

Р. П. БАРЫКИНА, Т. А. ГУЛАНЯН

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ *PULSATILLA VIOLACEA* RUPR. И *P. AUREA* (N. BUSCH) JUZ. В ОНТОГЕНЕЗЕ

Род *Pulsatilla* (прострел), относящийся к семейству Ranunculaceae, подсемейству Ranunculoideae, впервые выделенный Миллером (Miller, 1754), включает около 30 видов, растущих в умеренных областях Евразии; из них 26 встречаются в СССР (Юзепчук, 1937). Род подразделяют на три подрода: *Preonanthus* Ehrh., *Iostemon* Juz., *Pulsatilla*. Некоторые систематики (De Candolle, 1824; Endlicher, 1836—1840; Bentham, Hooker, 1862—1883; Hutchinson, 1959 и др.) рассматривают прострелы в качестве подрода или секции рода *Anemone* L.

Роду *Pulsatilla* посвящена обширная литература, освещающая вопросы экологии, систематики, эволюции рода (Zimmermann, Miehllich-Vogel, 1962; Zimmermann, 1966; Sourek, 1968; Uotila, 1969; Huynh, 1970; Топап, 1972 и др.), описывающая некоторые особенности морфологии, анатомии вегетативных и генеративных органов отдельных видов (Zamels, Paegle, 1927; Rathfelder, 1952, 1956; Kranich, 1958 и др.). Опубликованы сведения о развитии и характере эпидермиса, устьиц (Reichert, 1954; Höster, Zimmermann, 1961; Auer, 1962), о строении проводящей системы стебля и черешка взрослого растения (Zimmermann, Bachmann-Schwegler, Dieringer, 1962; Zimmermann, Grund, 1962; Кукина, 1961, 1970). В связи с широким использованием прострелов в декоративном цветоводстве, медицине (Cattorini, 1957; Евтюхова, 1965; Пряжников, 1971) большое внимание уделено их интродукции, морфологии семян и проростков (Залевская, 1969, 1970 а, б).

Этой работой мы продолжаем ранее начатые нами морфолого-анатомические исследования травянистых и древовидных представителей сем. Ranunculaceae в процессе их индивидуального развития в связи с вопросом преобразования жизненных форм (Барыкина, Пустовойтова, 1973; Барыкина, Гуланян, 1974). Ниже приведены сведения об онтоморфогенезе, анатомическом строении вегетативных органов, васкулярной анатомии цветка двух слабо изученных видов *Pulsatilla*: *P. violacea* Rupr. (подрод *Pulsatilla*) (рис. 1, а) и *P. aurea* (N. Busch) Juz. (подрод *Preonanthus*) (рис. 2, а). Это эндемы Кавказа и Закавказья, приуро-

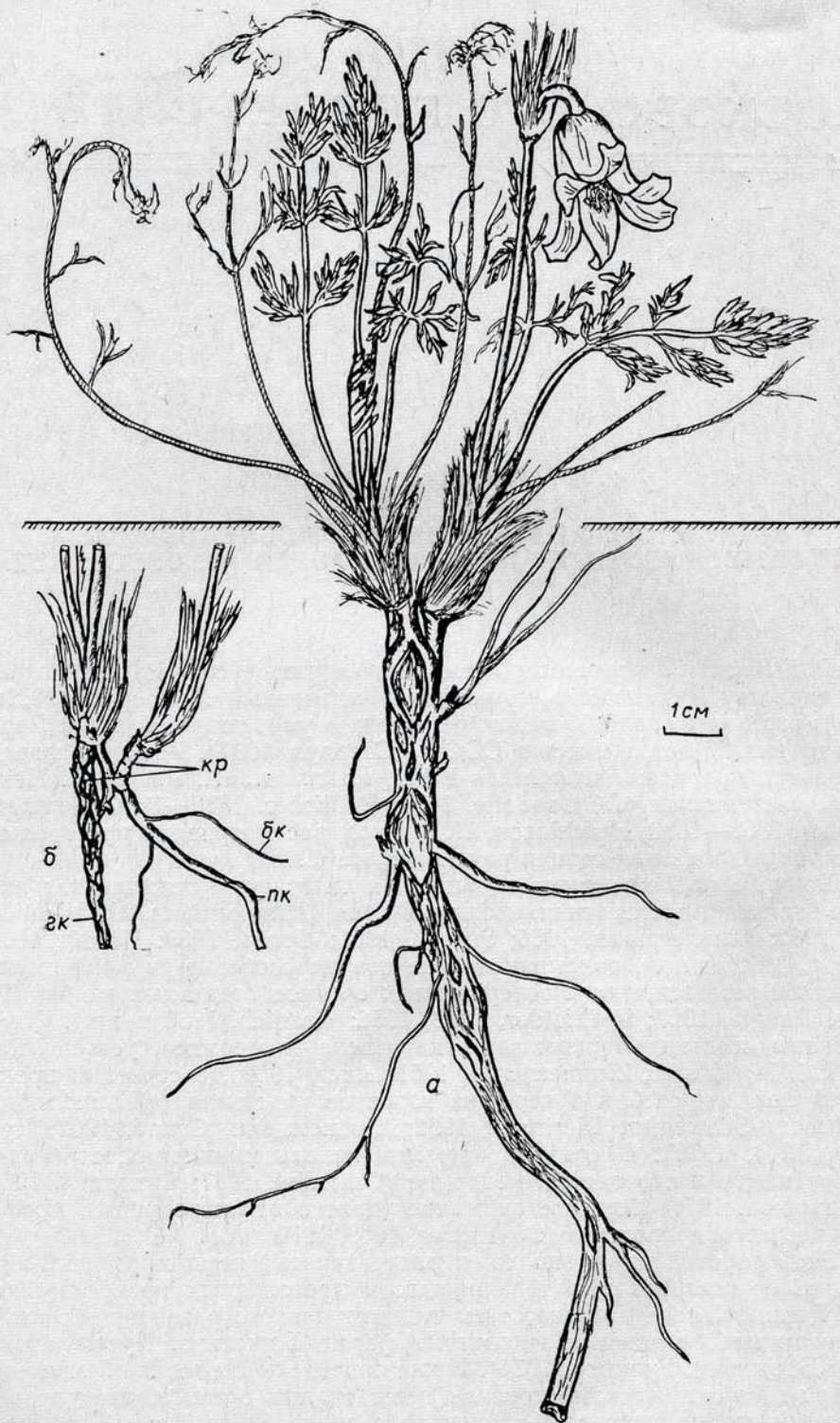


Рис. 1. *Pulsatilla violacea* Rupr.: а — внешний вид взрослого растения, б — детализация корневища; кр — корневище, гк — главный корень, пок — придаточный корень, бк — боковой корень

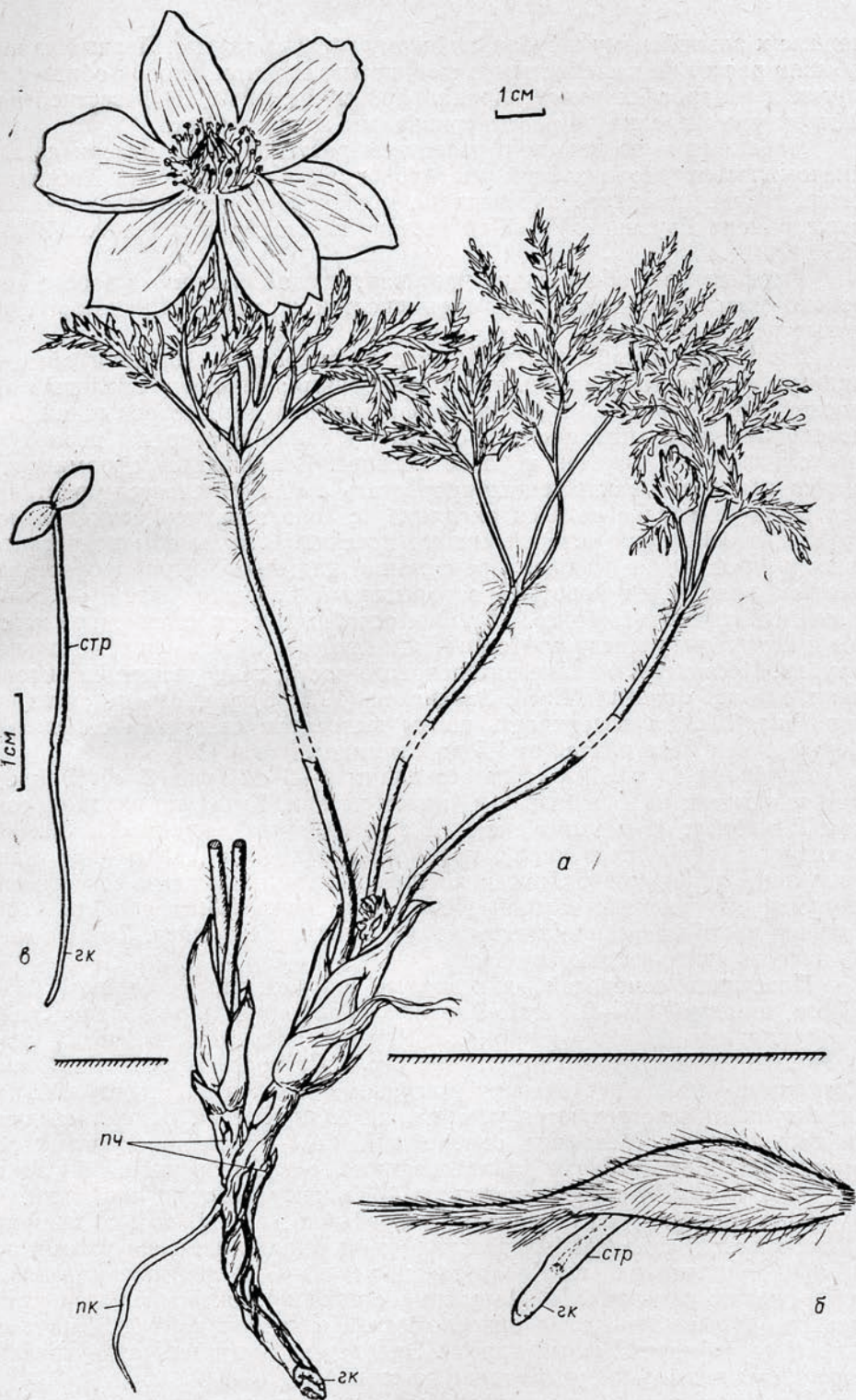


Рис. 2. *Pulsatilla aurea* (N. Busch) Juz.: а—внешний вид цветущего растения, б—3-дневный проросток, в—проросток с развернувшимися семядолями; гк—главный корень, пк — придаточный корень, стр — семядольная трубка, пч — пазушные почки корневища

ченные к альпийскому и субальпийскому горным поясам. Первый из них обычно растет по каменистым и щебнистым склонам, второй обитает на лугах и в зарослях рододендрона (Гроссгейм, 1949). В известной нам литературе сведений по рассматриваемым вопросам нет.

Наблюдения за ростом и развитием растений, сбор материала для анатомических исследований мы проводили на территории Тебердинского государственного заповедника (район Домбая) и в Ахалкалакском районе Грузинской ССР в течение вегетационных сезонов 1972—1973 гг.

Морфогенез у обоих видов протекает сходно, поэтому в работе приведено описание общих его закономерностей, но указаны некоторые видовые различия.

В природе преобладает семенное размножение. Плодики орешковидные, с длинными волосистыми стилодиями; семена с обильным эндоспермом и маленьким слабо дифференцированным зародышем. Для созревания зародыша после рассеивания семян необходим период от нескольких дней до трех и более месяцев. В полностью сформировавшемся зародыше начинающих прорастать семян отмечается срастание черешков семедолей по всей их длине с образованием семедольной трубки, в основании которой скрыта почечка. Всходы обычно встречаются весной, реже осенью. Прорастание надземное. При прорастании первым появляется короткий зародышевый корешок, затем — слабо развитый гипокотиль (рис. 2, б). Они освобождаются из семенной кожуры и перикарпия в результате интеркалярного разрастания семедольной трубки. Посредством ее же интенсивного роста, а не удлинения гипокотила, как это отметила Е. М. Залевская (1970, а) у четырех других видов *Pulsatilla*, на поверхность почвы выносятся пластинки семедолей. Семедольная фаза длится от 1,5 до 2 месяцев.

Семедольная трубка достигает длины 2—3 см (рис. 2, в). Эпидермис тонкостенный, с небольшим числом устьиц. Кутикула гладкая, тонкая. В клетках эпидермиса, как и в прилегающих наружных слоях паренхимы, содержатся мелкие хлоропласты. Основная паренхимная ткань пронизана двумя проводящими коллатеральными пучками с ксилемой, обращенной к центру трубки. Небольшая центральная полость в базальной части выстлана клетками внутреннего эпидермиса. Выше почечки полость суживается и исчезает.

Пластинки семедолей яйцевидные или овальные (длиной 0,6—0,7 см, шириной 0,3—0,4 см). Эпидермальные клетки с хлоропластами и извилистыми боковыми стенками. Устьица преимущественно на нижней стороне пластинки, где среднее число их достигает 175 на 1 мм². Единичные устьица встречаются в верхнем эпидермисе. Наряду с функционирующими встречаются устьица, находящиеся на ранних стадиях дифференциации. Мезофилл однородный, из 7—8 рядов округлых паренхимных клеток. Пучки коллатеральные, с паренхимными обкладками. Узел однолакунный, однопучковый. Гипокотиль очень короткий.

Интенсивный рост главного корня обычно начинается со времени разворачивания семедольных пластинок; он тонкий, чаще диархный, реже три- или тетрархный. Число тяжей ксилемы на протяжении одного корня может варьировать. Наружные стенки клеток эпидермиса утолщенные, бурые. Экзодерма однослойная. Первичная кора включает от 6 до 8 слоев паренхимных клеток. Эндодерма со слабо метакутинизированными радиальными клеточными стенками.

В течение лета у проростка обычно развиваются два сближенных длинночерешковых листа с тройчатораздельными и тройчаторассеченными пластинками, широкими основаниями. Почечка пробивает семе-

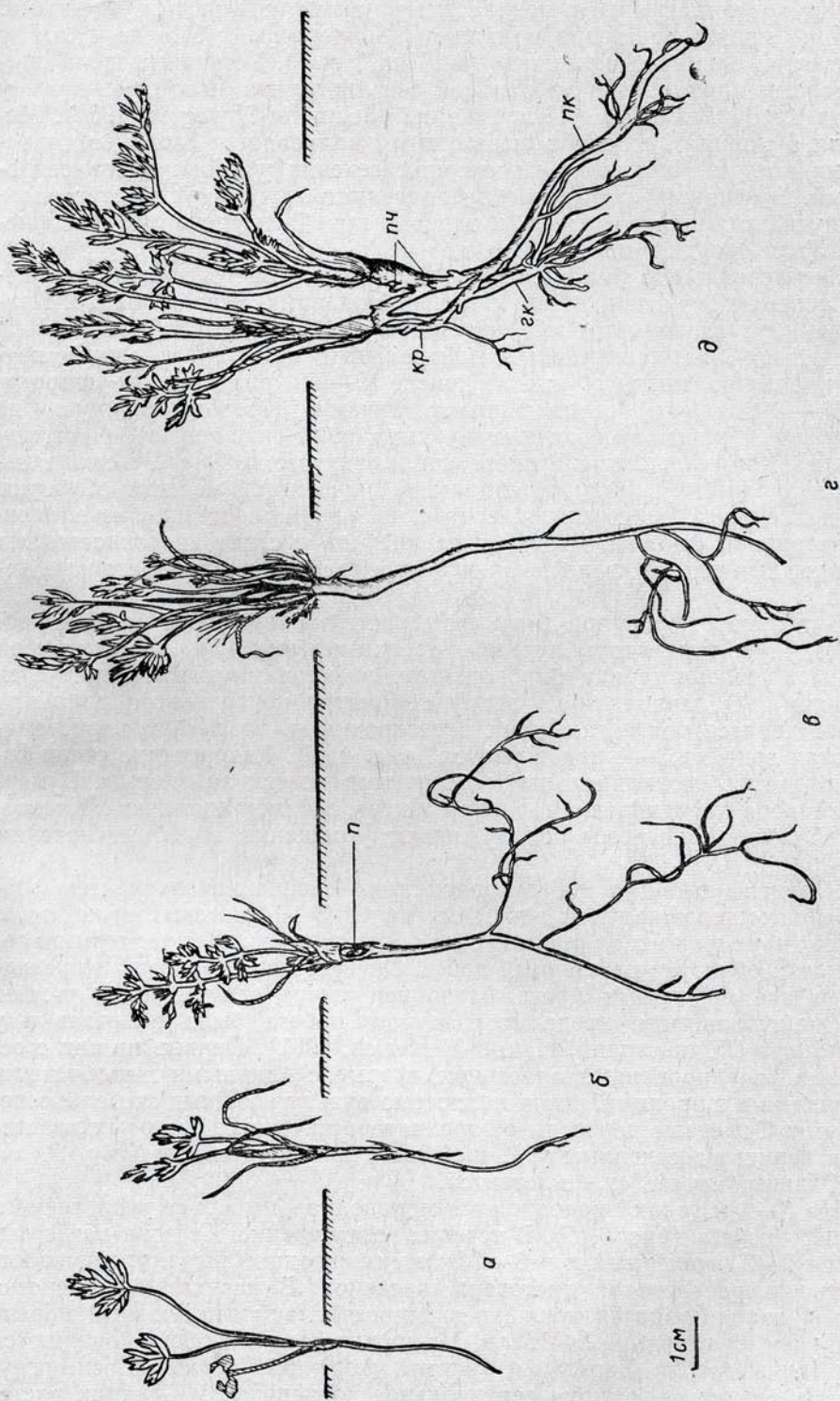


Рис. 3. Сеянец *Pulsatilla aurea* в конце 1-го года вегетации (а), 3-летнего (б), 4—5-летнего (в, г), многолетнего (д) растения *P. pulsatilla*; гк — главный корень, кр — корневые, л — партикуляция, пч — придаточные корни, пк — пазушные почки

дольную трубку сбоку (рис. 3, а). Листовая пластинка дорзи-вентральная. Клетки эпидермиса с извилистыми антиклинальными стенками. Устьица преимущественно в нижнем эпидермисе (57,5 на 1 мм² у *P. aurea*) и единично в верхнем (4,25 на 1 мм²). Устьичные щели ориентированы параллельно продольной оси листа, что было отмечено и у других видов *Pulsatilla* (Zimmermann, Bachmann-Shwegler, 1962). Мезофилл 5-слойный, со слабо выраженным палисадным слоем из дленевидных клеток. Черешок в поперечном сечении у обоих видов седловидный. В основной паренхиме располагаются дугой три коллатеральных пучка с колпачками слабо одревесневшей склеренхимы над флоэмой. Узлы трехлапунные, трехпучковые.

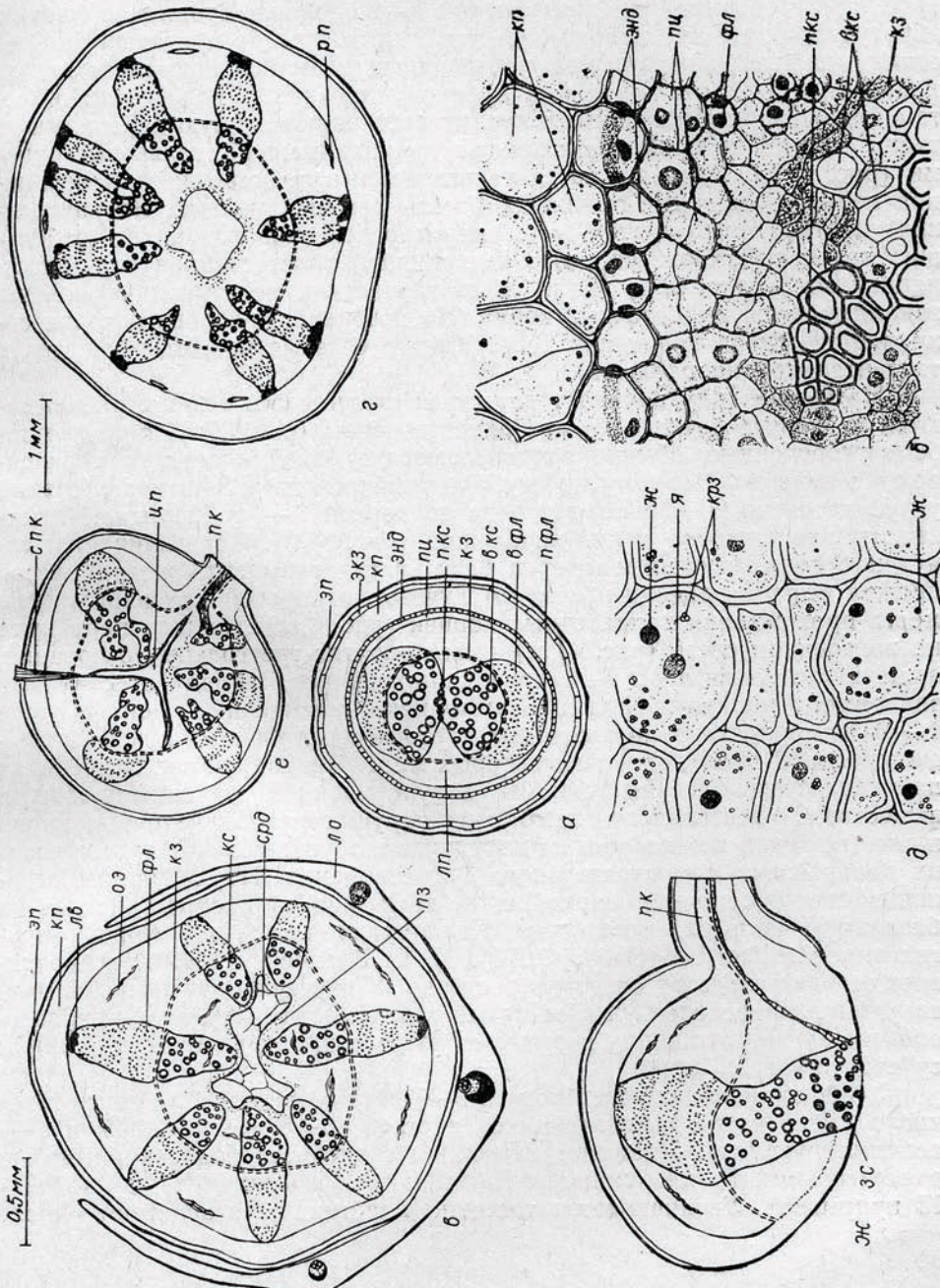
Стеблевая часть укороченного побега однолетнего сеянца защищена с поверхности основаниями листьев. Эпидермис тонкостенный. Первичная кора из восьми слоев паренхимных клеток; близ узла в коре встречаются листовые следы. Центральный цилиндр с одним кругом коллатеральных пучков (в числе 5—6), разделенных широкими (6—13-рядными) сердцевинными лучами. Проводящие пучки на периферии с тяжами первичных лубяных волокон, хорошо развитых у *P. aurea*. Камбиальная зона имеет вид замкнутого кольца. Участки межпучкового камбия наряду с радиальной паренхимой местами образуют небольшие проводящие пучки, состоящие преимущественно из элементов вторичной флоэмы. Широкая сердцевина состоит из тонкостенных паренхимных клеток; в ней, как и в коре, весьма часты клеточные деления.

В главном корне при вторичном росте межпучковый камбий производит широкие секторы лучевой паренхимы (рис. 4, а). Во вторичной флоэме и ксилеме наряду с проводящими элементами дифференцируется паренхима. В периктле по всему периметру центрального цилиндра клетки делятся тангентальными перегородками, возникает меристематическая зона из 3—4 рядов клеток (рис. 4, б). Разрастание стели сопровождается антиклинальными делениями клеток эндодермы. В первичной коре увеличиваются размеры клеток и межклетников. Клеточные оболочки экзодермы обнаруживают утолщения, подобные поясам Каспари.

Развитие главного побега однолетнего сеянца заканчивается формированием терминальной почки, имеющей 5—6 листовых зачатков, в пазухах двух нижних закладываются боковые почки. Весной терминальная почка образует розеточный побег. Он несет два низовых чешуевидных и два срединных листа. Подобная смена чешуевидных листьев ассимилирующими в пределах годичного побега была отмечена и у *P. vulgaris* (Zimmermann, Hauser-Herterich, 1961). Первые из них с остатками редуцированных пластинок, вторые с длинными желобчатыми черешками и широкими, почти полностью охватывающими стебель, основаниями. Отмечены переходы от тройчаторассеченных листовых пластинок к перисторассеченным у *P. violacea* и к тройчатосложным у *P. aurea*. Главный корень слабо ветвится.

На 3—4-м годах продолжается моноподиальный рост укороченного главного побега (рис. 3, б). В течение вегетационного сезона разворачиваются 2—3 чешуевидных и 3—4 ассимилирующих листа, увеличивается степень расчленения листовых пластинок. В пазухах большинства листьев закладываются почки, остающиеся спящими. Главный корень проникает на глубину 10—15 см. На нижних узлах побега появляются придаточные корни. Базальные участки укороченной главной оси погружаются в почву, формируя вертикальное корневище; у 4-летних растений иногда отмечается его слабая партикуляция (рис. 3, в). У ювениль-

Рис. 4. Схема поперечного среза вторично утолщенного корня *P. violacea* (а); эп — эпидермис, экз — экзодерма, кп — коровая паренхима, энд — эндодерма, пц — перичикл, пкс — первичная ксилема, кз — камбиальная зона, вкс — вторичная ксилема, пфл — первичная флоэма, вфл — вторичная флоэма, лп — лучевая паренхима; участок поперечного среза центрального цилиндра главного корня *P. aigea* в начале вторичного утолщения при большом увеличении (б); схема строения 3-летнего корневища *P. violacea* (в); лп — листовое основание, лв — первичные лубяные волокна, оз — прослойки облитерированных элементов, срд — разрастание сердцевина, пз — перимедулярная зона; схема строения 3-летнего корневища *P. aigea* (г); пт — паренхимы корневища *P. violacea* (д); жс — капли жира, крз — крахмальные зерна, я — ядро; схема поперечного среза корневища *P. violacea* близ места отхождения придаточных корней, начало партикуляции (е); пк — придаточный корень, спк — ксилемный след придаточного корня, цп — центральная полость; отделенная партикула *P. violacea* (ж); лк — придаточный корень, зс — закупоренные сосуды ксилемы



ных листьев в эпидермисе, преимущественно нижнем, образуются многочисленные-простые одноклеточные волоски с розеткой из 5—6 клеток при основании. Палисадный мезофилл однорядный. Пучки закрытые, коллатеральные, без механических обкладок. Протяженность жилок небольшая (у *P. violacea* — 487 мм на 1 см²). Узлы трехлакунные. Увеличение размеров листовых пластинок сопровождается развитием механической ткани в черешках. У *P. violacea* дифференцируются 1—2 субэпидермальных ряда клеток с сильно утолщенными целлюлозными стенками типа колленхиматозной ткани, особенно четко выраженной против пучков; у *P. aurea* развиваются тяжи первичных лубяных волокон.

В 3—4-летних корневищах сохраняется пучковое строение (рис. 4, в, г). Камбиальная зона в мае 5—6-слойная. Вторичная флоэма образуется более интенсивно, чем ксилема. Ежегодно пучковый камбий откладывает небольшую группу ситовидных трубок с сопровождающими клетками и тангентальный тяж лубяной паренхимы. Такие тяжи вместе с широкими сердцевинными лучами составляют единую паренхимную ткань, клетки которой расположены правильными радиальными рядами (рис. 4, д). Увеличиваются тангентальные размеры клеток первичной коры, утолщенные стенки их богаты гемицеллюлозой. Во внутренних участках тонкостенной сердцевины рексигенно возникают небольшие полости; становится резче выраженной толстостенная перимедулярная зона (рис. 4, в). Близ узлов в участках межпучкового камбия закладываются придаточные корни. На поверхности главного корня сохраняется живая первичная кора. Клетки ее заметно растягиваются в тангентальном направлении.

На 5—6-м году начинает ветвиться главная ось сеянца: раскрываются пазушные почки близ поверхности почвы (рис. 3, г). Боковые побеги укороченные, обычно располагаются в одной плоскости и развиваются подобно главному побегу. Главный корень у 5-летних растений углубляется на 20—25 см, ветвится до корней 3—4-го порядка. Отчетливо заметна партикуляция корневища (рис. 3, д). Она начинается изнутри органа, осуществляется в результате разрыва и лизиса клеток прежде всего сердцевины, а затем лучевой и коровой паренхимы близ места прохождения придаточных корней (рис. 4, е). Каждая партикула на поперечном срезе (рис. 4, ж) имеет округло-треугольные очертания, включает от одного до 2—3 проводящих пучков. Наряду с остатками эпидермиса защитную функцию выполняют обнаженные слои (в числе 1—2) поверхностных паренхимных клеток (сердцевинных лучей и перимедулярной зоны), оболочки которых метакутинизируются. В пределах партикул старые сосуды ксилемы закупориваются таннинообразными веществами; деятельность камбия не нарушается. Придаточные корни и спящие почки, имеющиеся на партикулах, обуславливают возможность их дальнейшего самостоятельного существования. Партикуляция ограничивается в основном корневищем, лишь иногда распространяясь на базальную часть главного корня. Партикуляция характерна и для других видов *Pulsatilla* (Drude, 1913). И. В. Борисова (1960) рассматривает ее как результат старения растения. У изученных нами видов партикуляция происходит уже на пятый год. По-видимому, это — приспособление к вегетативному размножению растения на подвижном горном субстрате (рис. 1, б).

У продолжающих вегетировать 6—7-летних растений увеличивается число ежегодно разворачивающихся листьев (3—5 чешуевидных и 5—7 ассимилирующих). Листовые пластинки становятся более крупными и рассеченными. Трехлакунные узлы сменяются многолакунными (до 9—15 прорывов). Увеличивается толщина пластинки, возрастают число

устьиц и протяженность жилок на единицу поверхности (таблица). У *P. aurea* черешок в результате недоразвития адаксиальной стороны становится унифациальным с остатками желобчатости лишь в основании.

Анатомические особенности листьев *Pulsatilla aurea* и *P. violacea*

Вид	Лист	Листовая пластинка					Черешок		Узел, число лакун
		число устьиц на 1 мм ² эпидермиса		протяженность жилок, мм на 1 см ²	толщина пластинки, мк	число слоев мезофилла	форма	число пучков в средней части	
		верхнего	нижнего						
<i>P. violacea</i>	ювенильный (3—4-летние растения)	40	50	487	172	5—6	желобчатый	3	3
	ювенильный (6—7-летние растения)	65	63	565	221,7	6—7	желобчатый	7—8	9—15
	покрывала	един.	60	267	183,2	3—4	—	—	много
	взрослого растения	80	70	515	252	7—8	желобчатый	9—10	много
<i>P. aurea</i>	взрослого растения	6	63	202	203	6—7	округлый	25—30	много

Первое цветение у выросших из семян растений в природе бывает не ранее, чем на 7—8-й год. Растения других видов *Pulsatilla* зацветают раньше, например, *P. vulgaris* — на 3-м году жизни (Zimmermann, 1965). Приземная разветвленная часть корневища (многоглавый ветвистый каудекс) к этому времени достигает в поперечнике 1,5 см у *P. violacea*, у *P. aurea* — 2 см, несет от 3 до 5 укороченных боковых побегов, большое число почек возобновления, защищенных разрушающимися основаниями отмерших листьев. Цветоносные побеги у *Pulsatilla*, по Видлеру (Wydlер, 1859) и Эйхлеру (Eichler, 1878), а также по рисункам Циммерманна, термальные. Правда, Циммерманн (Zimmermann, 1965, стр. 181) отмечает, что цветоносны в большинстве случаев боковые. Наши исследования показали, что генеративный побег заключается в пазухе верхнего чешуевидного листа почки возобновления. Но из-за быстрого развития цветоноса вегетативная верхушка почки смещается, и создается картина его терминального положения. Цветоносные побеги простые, удлиненные, олиственные, моноциклические. Листочки покрывала после раскрытия бутона ассимилируют и, как правило, стерильны. Однако экспериментально (Zimmermann, 1965) у *P. vulgaris* удалось вызвать образование цветоносных побегов из пазушных почек листочков покрывала.

Цветонос в поперечном сечении округлый или овальный (рис. 5, а). Эпидермис толстостенный, из узких, вытянутых вдоль органа клеток, с устьицами и одноклеточными волосками. Кутикула волнистая. У *P. violacea* клетки первичной коры с равномерно или чаще неравномерно утолщенными целлюлозными оболочками (уголковая колленхима). У *P. aurea* первичная кора представлена 9—11 слоями округлых клеток тонкостенной паренхимы. Проводящие пучки (в числе 15—20 у *P. violacea* и 30—40 у *P. aurea*) расположены по кругу, коллатеральные, с паренхимными обкладками, более крупные из них открытые. У *P. aurea* флоэма на периферии с тяжами первичных лубяных волокон. Межпучковая паренхима имеет слабо утолщенные одревесневшие клеточные оболочки. Непосредственно под покрывалом в цветоносе возникает внут-

ренная полость, в стели увеличивается число пучков, появляются следы листочков покрывала. Узлы многолакунные, при этом одна лакуна может быть связана с двумя пучками. У *P. aurea* покрывало состоит из

листьев, сходных по строению с листьями розетки. Покрывало *P. violacea* образовано тремя сидячими, расчлененными на узкие линейные доли листьями, сросшимися в основании (рис. 5, б). Они отличаются от вегетативных листьев гладким швом эпидермальных клеток, небольшим числом устьиц и протяженностью жилок на единицу поверхности (таблица). Для них характерен однородный мезофилл, число слоев которого от основания к верхушке листа уменьшается от 13 до 4.

Анализ цветка показал, что васкулярная анатомия *Pulsatilla* имеет много общего с таковой *Anemone* и *Hepatica* (Smith, 1926). В отдельный листочек околоцветника (рис. 5, в) от стели цветоножа отходит от 4 до 6 пучков (узлы многолакунные). В пределах коры цветоножа пучки дихотомически ветвятся. В основании листочков наружного круга околоцветника они обычно входят в числе 11—16, листочков внутреннего круга — 7—9. Жилкование лучисто-дихотомическое. Листочки околоцветника анатомически сходны с вегетативными листьями соответствующих видов; у *P. violacea* они снизу густо опушены одноклеточными волосками с приподнятой розеткой из 5—6 клеток в основании. Клетки эпидермиса мелкие, многоугольные, верхние — иногда сосочковидные; шов гладкий, имеется

небольшое число устьиц на верхней стороне. Мезофилл однородный, из 3—8 рядов округло-лопастных клеток. Эпидермальные клетки *P. aurea* вытянуты вдоль листочка, их швы извилистые,

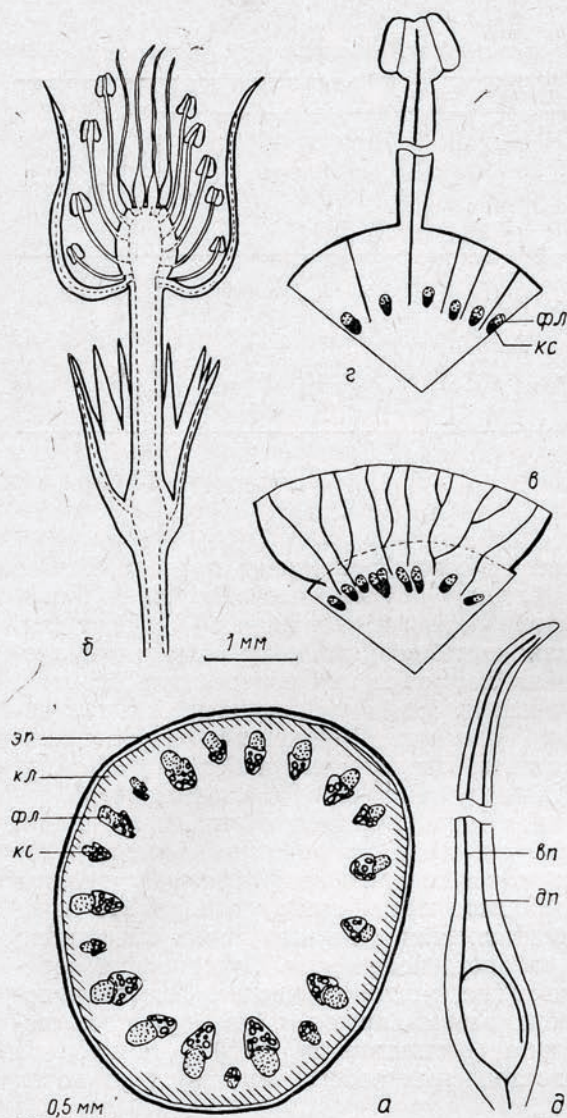


Рис. 5. *P. violacea*: а — поперечный срез цветоноса (эп — эпидермис, кл — колленхиматозная ткань, фл — флоэма, кс — ксилема); б — продольный разрез верхушки цветоносного побега; в, г — поперечные срезы в месте прикрепления листочков околоцветника (в) и тычинок (г); д — продольный разрез пестика (вп — вентральный пучок, дп — дорзальный пучок)

клетки верхнего эпидермиса с папиллами. Устьица приурочены к нижнему эпидермису. Мезофилл из 4—6 рядов лопастных клеток. Пучки у обоих видов мелкие, коллатеральные, с паренхимными обкладками. В каждую тычинку и плодolistик входит один пучок (рис. 5, з, д). В основании завязи пучок делится на два — дорзальный и вентральный, идущих в направлении рыльца. От вентрального пучка отделяется пучок, входящий в семеножку и заканчивающийся в халазе. Семепочка имеет сходное с семепочками других видов *Pulsatilla* строение (Voelter, Weber, 1962). Она анатропная, висячая, апотропная, двупокровная.

У многолетних плодоносящих экземпляров прослеживаются возрастные изменения и выявляются некоторые видовые различия. В корневищах клетки первичной коры сдавливаются и отмирают, но остатки ее вместе с разрушенными основаниями листьев еще долгое время сохраняются. Клеточные оболочки периферических слоев вторичной коры метакутинизируются. Пробка отсутствует. У *P. violacea* во вторичной коре, сердцевинных лучах и ксилеме с возрастом возникают бесцветные тангентальные прослойки сплюснутых облитерированных клеток, что

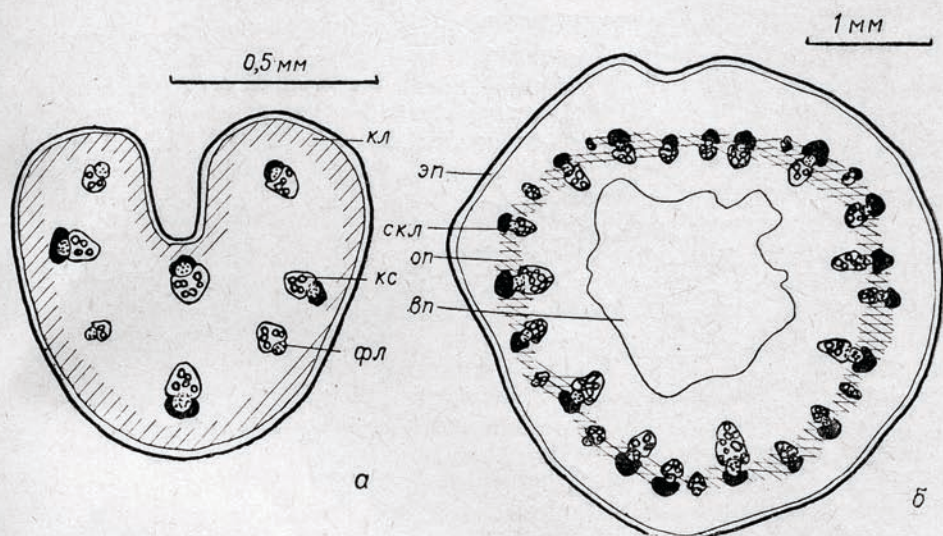


Рис. 6. Поперечные срезы черешков: а — *P. violacea*; б — *P. aurea* (эп — эпидермис, кл — колленхиматозная ткань, скл — склеренхима, оп — одревесневшая паренхима, фл — флоэма, кс — ксилема, вл — воздушная полость)

обуславливает возможность дальнейшего новообразования вторичных элементов при относительно небольшом увеличении объема органа. У *P. aurea* клетки вторичной коры корневища в течение многих лет сохраняют способность к делению. При вторичном росте облитерации клеток не происходит, в наружных участках вторичной коры многолетних корневищ появляются схизорексигенные полости.

Запасящими веществами служат жиры и крахмал. Крахмальные зерна очень мелкие, простые, реже сложные (из 2—5 зернышек). Немногочисленные мелкие капли жира легко выявляются спиртовым раствором судана IV. Утолщенные оболочки клеток первичной и вторичной коры со значительным содержанием гемицеллюлозы.

Трахеальные элементы вторичной ксилемы у обоих видов представ-

лены сетчатыми сосудами в поперечном сечении многоугольных очертаний. Членики без клювиков или с небольшими клювиками, короткие, длина их варьирует от 60 до 254 мк. У *P. aurea* они более крупные (средняя длина 168 мк, диаметр 40 мк), чем у *P. violacea* (средняя длина 140,6 мк, диаметр 37,3 мк). Перфорации простые.

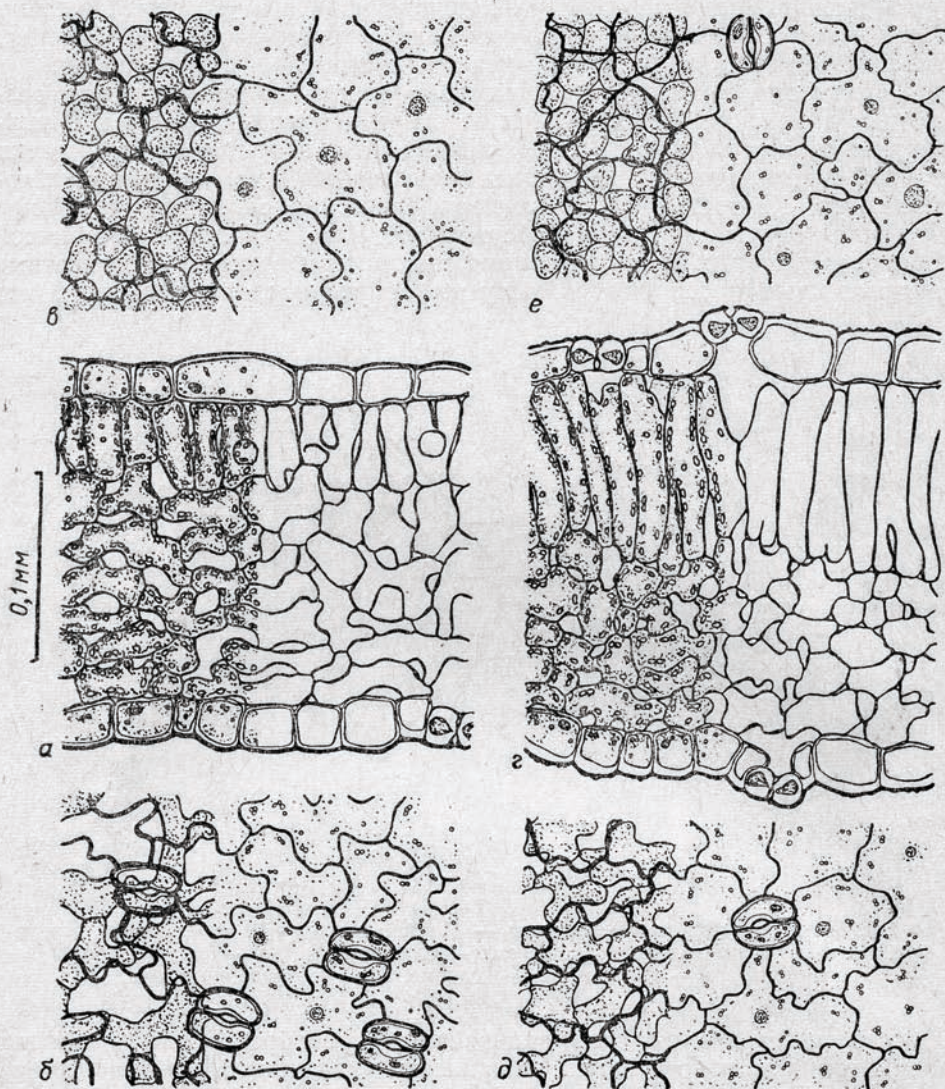


Рис. 7. Анатомическое строение листьев: а — поперечный срез листа взрослого растения *P. aurea*; б — нижний; в — верхний эпидермис; г — поперечный срез через пластинку листа взрослого растения *P. violacea*; д — нижний, е — верхний эпидермис

Главный корень уходит на глубину более 40 см и сохраняется в течение многих лет, но с возрастом все большее значение в корневой системе приобретают придаточные и боковые корни, имеющие сходное с главным корнем строение. При вторичном утолщении отмечаются те же св

изменения, что и в корневищах растений соответствующего вида, но сохраняются преимущественно ткани камбиального происхождения. Придаточных почек на корнях мы не обнаружили.

В анатомическом строении листьев взрослых экземпляров четко выявляются видовые различия. У *P. violacea* черешок на всем протяжении в поперечном сечении желобчатый. Под эпидермисом выражен 3—4-рядный слой колленхиматозной ткани. Пучки в числе 8—10 (рис. 6, а). Со стороны флоэмы имеются небольшие колпачки склеренхимы со слабо лигнифицированными клеточными оболочками. Для *P. aurea* характерен округлый черешок, 20—25 пучков образуют замкнутое кольцо (рис. 6, б), пучки с крупными группами одревесневших лубяных волокон над флоэмой. Уголковая колленхима заметна лишь близ основания черешка. Межпучковая паренхима с одревесневшими клеточными оболочками. В центре черешка обычно возникает ректигенная полость.

Листовые пластинки у *P. violacea* большей толщины (рис. 7, а, з). Столбчатый мезофилл состоит из узких, сильно вытянутых перпендикулярно поверхности листа клеток, имеющих небольшое число складок преимущественно с внутренней стороны. У *P. aurea* он представлен сравнительно широкими, короткими, ветвистыми, часто Н-образными, клетками. Складки образуются с наружной и внутренней сторон. Губчатая паренхима в листе *P. aurea* с крупными межклетниками, клетки ее с более резко выраженными лопастями, чем у *P. violacea*. Эпидермальные клетки *P. violacea* мельче, стенки менее извилисты (рис. 7, б, в, д, е), кутикула более морщинистая, чем у *P. aurea*. Одноклеточные трихомы у *P. violacea* имеются в большом числе на обеих сторонах листа, в то время как у *P. aurea* они приурочены преимущественно к нижней стороне, располагаясь по жилкам. Устьица находятся на обеих сторонах пластинки, но у *P. violacea* в верхнем эпидермисе их больше, чем в нижнем, а у *P. aurea* — наоборот (таблица). Для *P. aurea* характерны более крупные устьица ($24 \times 29 \text{ мк}$ против 16×14 у *P. violacea*) и меньшая их частота. Средняя жилка в листе *P. aurea* обычно составлена 2—3 сближенными пучками и армирована колленхимой, у *P. violacea* жилки мельче, но протяженность их большая (таблица).

Общие признаки листа обоих видов *Pulsatilla*: волнистый «шов» эпидермальных клеток, присутствие хлоропластов, простые волоски, слегка приподнятые устьица на обеих сторонах пластинки, ориентация устьичной щели параллельно продольной оси органа, ветвистые клетки столбчатого мезофилла.

* * *

На основании проведенных исследований оба вида *Pulsatilla* могут быть охарактеризованы как вертикальнокорневищные, многоглавные, полурозеточные, короткостержнекорневые травянистые поликарпики. В надземной части растения развивается от 2 до 5 побегов, почки возобновления располагаются у поверхности почвы. Вегетативные побеги (отдельные оси корневища) розеточные, моноподиальные. Генеративные побеги пазушные, удлиненные, ослиственные, моноциклические. Для корневища и базальной части главного корня характерна партикуляция. Узлы у ювенильных растений трехлакунные, у взрослых — многолакунные.

Листья мезоморфного строения (небольшая частота устьиц и малая протяженность жилок) с некоторыми чертами ксероморфизма и световой организации у *P. violacea* (густое опушение, мелкоклеточный

эпидермис, узкие и длинные плотно сомкнутые клетки столбчатого мезофилла, небольшие межклетники).

Возрастные изменения носят преимущественно количественный характер.

Различий в васкулярной анатомии цветка у исследованных видов не обнаружено.

В качестве видовых диагностических признаков могут быть использованы форма и строение черешка, характер клеток столбчатого и губчатого мезофилла, эпидермиса, размеры устьиц, особенности строения корневища.

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р. П., Пустовойтова В. И. 1973. Морфолого-анатомическое изучение *Ranunculus repens* L. и *R. reptans* L. в процессе их индивидуального развития. «Вестн. Моск. ун-та», биология, почвоведение, № 6, стр. 28—39.
- Барыкина Р. П., Гуланян Т. А. 1974. Морфолого-анатомическое исследование *Hepatica nobilis* Garsault. «Бюлл. МОИП», отд. биол., 79, № 2, 94—108.
- Борисова И. В. 1960. Основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов северного Казахстана. «Ботанический журнал», 45, № 1, 19—33.
- Гроссгейм А. А. 1949. Определитель растений Кавказа. М., «Советская наука».
- Евтюхова М. А. 1965. Прострелы. «Цветоводство», № 5, стр. 3—4.
- Залевская Е. М. 1969. Биология и экология некоторых видов родов *Anemone* L. и *Pulsatilla* Adans., интродуцированных в условиях Ташкента. Автореф. канд. дисс. Ташкент.
- Залевская Е. М. 1970 а. Сравнительное морфологическое изучение проростков видов родов *Anemone* L. и *Pulsatilla* Adans. В кн.: «Интродукция и акклиматизация растений», вып. 6. Ташкент, стр. 164—169.
- Залевская Е. М. 1970 б. К биологии прорастания семян некоторых интродуцированных ветрениц и прострелов. В кн.: «Интродукция и акклиматизация растений», вып. 7. Ташкент, стр. 113—120.
- Куклина Л. А. 1961. Сравнительная анатомия вегетативных органов растений семейства лютиковых. «Бюлл. Главн. Бот. сада АН СССР», вып. 42, стр. 66—75.
- Куклина Л. А. 1970. Анатомическое строение черешка у некоторых представителей семейства лютиковых. «Тр. Свердловск. с.-х. ин-та», № 19, стр. 262—268.
- Пряжников А. Н. 1971. *Pulsatilla flavescens* (Zucc.) Juz. — растение с высокой фитонцидной активностью. «Растительные ресурсы», 7, вып. 1, 88—90.
- Юзепчук С. В. 1937. Род прострел — *Pulsatilla* Adans. Флора СССР, т. 7. М.—Л., стр. 285—307.
- Auer S. 1962. Untersuchungen zur Epidermis-Entwicklung an Keimblättern von *Pulsatilla vulgaris*. «Zeitschr. Bot.», 50, Nr. 2, 128—153.
- Bentham G., Hooker J. D. 1862—1883. Genera plantarum, I—III. London.
- Cattorini P. E. 1957. *Pulsatilla vulgaris* Mill. et similia. «Fitoterapia», 28, n. 2, 777—784.
- De Candolle A. P. 1824. Prodomus systematis naturalis regni vegetabilis, pt. 1. Parisii.
- Drude O. 1913. Ökologie der Pflanzen. Braunschwig.
- Eichler A. W. 1878. Blüthendiagramme, Bd. II. Leipzig, SS. 154—176.
- Endlicher St. 1836—1840. Genera plantarum secundum ordines naturales disposita Vinodobonae.
- Höster H. R., Zimmermann W. 1961. Die Entwicklung des Leitbündelsystems im Keimblatt von *Pulsatilla vulgaris*. «Planta», Bd. 56, SS. 71—96.
- Hutchinson J. 1959. The Families of flowering plants, vol. 1. Oxford.
- Huynh K.-L. 1970. Le pollen et la systematique du genere *Pulsatilla*. «Bot. Jahrb Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr.», 89, Nr. 4, 584—607.
- Kranich E. M. 1958. Anomalien der Küchenschelle *Pulsatilla* Miller. «Flora», 146 Hf. 1—2, 254—301.
- Miller Ph. 1754. The Garden Dictionary.
- Rathfelder O. 1952. Gefäßbündelverlauf unter besonderer Berücksichtigung der Protoxylementwicklung bei *Pulsatilla vulgaris*. Tübingen.
- Rathfelder O. 1956. Anatomische Untersuchungen an *Pulsatilla*. «Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr.» 77, Hf. 1, 25—51.
- Reichert R. 1954. Morphologische Änderungen in der Gattung *Pulsatilla* Tourn. Tübingen.

- Smith G. H. 1926. Vascular anatomy of Ranalian flowers. I. Ranunculaceae. «Bot. Gaz.», 82, No. 1, 1—28.
- Sourek J. 1968. Die Gattung *Pulsatilla* Mill. im Gebirge Krkonose. «Preslia» Nr. 40, pp. 76—79.
- Tomán M. 1972. Die Verbreitung von *Pulsatilla pratensis* (L.) Mill. in Böhmen. «Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr.», 91, Hf. 4, 483—495.
- Uotila P. 1969. Ecology and area of *Pulsatilla patens* (L.) Mill. in Finland. «Ann. Bot. fennici», 6, No. 2, 105—111.
- Voelter K. H., Weber W. 1962. Zur Morphologie und Anatomie von *Pulsatilla*. «Zeitschr. Bot.», 50, Hf. 5, 498—516.
- Wydler H. 1859. Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse. «Flora», Nr. 49 (17), 257—268.
- Zamels A., Paegle P. 1927. Untersuchungen über den anatomischen Bau der Blattstiele in der Gattung *Pulsatilla* Tourn. «Acta Hort. Bot. Univ. Latv.», Nr. 2, pp. 133—164.
- Zimmermann W. 1965. Die Telomtheorie. Stuttgart.
- Zimmermann W. 1966 (1967). Zur Taxonomie von *Pulsatilla alpina* subsp. *alba* var. *decolorata* var. nov. «Feddes repert.», 74, Nr. 3, 167—170.
- Zimmermann W., Bachmann-Schwegler H. 1962. Zur Morphologie und Anatomie von *Pulsatilla*. «Flora», 152, Nr. 2, 315—324.
- Zimmermann W., Bachmann-Schwegler H., Dieringer W. 1962. Zur Morphologie und Anatomie von *Pulsatilla*. «Flora», 152, Nr. 3, 458—479.
- Zimmermann W., Grund D. 1962. Zur Morphologie und Anatomie von *Pulsatilla*. «Beiträge Biol. Pflanzen.», 38, Nr. 1, 1—29.
- Zimmermann W., Hauser-Herterich R. 1961. Zur Morphologie und Anatomie von *Pulsatilla*. «Zeitschr. Bot.», 49, 489—514.
- Zimmermann W., Miehllich-Vogel G. 1962. Zur Taxonomie der Gattung *Pulsatilla* Miller. «Kulturpflanze», Beih. 3, SS. 93—133.

Поступила в редакцию
10.12 1973 г.

Кафедра морфологии и систематики высших растений биологического факультета

R. P. Barykina, T. A. Gulanján

ANATOMO-MORPHOLOGICAL STUDY OF PULSATILLA VIOLACEA RUPR. AND PULSATILLA AUREA (N. BUSCH) JUZ.

Characteristic ontomorphogenesis features are considered. These two species may be characterized as verticalrhizomous, polycephalous, hemirooted, short-rachis-root herbaceous polycarpics. Generative shoots axillary monocyclic. Anatomy of vegetative organs and a flower was studied. Age changes were marked. The established specific peculiarities of the studied *Pulsatilla* species can be served for their diagnostics.