмечен нами у представителей подсемейства мокричных (побеги ювенильных растений, вегетативные побеги и вегетативные части монокарпических побегов) Перидикл состоит из 2—3 (*Stellaria holostea*, *Cerastium holosteoides*) или 5—6 (*Stellaria graminea*) слоев, одинаковых по размерам, многоугольных в поперечном сечении клеток, которые обычно значительно мельче клеток крахмалоносного влагалища (рис. 2, А). Клетки перидикла обычно прозенхимные. Отношение длины перидиклических клеток к длине клеток крахмалоносного влагалища более или менее постоянно у растений каждого вида. $7 \cdot 1$ у *Stellaria holostea*, $2 \cdot 1$ у *Cerastium holosteoides*. Клетки внутренних слоев перидикла в 1,5—2 раза короче клеток наружного слоя и имеют более толстые оболочки. В молодых стеблях клетки наружных слоев по толщине оболочек почти не отличимы от клеток крахмалоносного влагалища; с возрастом их оболочки утолщаются, но не одревесневают, клетки слегка вытягиваются в тангентальном направлении и на поперечных срезах внешне напоминают пластинчатую колленхиму.

Второй тип перидикла обнаружен нами во всех типах побегов представителей подсемейств смолевковых и приноготковых, а также в репродуктивных побегах или репродуктивных частях монокарпических побегов мокричных. Наружная зона перидикла состоит из типичной склеренхимы, внутренняя — из паренхимы (рис. 2, Б). Склеренхима может быть однослойной, например в нижних междоузлиях репродуктивных частей побегов *Moehringia trinervia*, в побегах ювенильных растений *Dianthus barbatus* (рис. 2, Г), *D. deltoides*, *Saponaria officinalis*, 5—7-слойной, как у *Cucubalus baccifer*, видов *Silene*, *Saponaria officinalis*. Наиболее мощная склеренхима развивается под соцветием. У *Herniaria glabra* слой склеренхимы обычно прерывистый. У мокричных и приноготковых склеренхима развита слабее, чем у смолевковых. Исключение составляет *Arenaria biebersteinii*, по степени развития склеренхимы не уступающая смолевковым.

В поперечном сечении клетки склеренхимы шестиугольные или округло-угловатые, наружные клетки мельче внутренних. У *Gypsophila muralis* очертания и размеры поперечных сечений клеток склеренхимы разные.

Склеренхима состоит из волокон, которые в 10—12 раз длиннее примыкающих к ним клеток крахмалоносного влагалища. В оболочках мацерированных волокон хорошо видны штрихообразные поры, ориен-

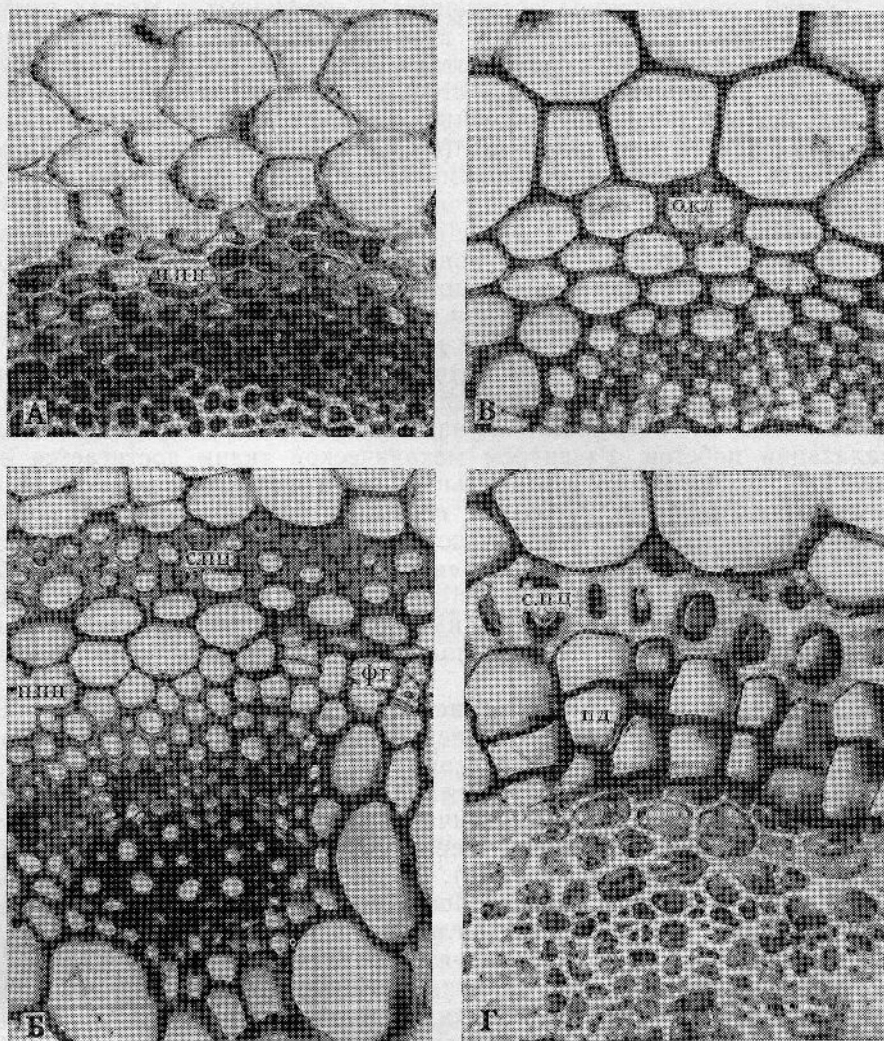


Рис. 2. Типы перициклов в стеблях гвоздичных. *A—B—Cerastium holosteoides*; *Г—Dianthus barbatus*: *A* — I тип перицикла в вегетативной части побега; *B* — II тип перицикла в репродуктивной части побега; *B* — III тип перицикла в месте перехода вегетативной части побега в репродуктивную; *Г* — молодая перидерма в стебле ювенильного растения:

о. кл. — одиночная одревесневшая клетка, *пд* — перидерма, *н. пц* — неодревесневший перицикл, *п. пц* — паренхима перицикла, *с. пц* — склеренхима перицикла, *фг* — начало образования феллогена

тированные косо к продольной оси волокна. Внутренние клетки склеренхимы в 2—3 раза короче наружных, их конечные стенки горизонтальные или слегка наклонные. Эти клетки граничат с перициклической паренхимой, число слоев которой не коррелирует с числом слоев склеренхимы. На продольных срезах паренхимы клетки имеют прямоугольные очертания, их длина в 3—5 раз превышает ширину

В стеблях с однослойной склеренхимой паренхимные клетки по размерам поперечных сечений обычно мельче клеток склеренхимы и первичной коры, но иногда они очень крупные. Наиболее мелкие клетки граничат с флоэмой. В стареющих репродуктивных побегах оболочки паренхимных клеток, за исключением клеток самых внутренних слоев, немного утолщаются и одревесневают, четкая граница между склеренхимой и паренхимой перицикла исчезает

Третий тип перицикла встречается у мокричных в местах перехода вегетативных частей побегов в репродуктивные. От предыдущего этот тип перицикла отличается отсутствием склеренхимной арматуры в листовых следах, вошедших в стебель из листа близлежащего узла. В листовых следах, расположенных ближе к соцветию, развиваются единичные или немногочисленные (см. рис. 2, В) волокна склеренхимы, еще ближе к соцветию склеренхима дугообразно огибает снаружи листовые следы и синтетические пучки, располагаясь в один (*Cerastium holosteoides*) или в два (виды *Stellaria*) слоя. Еще ближе к соцветию склеренхима располагается на поперечных срезах стеблей кольцом. У *Stellaria media* замкнутое кольцо склеренхимы не образуется даже в первом междоузлии под соцветием, но над пучками развиваются однослойные «колпачки» механической ткани.

Таким образом, результаты наших исследований показали, что тип строения перицикла, определяемый степенью развития в нем механической ткани, в большинстве случаев зависит от функциональной специализации побегов. Развитием механической ткани достигается возможность поддержания вертикальной ориентации, что важно для репродуктивных побегов. Поднятие цветков, а затем и плодов над поверхностью почвы создает лучшие условия для опыления цветков и рассеивания семян. Отсутствием склеренхимы в вегетативных побегах мокричных, даже если они, как у *Stellaria holostea*, ортотропны, объясняется их склонность к полеганию, имеющему важное приспособительное значение, так как оно обеспечивает благоприятные условия для перезимовки.

С возрастом в перицикле происходят изменения, связанные с заложением феллогена и формированием перидермы. Феллоген закладывается в самом паружном слое паренхимной зоны перицикла по всей его окружности. Перидерма образуется в полегающих частях побегов независимо от типа перицикла до окончания вегетации (*Stellaria graminea*) или на следующий год после перезимовки (*S. holostea*, *Cerastium holosteoides*, *Moehringia trinervia*). У звездчаток вегетативные побеги с перидермой живут до 3 лет. После развития перидермы первичная кора разрушается и сбрасывается на следующий год либо сохраняется еще в течение одного года, образуя на поверхности стебля плотный чехол, на третий год она обычно сгнивает. Заложение феллогена и формирование перидермы наблюдается не только у взрослых многолетних растений, но и в полегающих частях побегов однолетников (*Scleranthus annuus*), а также у ювенильных растений *Dianthus barbatus* и *D. deltoides* в первый год их жизни.

В заключение отметим, что при анатомических исследованиях разных представителей того или иного таксона с целью выявления общих признаков, имеющих диагностическое или таксономическое значение, следует учитывать их возможную варибельность у разных жизненных форм в связи с функциональной и морфологической специализацией изучаемых органов. Склеренхимный перицикл, который обычно рассматривают как один из стойких диагностических признаков гвоздичных, встречается у представителей всех подсемейств, но у мокричных его развитие ограничено только репродуктивными побегами или репродуктивными участками монокарпических побегов.

Литература

1. Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М.: Высш. школа, 1960.
2. Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М.: Сов. наука, 1949.
3. Серебрякова Т. И. О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений. — Журн. общ. биологии, 1983, т. 44, № 5, с. 579.
4. Kausmann В. Pflanzenanatomie unter besonderer Berücksichtigung der Kultur und Nutzpflanzen. Jena, 1963.

5. Metcalfe C. R. Anatomy of the Monocotyledons. Oxford, 1960, v. 1 — Gramineae, 1961, v. 2 — Palmae.
6. Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of Dicotyledons. Oxford, 1950.
7. Solereder H. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 14 апреля 1987 г.

УДК 581.55+581:632.51

БОТАНИКА

О НЕКОТОРЫХ ОСОБЕННОСТЯХ СЕГЕТАЛЬНОЙ ФЛОРЫ У ВЕРХНЕЙ ГРАНИЦЫ ЗЕМЛЕДЕЛИЯ В УКРАИНСКИХ КАРПАТАХ

Ф. Д. Гамор

Обследованы посевы основных сельскохозяйственных культур у верхней границы земледелия в Украинских Карпатах. В посевах выявлено 130 сегетальных видов из 26 семейств. Относительно суровые природно-климатические условия определяют особенность видового состава засорителей. Среди них преобладают многолетники, виды-апофиты лесного и горно-лугового происхождения. На характер засорения влияют экспозиция склонов, избыточное увлажнение и повышенная кислотность почв.

Crops of the main cultures of the upper agricultural border in the Ukrainian Carpathians have been investigated. 130 segetal species from 26 families have been revealed in crops. Comparatively severe natural and climatic conditions determine the peculiarity of specific composition of the weeds. Perennials, apophyte species of forest and mountain-meadow origin prevail over them. The exposition of the slopes, a redundant moistening and elevated soil acidity influence the character of weeds.

Широкое применение химических средств, в частности для борьбы с сорняками, не дает нужных результатов, более того, приводит к нежелательным экологическим последствиям [3, 4, 7, 10]. Гербициды отравляют продукты питания, отрицательно влияют на биологическую активность почв, на микрофлору и полезную фауну. Появляется опасность распространения устойчивых к ним сорняков [11]. Сказанное свидетельствует о необходимости поиска эффективных агробиологических методов для ограничения численности сорных растений. Несомненно, эти методы должны быть основаны на эколого-ценотических закономерностях сегетальных сообществ.

Определяя первоочередные задачи агрофитоценологии, Н. Е. Воробьев [4] на первое место ставит изучение флористического состава сорняков в различных географических районах, сельскохозяйственных культурах.

Агрофитоценозы Украинских Карпат изучены крайне слабо. В литературе [2, 6, 9] содержатся лишь отдельные сведения об их видовом составе. В настоящем сообщении анализируется характер засорения полевых культур этого региона в пределах верхней границы земледелия.

В 1985 г. обследованы посевы основных культур, размещенных на высотах от 600 до 1200 м над уровнем моря в Тячевском, Раховском, Яремчанском районах Закарпатской и Ивано-Франковской областей. Выполнено 68 геоботанических описаний, в том числе 42 на южных и 26 на северных склонах различной крутизны.

Климатические и почвенные условия здесь существенно отличаются от таковых в низменных районах. С увеличением абсолютной высоты над уровнем моря меняется температурный режим (в среднем на 1,1°C на каждые 100 м), увеличивается количество атмосферных осадков от 636 мм (в равнинной зоне Закарпатья) до 1411 мм (в горных районах), вегетационный период соответственно сокращается с 225—241 до 90—100 дней [1]. Основу почвенного покрова составляют горно-луговые, горно-подзолистые и горно-лесные кислые почвы (рН 4,2—5,0)