

Итак, большой жизненный цикл многолетнего растения цимбидиума складывается из малых циклов вегетативных и репродуктивных побегов, продолжительность жизни которых составляет 9—12 лет (вегетативный) и 4 года (репродуктивный). На местах отмерших вегетативных побегов образуются разрывы в цепи побегов, составляющих единое вегетативное тело растения, происходит его партиципация, и растение превращается в клон. В культуре обычно выращиваются части клона из 4—5 вегетативных побегов (рис. 2, А), 2—3 из которых находятся в возрасте, когда они способны давать генеративные побеги.

Е. А. Sedova, Т. М. Tcherevtchenko

THE BIOLOGY OF *CYMBIDIUM HUBRIDA* HORT. DEVELOPMENT IN GREENHOUSE CULTURE

As a result of *Cymbidium hybrida* seeds germinating and seedling growing on Knudson medium up to two years, the juvenile period lasts 3—5 years, 7% of seedling is flowering in the third year. The embryo stem (protocorm), dying in the first year, the main vegetative shoot and lateral innovation shoots, on which the first floral sprouts initiate as lateral ones, develop successively. The adult plant is a basis—impodial system of vegetative (rooting) and reproductive sprouts. Each vegetative sprout life cycle lasts 9—12 years, and the reproductive one — 4 years. The intrabud phase of sprouts development lasts 2 years, the vegetation of vegetative sprout — 4 years, and of the floral one (including flowering and fruiting) — 2 years. Then the vegetative sprout lives 3—6 years exhausting and dying gradually, and floral sprout dies immediately after flowering and fruiting.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Поддубная-Арнольди В. А. 1976. Цитоэмбриология покрытосеменных растений. М. Поддубная-Арнольди В. А., Селезнева В. А. 1957. Орхидеи и их культура. М. Роост В. В. 1979. Биологические основы культуры орхидей рода *Cymbidium* Sw. Автореф. канд. дис. Тарту. Роост В. В. 1982. Некоторые проблемы культуры орхидей *Cymbidium* Sw. — В кн.: Ботанические сады Прибалтики. Рига, с. 208—220. Роост В. В. 1983. Распространение и экология *Cymbidium* Sw. Охрана и культивирование орхидей. Киев, с. 61—62. Седова Е. А. 1982. К вопросу о жизненных циклах многолетних травянистых растений типа луковичных и клубнелуковичных геофитов. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол., № 4, 28—34. Тахтаджян А. Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. — М.—Л. Черевченко Т. М. 1983. Ювенильное развитие *Cymbidium hybr.* Охрана и культивирование орхидей. Киев, с. 66—69. Черевченко Т. М., Седова Е. А. 1983. Малый цикл развития *Cymbidium hybr.* Охрана и культивирование орхидей. Киев, с. 63—65. Экспериментальный морфогенез цветковых растений. 1972. Под ред. Ф. М. Куперман. М. Vacin E. 1952. Growth and flowering of *Cymbidium* in their original habitats. — Amer. Orch. Soc. Bull., 21, N 8, 601—613. Went F. 1957. The experimental control of plant growth. N. Y.

Поступила в редакцию
22.02.84

ВЕСТН. МОСК. УН-ТА. СЕР. 16. БИОЛОГИЯ, 1985, № 3

УДК 582.675.3 : 581.461

Р. П. Барыкина, Н. В. Чубатова

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ ЦВЕТКА *NANDINA DOMESTICA* THUNB. (Berberidaceae)

В настоящем сообщении излагаются результаты морфолого-анатомического исследования цветка нандины — представителя монотипного рода *Nandina* Thunb., строение которого вызывает разногласия,

что затрудняет оценку таксономического статуса рода и его связей с другими представителями семейства барбарисовых. Разногласия касаются в первую очередь числа и характера расположения чашелистиков (Тахтаджян, 1970; Тахтаджян, Косенко, 1980; Eichler, 1875; Нерко, 1965), наличия нектарников, природы лепестков, структуры гинецея (Кузнецов, 1936; Иванова, Аветисян, 1953; Имс, 1964; Prantl, 1891; Chapman, 1936; Eckardt, 1937; Ohwi, 1965).

В соцветии нандины — терминальной брактеозной многоцветковой закрытой метелке (рис. 1, А) 20—40 см длиной — насчитывается до шести порядков ветвления. Брактеи мелкие, чешуевидные, узкоячевидные. Для цветка характерен морфологически слабодифференцированный на чашечку и венчик околоцветник с мутовчатым расположением частей (мутовки 3-членные), 6 тычинок, супротивных лепесткам, и псевдомономерной гинецей.

Околоцветник в бутоне сначала зеленый, позднее белый; у цветков, раскрывающихся осенью, с антоцианом. Многочисленные чашелистики и 6 лепестков морфологически сходны с верховыми листьями (рис. 1, Б—Д). Брактейная природа обеих частей околоцветника подтверждается и нодальной анатомией. Следы брактеей однопучковые, у чашелистиков (рис. 1, Е) и лепестков (рис. 1, Ж) они возникают в виде ответвлений двух соседних пучков стелы цветоложа, вскоре сливающихся в один, узлы однолакунные.

Чашечка, включающая 10—11 мутовок, в основании со следами спирального расположения членов. По анатомической структуре чашелистики также тождественны брактеем, но несколько крупнее и толще (рис. 1, К, М), с более развитой проводящей системой. Эпидермальные клетки узкие, вытянутые вдоль чашелистика, с толстой кутикулой, прямыми или слабоволнистыми антиклинальными и заметно утолщенными внешними тангетальными стенками (рис. 1, Н), по краю образующие, как и у брактеей (рис. 1, Л), зубчики и сосочки; на абаксиальной поверхности развиваются устьяца. Мезофилл 10—11-слойный (рис. 1, М), палисадная ткань отсутствует, вместо нее под верхним эпидермисом, дифференцируется многослойная склеренхима, обуславливающая жесткость чашелистиков. Она представлена живыми волокнами и склереидами, которые имеют толстые, быстро лигнифицирующиеся оболочки, свободны от хлоропластов, содержат сахара и многочисленные сложные (до 12 зернышек) зерна запасного крахмала. На абаксиальной стороне 2—3 субэпидермальных слоя представлены рыхлосоединенными округлыми тонкостенными клетками, богатыми хлоропластами. Жилки (в числе 5—7) тонкие, коллатеральные.

Лепестки в сравнении с чашелистиками более крупных размеров, но относительно тонкие, с меньшим числом (до 6—7) слоев мезофилла (рис. 1, О), более нежной консистенции, особенно в основании, где дольше продолжают деление и растяжение клеток. Однако те участки лепестков, которые в бутоне бываю обнажены и подвергаются действию света, характеризуются строением, весьма сходным с чашелистиками: по краю хорошо выражены зубчики, в нижнем эпидермисе образуются устьяца, эпидермальные клетки толстостенные, мезофилл включает хлоренхиму и мощный слой живых волокон с крахмальными зернами (рис. 1, П). В лепестках число жилок увеличивается до 7—9.

Механическая ткань в околоцветнике дифференцируется на очень ранней стадии морфогенеза цветка. Клеточные стенки склеренхимы утолщены и лигнифицированы уже в стадии бутона. Перед раскрытием цветка количество питательных веществ в волокнах заметно



Рис. 1. Строение соцветия и цветка *Nandina domestica*. Внешний вид: А — закрытой брактеозной метелки с верхним ассимилирующим листом, В — брактен, В, Г — чашелистиков, Д — лепестка. Схемы сосудистого снабжения: Е — чашелистиков, Ж — лепестков. Анатомическое строение: З, И — ассимилирующего листа, К, Л — брактен, М, Н — чашелистика, О — лепестка в области локализации кристаллических включений и П — его абсциальной поверхности (З, К, М, О — поперечное сечение, И, Л, Н, П — нижний эпидермис с поверхности), Р — продольный разрез цветка без околоцветника; кр — кристаллические включения, бр — брактен, чл — чашелистик, лп — лепесток, в — волокна, зб — зубчик, к.з — крахмальные зерна, скл — склеренхима, т.н — тычиночная нить, с — семечка

уменьшается, протопласты их отмирают, а полости заполняются воздухом. В результате увеличения системы межклетников, отмирания волокон и разрушения хлоропластов чашелистики и лепестки приобретают белый цвет.

При анализе сухих и фиксированных спиртом лепестков обращает внимание наличие точечных образований вдоль жилок (рис. 1, Д). Именно их, видимо, принимали К. Прантль (Prantl, 1891), Н. И. Кузнецов (1936), А. В. Иванова, Е. М. Аветисян (1953) за участки нектароносной ткани. На самом деле они представляют собой места локализации в тканях лепестка бесцветных, собранных группами игловидных кристаллов или сферитов (рис. 1, О). Проведенный нами гистохимический анализ не позволил установить истинный состав кристаллов. Они не дают положительной реакции ни на белок, ни на чистые сахара, не имеют вкуса и запаха, легко растворимы в холодной воде и медленно в глицерине; с 10%-ным раствором аммиака появляется желтое окрашивание. Скорее всего это гликозиды. Возможно, что места их локализации служат своеобразными ультрафиолетовыми метками на относительно слабоотражающей ультрафиолетовые лучи белой адаксиальной поверхности лепестков, указывающими в безнектарных пыльцевых цветках нандины кратчайший путь к пыльце. Но это предположение требует дальнейшего специального исследования. О процессе опыления у нандины, к сожалению, ничего не известно. Строение цветка указывает на энтомофилию; бутоны раскрываются обычно утром и под вечер. Не исключено и самоопыление. В литературе отмечается, что цветки нандины обладают приятным запахом (Камелина, Тучина, 1982). Анатомические и микрохимические исследования не подтвердили участие околоцветника и спорогенных органов в образовании летучих выделений.

Лепестки в бутонах появляющихся уже в марте соцветий сомкнуты и вместе с многочисленными чашелистиками обеспечивают надежную защиту спорогенным структурам от неблагоприятных внешних условий (в первую очередь от сухости и низких температур). При раскрытии бутона лепестки опадают вслед за чашелистиками еще в жизнеспособном тургорном состоянии, но в них уже нет крахмала, в небольшом числе присутствуют липоидные капли, многочисленны одиночные кристаллы оксалата кальция. Отделение происходит в результате естественной мацерации клеток на границе со склерифицированным к этому времени наружным слоем цветоложа (рис. 1, Е, Ж).

Тычинки в двух 3-членных кругах. В отличие от твердого, «каменистого», околоцветника они лишены механических элементов, что, видимо, связано с кратковременностью функционирования. Тычиночные нити короткие и толстые (рис. 1, Р), в поперечном сечении серповидные, с двумя сильно сближенными, сливающимися ксилемными участками коллатеральными пучками; тычиночный след однопучковый, узел однолакунный. Основная ткань тычиночной нити представлена тонкостенной паренхимой. Эпидермальные клетки с дубильными веществами и толстой кутикулой. Пыльники в бутоне плотно прилегают к пестику, 4-гнездные, с массивными связником и стенкой, латерально вскрывающиеся продольной щелью. Микроспоры образуются симультанно. Зрелые пыльцевые зерна двуклеточные, оболочка их трехбороздная, ультраструктура экзины ямчатая (Косенко, 1980); пыльца иногда прорастает внутри пыльника (Камелина, Тучина, 1982).

Завязь продолжена в короткий столбик с верхушечным 3-лопастным (реже 4-лопастным) рыльцем. Ко времени раскрытия цветка гинецей гистологически уже достаточно хорошо дифференцирован. На-

ружный эпидермис кутинизирован и имеет небольшое число устьиц. 3—4 субэпидермальных слоя представлены относительно тонкостенными, содержащими хлоропласты паренхимными клетками, с небольшими межклетниками. Под хлоренхимой расположен склерифицированный слой, не прерывающийся вдоль всего пестика (рис. 1, P). К нему изнутри примыкает основная паренхима, пронизанная многочисленными проводящими пучками. В области завязи склеренхима образована короткими изодиаметрическими клетками со слаболигнифицированными (на данном этапе развития цветка) стенками, в столбике и рыльце — вертикально вытянутыми толстостенными склереидами. Внутренний эпидермис мелкоклеточный, тонкостенный.

Рыльце «влажное», железистое. Эпидермальные клетки его вытянуты в виде папилл. Ткань рыльца переходит в такую же железистую проводниковую ткань, которая по каналу столбика продолжается в полость завязи, вплоть до плацент (рис. 2, в, д). Семезачатки (в числе 2) всящие, анатропные. А. Имс (1964) отмечает, что для семепочек нандины характерны «признаки высокой специализации: нуцеллус весь поглощается еще до распускания цветка, и зародышевый мешок оказывается заключенным во внутренний интегумент» (с. 407). Следовательно, цветку нандины свойственны наряду с примитивными и более подвинутые эмбриологические признаки.

Пестик снабжается, как правило, 4—6 проводящими пучками, которые в основании завязи, ветвясь, образуют две более или менее компактные центральные группы (рис. 2, а). В каждой группе постоянно выделяются один-два наиболее крупных тяжа и один относительно мелкий. Первые идут вдоль всего пестика, интенсивно ветвятся в базальной части завязи, затем сливаются попарно с пучками соседней группы, образуя два амфикирибальных синтетических центральных пучка и многочисленные ответвления по периферии. Вслед за этим концентрические пучки делятся на три тяжа (рис. 2, б), один из которых снабжает семепочку (рис. 2, в). Мелкие пучки обычно слабо ветвятся и прослеживаются на всем протяжении пестика. Взаимное расположение основных пучков, характер ветвления и их функция позволяют рассматривать наиболее крупные из них в качестве вентральных, а мелкие — дорсальных пучков двух плодолистиков (рис. 2, а—в). Остальные многочисленные пучки, расположенные в стенке завязи, ветвясь и перегруппировываясь, формируют периферическое кольцо относительно тонких жилок, нередко оканчивающихся слепо.

Структура гинецея нандины образовалась в результате срастания двух плодолистиков своими краями (плацентация париетальная) и абортирования одного из них до полной стерилизации; стенка завязи состоит в основном из фертильного плодолистика. Это позволяет говорить о наличии псевдомономерного гинецея, возникшего из исходного двумерного, что согласуется с точкой зрения Чэпмена (Chapman, 1936). Срастание может распространяться не только на края плодолистиков, но даже на фуникулы семепочек, о чем свидетельствует присутствие слаборазвитых стерильных семепочек на семеножке фертильных (рис. 2, в, г).

Итак, анатомическое и морфологическое изучение цветка *Nandina domestica* подтвердило брактειную природу обеих частей околоцветника, их круговое расположение. Брактей и листочки околоцветника заметно отличаются от ассимилирующих срединных листьев; первые с ксероморфными признаками строения, след их однопучковый, вторые мезо-ксероморфные (рис. 1, З, И), след многопучковый. Эти различия

связаны с их разными функциями. Околоцветник объединил в себе функции защиты репродуктивных структур, резервирования пластических веществ и привлечения насекомых. Многочленность околоцветни-

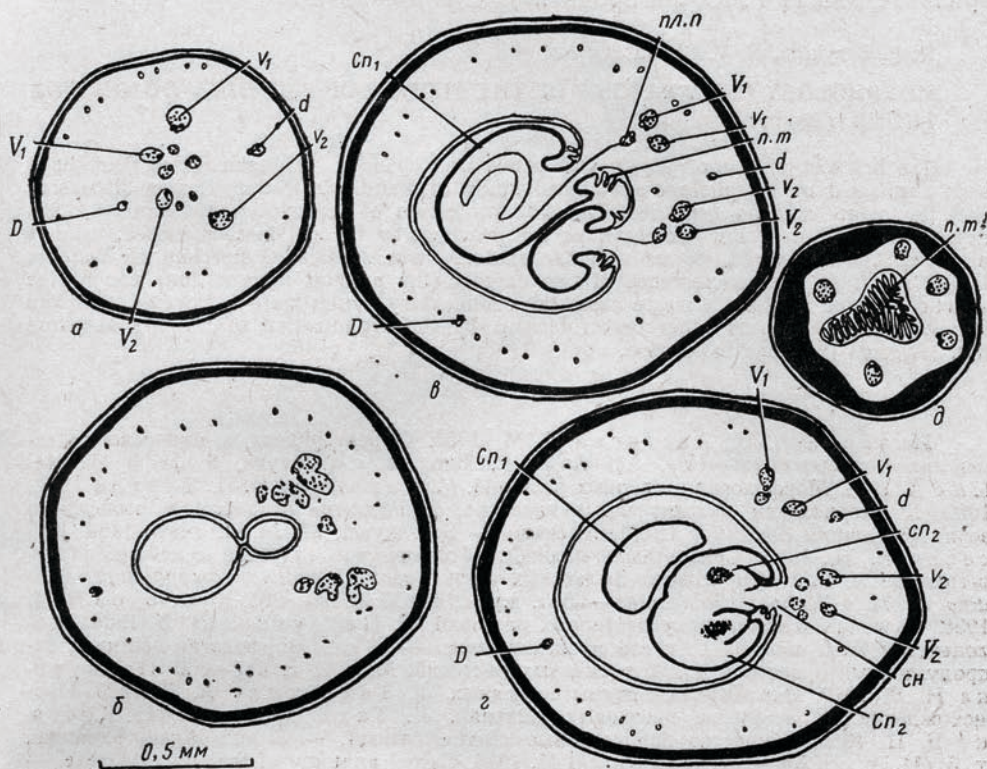


Рис. 2. Серия поперечных срезов завязи (а—с) и столбика (д): V_1 , V_2 — вентральные и D — дорсальный пучки, Cn_1 , Cn_2 — семечки фертильного плодолистика, v_1 , v_2 , d — пучки, cn_2 — семечка стерильного плодолистика, cn — семеночка двух сросшихся семечек, $п.п.$ — проводниковая ткань, $пл.п.$ — плацентарный пучок

ка у нандины (субтропического кустарника) — приспособительный признак к условиям обитания (защита андроеца и гинецея от иссушения и действия низких температур).

Эволюция околоцветника шла по пути специализации как морфологической структуры (маленькие, плотно сомкнутые, твердые, многочисленные листочки), так и анатомической (обилие механических элементов — живых волокон и склерид, толстостенность эпидермальных клеток, мощная кутикула). В строении околоцветника нандины много общего с представителями семейства чайных, в частности с *Thea sinensis* L. (Первухина, 1965, 1979). Лепестки безнектарные. Генеративным структурам свойственно сочетание примитивных и подвинутых признаков.

Анализ васкулярной системы подтвердил псевдомономерность гинецея, исходным числом плодолистиков которого было два, а не три, как это полагали Химмельбаур (Himmelbaug, 1913), Имс (1964) и другие исследователи. Структура гинецея хорошо вписывается в общую специализацию цветка.

В целом организация цветка нандины существенно отличается от

таковой других кустарниковых и травянистых, включая подофилл, представителей семейства Berberidaceae, подтверждает ее особый путь эволюции и обособленное положение.

За оказанную в работе помощь и ценные советы выражаем свою признательность Г. Ю. Загородней.

R. P. Barykina, N. V. Chubatova

MORPHOLOGY AND ANATOMY OF THE FLOWER OF *NANDINA DOMESTICA* THUNB. (*Berberidaceae*).

The bracteal nature of sepals and petals and cyclical arrangement of them have been confirmed by morphologo-anatomical study of *Nandina's* flower. It was discovered that the petals had no nectaries. The safe protection of reproductive structures from drying and action of low temperatures are provided by the polymorous, closed, «stony» perianth. The *Nandina's* flower vascular anatomy was studied. Gynoecium of *Nandina* is the result of the concrescence of two carpels (the parietal placentation) and of the abortion of one of them. In rare cases the rudimentary ovules were discovered. *Nandina* is visibly different from other berberidaceous by the organization of flower's structure that suggests its separate position.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванова А. В., Аветисян Е. М. 1953. О нектарниках и микроспорах семейства барбарисовых.— Изв. АН АрмССР. Биол. и с.-х. науки, 6, № 9, 33—44. Имс А. 1964. Морфология цветковых растений. М. Камелина О. П., Тучина Н. Г. 1982. К эмбриологии малоизученных таксонов. 2. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Nandina domestica* (*Berberidaceae*). — Бот. журн., 67, № 11, 1459—1468. Косенко В. Н. 1980. Сравнительно-палиноморфологическое изучение семейства Berberidaceae S. L. 1. Морфология пыльцевых зерен родов *Diphylleia*, *Podophyllum*, *Nandina*, *Berberis*, *Mahonia*, *Ranzania*. — Бот. журн., 65, № 2, 198—205. Кузнецов Н. И. 1936. Введение в систематику цветковых растений. Л. Первухина Н. В. 1965. Околоцветник *Thea sinensis* L. и его происхождение. — В кн.: Морфология цветка и репродуктивный процесс у покрытосеменных растений. М.—Л., с. 647—660. Первухина Н. В. 1979. Околоцветник покрытосеменных. Л. Тахтаджян А. Л. 1970. Происхождение и расселение цветковых растений. Л. Тахтаджян А. Л., Косенко В. Н. 1980. Семейство барбарисовые (*Berberidaceae*). — В кн.: Жизнь растений, т. 5 (1). М., с. 205—209. Чарман М. 1936. Carpel anatomy of the Berberidaceae. — Amer. J. Bot., 23, N 5, 340—348. Eckardt T. 1937. Untersuchungen über Morphologie, Entwicklungsgeschichte und systematische Bedeutung des pseudomonomerous Gynoeciums. — Nova Acta Leopold. Carol., N. F., 5, 1—112. Eichler A. W. 1875. Blüten-diagramme. 1. Leipzig. Нерко Р. 1965. Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae. 2. — Bot. Jahrb. System. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr., 84, N 4, 427—508. Himmelsbaur W. 1913. Die Berberidaceen und ihre Stellung in System. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-Natur. Kl., 89, 733—795. Ohwi J. 1965. Flora of Japan. Washington. Prantl K. 1891. Berberidaceae. — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3, N 2, 70—77.

Поступила в редакцию 16.01.84

ВЕСТН. МОСК. УН-ТА. СЕР. 16. БИОЛОГИЯ, 1985, № 3

УДК 582.893—(571.61)

М. Г. Пименов

CONIOSELINUM JEHOLENSE (nakai et kitagawa) M. PIMEN. — НОВЫЙ ДЛЯ ФЛОРЫ СССР ВИД СЕМЕЙСТВА UMBELLIFERAE

В 1972 г. Н. П. Горбунов собрал в Хасанском районе Приморского края своеобразный вид Umbelliferae, не указанный ранее для территории советского Дальнего Востока и всей страны. Однако по собранному им скудному гербарному материалу (МНА) было трудно или даже невозможно установить новый ли это вид и к какому роду