

не может ни обнаружить добычу на расстоянии, ни преследовать ее. К сходному выводу пришли R. Soper и С. Lalli (1972). Наблюдение Б. П. Мантейфелем (1937) клиона, выбрасывающего щупальца при проплывании лимацины на расстоянии 1 см от него, объясняется, по-видимому, случайным совпадением. Не исключено, что клион находился в возбужденном состоянии вследствие поедания одной из лимацин другим клионом. В этом состоянии, как мы обнаружили, у клионов нередко происходит спонтанное выбрасывание щупалец.

Встреча с лимациной запускает стереотипное пищевое поведение клиона. После соприкосновения с лимациной система, управляющая выбрасыванием щупалец и схватыванием добычи, начинает реагировать на любой тактильный стимул. Поэтому не исключено, что в возбужденном состоянии клион может питаться не только лимацинами, но и другими планктонными животными, хотя исходно он на них не реагирует.

Мы благодарим К. Н. Несиса за ценные замечания.

FEEDING BEHAVIOUR OF *CLIONE LIMACINA* (PTEROPODA)

N. M. Litvinova, G. N. Orlovskiy

Summary

Technique of hunting of the predatory pteropodial mollusk *Clione limacina* is considered. Two strategies have been found to be used by the predator when it hunts mollusks of the genus *Limacina*. The first strategy is passive: hunting when the predator ambuscades and waits for its prey; in this case occasional meetings with the prey are mainly determined by prey mobility. If *Clione* misses the prey, it turns to active hunting. It means that change of hunting strategies may take place depending on circumstances.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вагнер Н. В. 1885. Исследования северного клиона (*Clio borealis*). — В кн.: Беспозвоночные Белого моря, т. 1. Спб. Кашин С. М. и др. 1977. Поведение некоторых рыб во время охоты. — Зоол. журн., т. 56, вып. 9. Мантейфель Б. П. 1937. К биологии крылоногого моллюска *Clione limacina* Phipps. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 66, вып. 1. Цейтлин В. Б. 1976. Стратегия охоты и вертикальное распределение пелагических зоопланктофагов в тропическом океане. — Океанология, т. 16, вып. 5. Soper R., Lalli C. 1972. Feeding and growth in *Clione limacina* (Phipps) a pteropod mollusc. — J. exp. mar. Biol. Ecol., vol. 9, N 3. Lalli C. M. 1970. Structure and function of the buccal apparatus of *Clione limacina* (Phipps) with a review of feeding in Gymnostomatous pteropods. — J. exp. mar. Biol. Ecol., vol. 4, N 2. Lebour M. V. 1931. *Clione limacina* in Plymouth waters. — J. mar. biol., Ass. U. K., N 17. Morton J. E. 1958. Observations on the Gymnostomatous Pteropoda *Clione limacina* (Phipps). — J. mar. biol., Ass. U. K., vol. 37, N 2.

Поступила в редакцию
16.03.83

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. БИОЛ., 1985, Т 90, ВЫП. 4

УДК 581.143.32:582.663.2

О ХАРАКТЕРЕ ВТОРИЧНОГО РОСТА ОСЕВЫХ ОРГАНОВ *AMARANTHUS* L.

Л. И. Лотова, А. К. Тимонин

Представители семейства Amaranthaceae, как и некоторых других родственных семейств центросеменных, обладают особым типом строения осевых органов (Eckardt, 1976), в которых вторичные проводящие

ткани составляют не сплошной цилиндр, а соединены в отдельные тяжи, на поперечных срезах стебля и корня имеющие вид коллатеральных пучков, расположенных кольцами или беспорядочно. Такой необычный для двудольных тип строения, обусловленный особенностями вторичного утолщения, более полутора веков, начиная с работы Н. F. Link (1807), привлекает внимание анатомов, однако несмотря на интенсивные исследования, до сих пор нет единого мнения о месте заложения меристемы, обеспечивающей это утолщение, взаимоотношения ее с другими меристемами растения и о характере ее деятельности.

Многие исследователи (например, Herail, 1885; Morot, 1885; de Bary, 1877; Leisering, 1899; Палладин, 1917; Eames, MacDaniels, 1925; Pfeiffer, 1926; Joshi, 1937; Metcalfe, Chalk, 1950; Эсау, 1969) считают, что атипичный вторичный рост осуществляется биполярными добавочными камбиями, каждый из которых функционирует ограниченное время и заменяется следующим, возникающим в более удаленных от центра участках стебля или корня. В конце прошлого века В. Leisering (1899) установил, что новые камбии онтогенетически связаны с предшествующими, так как возникают из недифференцированных производных, отложенных ими наружу. Новый добавочный камбий может закладываться сплошным кольцом (de Bary, 1877; и др.) или отдельными более или менее длинными дугами, причленяющимися концами к участкам предшествующего камбия, которые сохраняют меристематическую активность. Поэтому кольцо добавочного камбия в этом случае обновляется не целиком, а участками (Morot, 1885; Herail, 1885).

Некоторые исследователи объясняли атипичный вторичный рост центросеменных деятельностью униполярного камбия, откладывающего внутрь не только ксилему, но и флоэму добавочных проводящих пучков (de Bary, 1877; Solereder, 1899; Палладин, 1917; Eames, MacDaniels, 1925; Eames, 1961; Kausmann, 1963).

Дальнейшим развитием этих представлений стала концепция меристематической зоны, предложенная Е. Е. Balfour (1965) для объяснения атипичного вторичного утолщения осевых органов центросеменных¹. По его мнению, атипичное утолщение осуществляется не камбием, а широкой меристематической зоной, откладывающей внутрь участки ксилемы и межпучковую ткань; флоэма закладывается внутри меристематической зоны вследствие беспорядочных продольных делений ее клеток. Впоследствии W. R. Philipson с соавторами (Philipson et al., 1965; Philipson et al., 1971) уточнили концепцию меристематической зоны, указав, что наиболее активные деления клеток наблюдаются не на периферии зоны, а в слое клеток, расположенном между дифференцирующимися ксилемой и флоэмой, что и придает этому слою сходство с обычным камбием. Однако в отличие от типичного камбия клетки камбиоподобного слоя через некоторое время теряют способность к делению и дифференцируются в элементы постоянных тканей; настоящие инициалы меристематической зоны находятся на ее периферии.

Концепция меристематической зоны близка представлениям В. М. Арциховского (1928), также считавшего меристему атипичного вторичного роста униполярной, но, по его мнению, добавочные пучки образует не сама меристематическая зона, а закладывающиеся в ней сукцессивные биполярные камбии.

¹ Раньше представление о меристематической зоне применительно к представителям Compositae развивал R. S. Adamson (1934), работа которого, по-видимому, не была известна Е. Е. Balfour.

Многие авторы резко противопоставляют концепцию добавочных сукцессивных камбиев концепции меристематической зоны (Esau, Cheadle, 1969; Mikesell, 1979; Nogak, 1981a; и др.), но, по мнению Z. Puławska (1973), между этими представлениями нет принципиальной разницы, а разногласия обусловлены недостаточно ясной и строгой терминологией.

Большинство анатомов считают, что атипичное вторичное утолщение осевых органов происходит одинаково у всех центросеменных, но некоторые полагают, что оно может происходить по-разному не только у разных таксонов (Палладин, 1917; Eames, MacDaniels, 1925), но и в разных органах растений одного вида (de Bary, 1877). Указывают также на то, что у центросеменных меристема атипичного вторичного утолщения образует не настоящие пучки, а отдельные тяжи флоэмы и ксилемы, которые на поперечных срезах органа только кажутся соединенными в коллатеральные пучки (Fahn, Shchori, 1967; Nogak, 1981b).

Для уточнения характера атипичного вторичного роста осевых органов центросеменных мы изучили 10 видов рода *Amaranthus* (sect. *Amaranthus*: *A. caudatus* L., *A. cruentus* L., *A. hybridus* L., *A. powellii* S. Wats., *A. retroflexus* L.; sect. *Blitopsis* Dum.: *A. albus* L., *A. blitoides* S. Wats., *A. blitum* L., *A. deflexus* L., *A. sylvestris* Vill.) из разных районов Советского Союза и Болгарии, а также выращенных из семян, собранных нами или полученных из других ботанических учреждений. Заложение, строение и способ деятельности меристемы атипичного утолщения изучали на поперечных и продольных срезах корня и стебля на разных стадиях развития растений.

По данным А. de Bary (1877) и И. Ковачева (1964, 19676), стебли *Amaranthus* вообще не имеют типичного для двудольных вторичного утолщения. Наши исследования показали, что у всех изученных видов на ранних стадиях развития утолщение корня и стебля осуществляется типичным пучковым камбием; межпучковый камбий не развивается. Нормальный вторичный рост продолжается, однако, недолго, и ко времени разворачивания первого настоящего листа в растении уже заметны первые добавочные пучки.

Атипичное вторичное утолщение начинается в гипокотиле, в перидикле которого сначала дифференцируются два добавочных пучка в плоскости, перпендикулярной плоскости семедолей, и вторичная межпучковая ткань по бокам от них (рис. 1, А). Позднее добавочные пучки возникают по всей окружности перидикла гипокотыля. Образование проваскулярных тяжей добавочных пучков происходит до заложения добавочного камбия, который появляется в них только после дифференциации первых элементов ксилемы и флоэмы. Снаружи от добавочных пучков остается один или два слоя клеток перидикла, сохраняющих меристематический характер и обеспечивающих последующее разрастание перидикла и продолжение вторичного роста. Из гипокотыля атипичный вторичный рост распространяется в побег и корень.

В корне появлению добавочных проводящих лучков предшествует разрастание перидикла, становящегося многослойным, причем клетки его приобретают неравномерно утолщенные стенки (рис. 1, Б). Разрастание перидикла сопровождается разрушением и слущиванием клеток первичной коры. Клетки наружного слоя перидикла, отличающиеся от остальных его клеток очертаниями и равномерно тонкими клеточными стенками (рис. 1, Б), составляют ткань, по-видимому, выполняющую функцию покровной.

Первые добавочные пучки дифференцируются снаружи от флоэм-

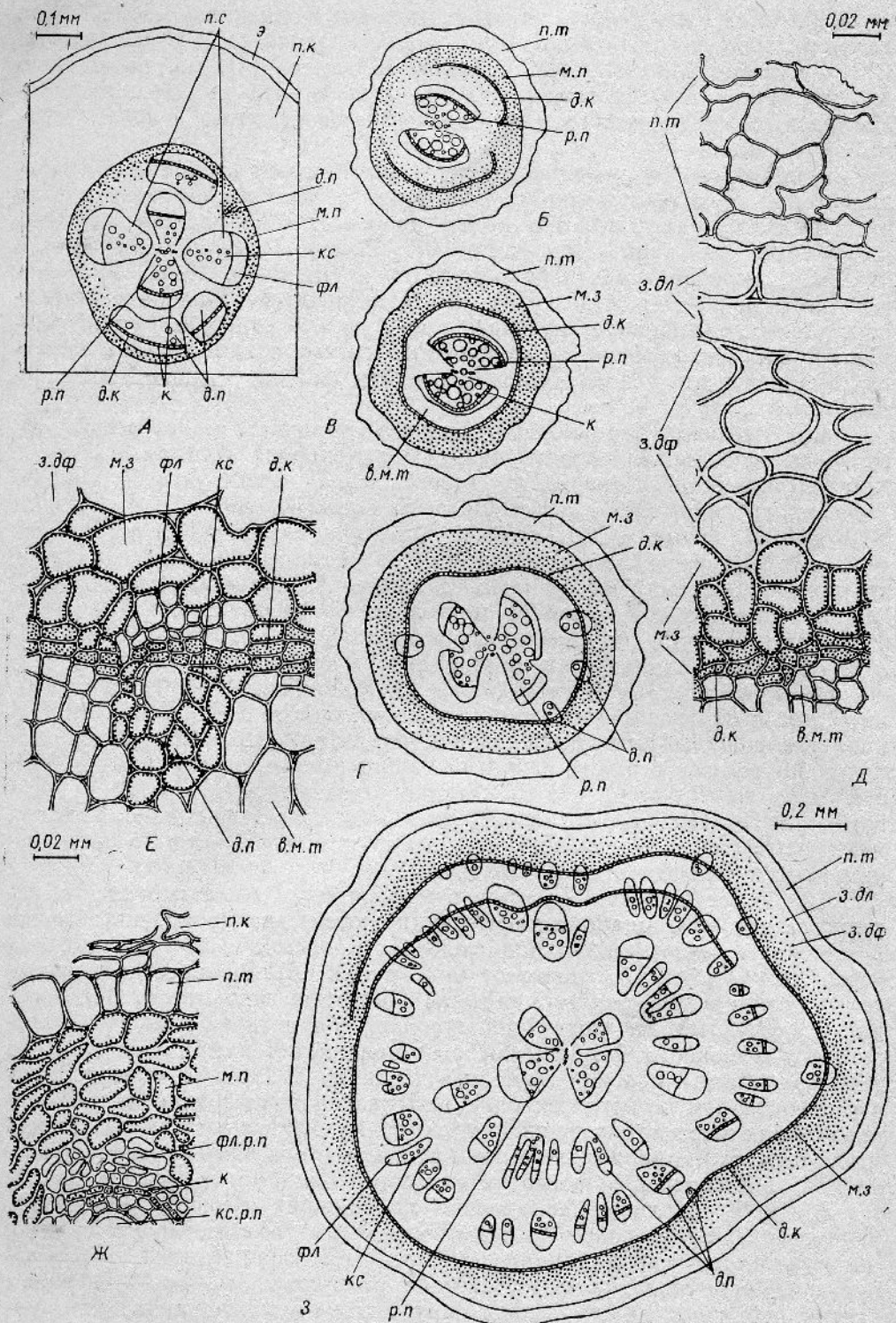


Рис. 1. *A. retroflexus*:

А — поперечный срез гипокотыла проростка; Б—Г — поперечные срезы корней разного возраста, показывающие последовательные стадии появления добавочных пуч-

ных участков диархного пучка корня, причем в части корня, граничащей с гипокотилем, при их образовании добавочного камбия нет. На некотором удалении от основания корня появлению добавочных пучков уже предшествует образование добавочного камбия, закладывающегося, как и у других центросеменных с атипичным утолщением (Mogot, 1885), первоначально двумя дугами снаружи от флоэмных участков радиального пучка (рис. 1, В). Затем эти дуги объединяются в кольцо (рис. 1, В), отдельные участки которого приступают к формированию добавочных пучков (рис. 1, Г), откладывая, как и типичный камбий, внутрь ксилему, наружу флоэму (рис. 1, Е). Между формирующимися пучками камбий образует внутрь вторичную межпучковую ткань. Впоследствии деятельность камбия прекращается сначала в межпучковой области, затем — в пучках. Дальнейшее утолщение осуществляет новый камбий, закладывающийся снаружи от образовавшегося кольца добавочных пучков широкими дугами, соединяющимися концами с предшествующим камбием. Иногда дифференциация добавочного камбия происходит непрерывно по спирали (рис. 1, З).

Ни первый, ни последующие добавочные камбии никогда не возникают в самых периферических слоях перицикла: снаружи от нового камбия всегда остается более или менее широкая зона недифференцированных клеток (рис. 1, Д, Е, З). Каждый новый слой камбия откладывает наружу некоторое количество производных, сохраняющих меристематический характер до образования в них следующего добавочного камбия. Одновременно наружные производные предыдущего камбия начинают делиться трансверсально, а их стенки неравномерно утолщаются (рис. 1, Д), что придает этой зоне сходство с колленхимой. Снаружи от колленхимоподобной зоны располагается зона дилатации, представляющая собой следующую стадию дифференциации наружных производных добавочного камбия. Клетки этой зоны сильно вытянуты в тангентальном направлении (рис. 1, Д), а наружные из них начинают делиться радиальными перегородками. Эти деления приводят к формированию зоны, состоящей из довольно мелких тонкостенных клеток часто неправильной формы (рис. 1, Д), ободочки которых опробковывают, а сами клетки отмирают и слущиваются. По-видимому, эта наружная зона разросшегося перицикла аналогична перидерме (типичную перидерму у исследованных видов мы не обнаружили).

Вторичная межпучковая ткань состоит из несколько вытянутых в продольном направлении живых клеток обычно с целлюлозными стенками, но иногда во внешних кольцах добавочных пучков межпучковая ткань одревесневает. У собранного в конце лета *A. deflexus* клетки межпучковой ткани обильно заполнены крахмальными зернами, у остальных видов крахмал не обнаружен. Вероятно, это связано с тем, что *A. deflexus* — стержнекорневой многолетник, а остальные виды — однолетники.

ков; Д — периферическая часть зрелого корня (поперечный срез); Е — образование добавочного проводящего пучка в корне; Ж — разросшийся перицикл молодого корня; З — поперечный срез зрелого корня (в.м.т — вторичная межпучковая ткань, д.к — добавочный камбий, д.п — добавочный пучок, з.дл — зона дилатации, з.дф — зона дифференциации, к — нормальный камбий, кс — ксилема, кс.р.п — ксилема радиального пучка, м.з. — меристематическая зона, м.п — меристематический перицикл, п.к — первичная кора, п.с — пучок семедольного следа, п.т — покровная ткань, р.п — радиальный пучок корня, фл — флоэма, фл.р.п — флоэма радиального пучка, э — эпидерма)

В стебле атипичный вторичный рост нечетко ограничен от первичного утолщения. Над самым молодым листовым зачатком на поперечном срезе апекса различимы дифференцирующаяся сердцевина и окружающее ее кольцо меристематической ткани (рис. 2, А). Ниже

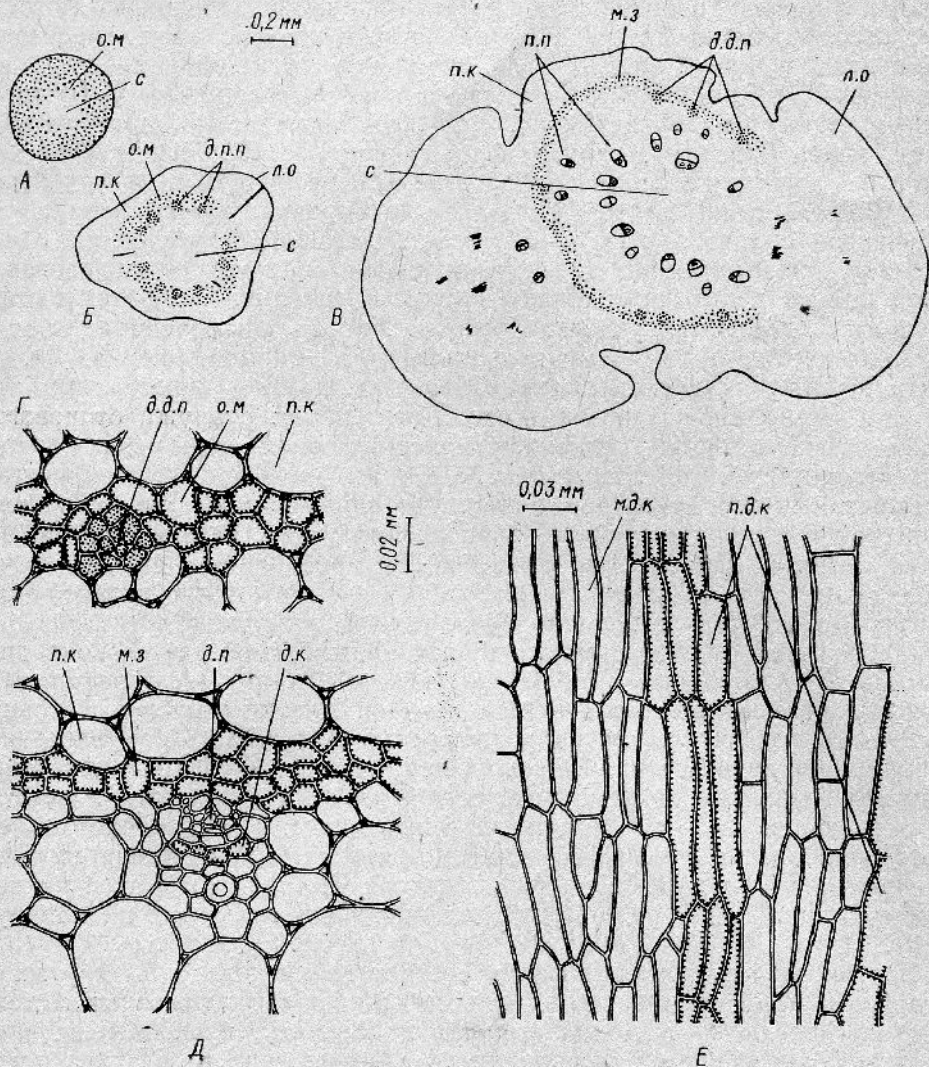


Рис. 2. *A. retroflexus*:

А — поперечный срез апекса побега над листовыми зачатками; Б — поперечный срез верхушки побега ниже первого листового зачатка; В — поперечный срез стебля на стадии перехода к атипичному вторичному росту; Г—Д — дифференциация периферического проводящего пучка; Е — добавочный камбий в тангентальной плоскости (д.д.п — дифференцирующийся добавочный пучок; д.к — добавочный камбий, д.п — добавочный пучок, д.п.п — дифференцирующийся первичный пучок, л.о — листовое основание, м.д.к — межпучковый участок добавочного камбия, м.з — меристематическая зона, о.м — остаточная меристема, п.д.к — пучковый участок добавочного камбия, п.к — первичная кора, п.п — первичный пучок, с — сердцевина)

первого листового зачатка наружная часть этого кольца теряет меристематический характер и дифференцируется в паренхиму первичной коры (рис. 2, Б). Одновременно во внутренней части меристематического кольца формируются проваскулярные тяжи будущих медуллари-

ных пучков. Между этими тяжами и первичной корой остается кольцо меристемы. Ее наружные клетки продолжают делиться, а внутренние постепенно превращаются в паренхимные, вследствие этого меристематическая зона отодвигается от медуллярных пучков. Вскоре во внутренних участках меристемы появляются, проваскулярные тяжи промежуточных (Gravis, 1907) проводящих пучков.

Изучение серии поперечных срезов побега показывает, что проваскулярные тяжи медуллярных и промежуточных пучков не прерываются, что, по-видимому, может быть истолковано как свидетельство их акропетальной дифференциации (Esau, 1954). Медуллярные и промежуточные пучки — пучки листовых следов (Gravis, 1907), поэтому происходящее при их развитии утолщение стебля следует считать первичным.

После заложения первичных проводящих пучков у видов *Amaranthus* в отличие от большинства двудольных окружающая их снаружи меристематическая зона сохраняет активность. Ее периферические клетки делятся преимущественно тангентально, поэтому первоначальное беспорядочное расположение клеток сменяется расположением их короткими радиальными рядами (рис. 2, Г, Д). На этой стадии развития стебля в меристематической зоне начинают дифференцироваться периферические проводящие пучки (рис. 2, В—Д), формирующиеся так же, как пучки листовых следов: клетки меристематической зоны беспорядочно делятся в продольном направлении, образуя проваскулярный тяж (рис. 2, Г, Д). Учитывая раннее появление периферических пучков в онтогенезе побега, сходство способа их дифференциации с таковым проводящих пучков листовых следов, наличие в них спиральных сосудов, эти пучки иногда считают первичными (Gravis, 1907; Wilson, 1924; Иноуэ, 1956). Однако периферические пучки стебля представляют собой непосредственное продолжение добавочных, вторичных пучков гипокотыля и корня, а образование новых периферических пучков продолжается и после прекращения роста стебля в длину. Поэтому мы считаем их вторичными. Таким образом, при переходе стебля к атипичному вторичному утолщению у видов *Amaranthus* не происходит существенного изменения в функционировании меристематической зоны.

Обычно сформированный периферический пучок отделен от первичной коры одним-двумя слоями клеток меристематической зоны (рис. 2, Д), редко он непосредственно примыкает к ней.

В большей части стебля клетки меристематической зоны после образования периферических пучков перестают делиться, и вся зона превращается во вторичную межпучковую ткань.

В основании стебля атипичный рост может продолжаться более продолжительное время. При этом клетки меристематической зоны, расположенные снаружи от периферических пучков, продолжают делиться тангентально, обуславливая ее расширение, особенно сильное у *A. deflexus*, у которого в ней закладывается второе кольцо добавочных пучков (рис. 3, А), также без участия камбия (рис. 3, Б).

У остальных исследованных нами видов меристематическая зона более узкая, во внутренней ее части закладывается первое кольцо добавочного камбия. Часто он соединяется с камбием, развившимся в периферических пучках, как отмечали А. Gravis (1907) и С. L. Wilson (1924). После прекращения деятельности лучкового камбия снаружи от соответствующего периферического пучка в меристематической зоне возникает дуга нового добавочного камбия, соединяющаяся концами с предшествующим камбием по обеим сторонам от пучка.

0,1 мм

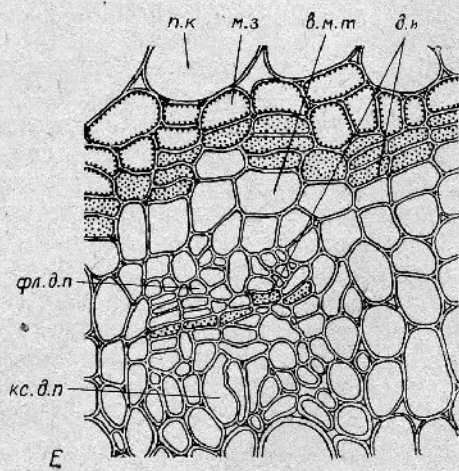
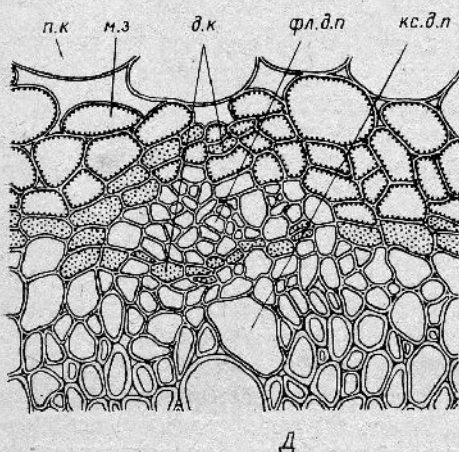
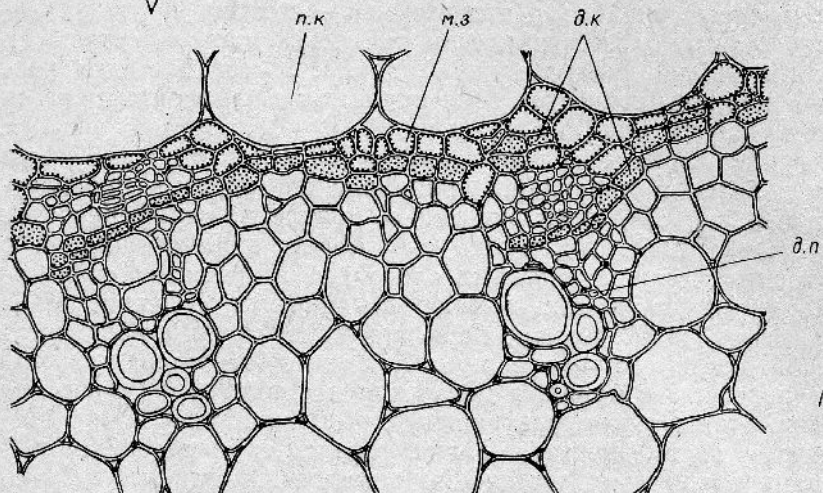
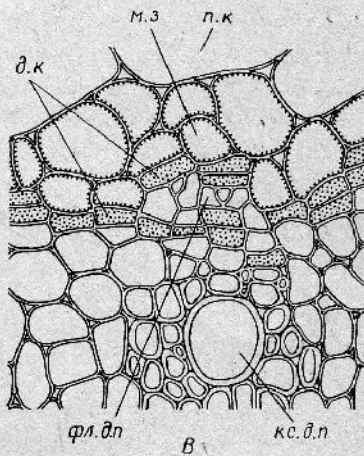
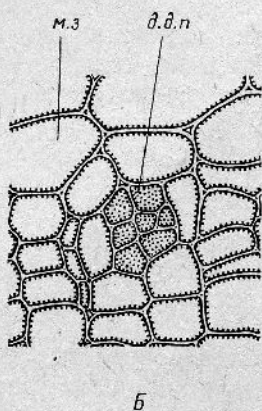
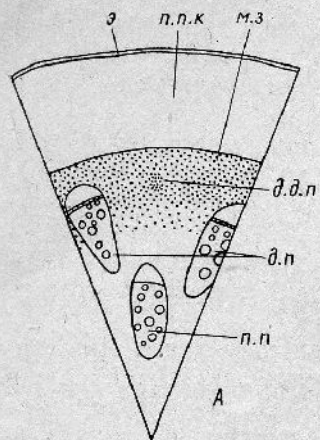


Рис. 3. Поперечный срез основания стебля (А), дифференциация добавочного камбия (В, Д, Е), дифференциация первого кольца добавочного камбия (Г) (А, Б — *A. deflexus*, В—Е — *A. cruentus*, в.м.т — вторичная межпучковая ткань, д.д.п — дифференцирующийся добавочный пучок, д.к — добавочный камбий, д.п — добавочный пучок, кс.д.п — ксилема добавочного пучка, м.з — меристематическая зона, п.к — первичная кора, п.п — первичный пучок, фл.д.п — флоэма добавочного пучка, э — эпидерма)

Таким образом восстанавливается целостность камбиального кольца. Нередко камбий с самого начала формируется снаружи от периферического пучка, как указывали С. П. Костычев (1920) и Е. Ф. Artschwager (1920). Оба этих способа можно наблюдать на одном срезе стебля (рис. 3, Г).

Образовавшееся камбиальное кольцо в течение некоторого времени откладывает внутрь межпучковую ткань, а наружу — очень небольшое количество ткани, остающейся недифференцированной, или не откладывает ничего. Затем отдельные участки добавочного камбия образуют новые пучки. Деятельность камбия в них вскоре прекращается, а в меристематической зоне над пучком возникает дуга нового добавочного камбия, почти вплотную примыкающая к его флоэме (рис. 3, В, Д). Поэтому в стебле обновляются меньшие участки камбия, чем в корне. О месте заложения дуги нового камбия существовали разногласия. Например, по данным М. J. Herail (1885), новый камбий начинает развиваться с одной из сторон пучка, соприкасаясь с уже имеющимся добавочным камбием (рис. 3, Д). L. Morot (1885) полагал, что первые элементы новой камбиальной дуги появляются снаружи от флоэмы проводящего пучка и лишь впоследствии этот камбий соединяется с предшествующим (рис. 3, В). У изученных нами видов мы наблюдали оба способа заложения камбия в меристематической зоне. Восстановившее целостность камбиальное кольцо откладывает внутрь вторичную межпучковую ткань, отодвигаясь в результате этого от предыдущего кольца пучков (рис. 3, Е), затем образует очередное кольцо добавочных пучков.

У *A. deflexus* в меристематической зоне снаружи от второго кольца добавочных проводящих пучков также закладывается камбий, но в отличие от остальных видов не сплошным кольцом, а отдельными дугами, формирующими добавочные проводящие пучки. В промежутках между дугами вторичная межпучковая ткань нарастает за счет делений и разрастания в радиальном направлении клеток меристематической зоны.

Вторичная межпучковая ткань в стеблях исследованных видов одревесневает чаще, чем в корнях. Особенности одревеснения вторичной межпучковой ткани некоторые исследователи придают большое филогенетическое значение (Pfeiffer, 1926; Joshi, 1937; Саидов, Бутник, 1981). У исследованных нами растений одного вида, собранных в одном географическом пункте, были обнаружены экземпляры как с одревесневшей, так и с неодревесневшей межпучковой тканью. По-видимому, степень ее одревеснения определяется в основном условиями обитания растения, в частности интенсивностью освещения (Р. П. Барыкина, устное сообщение). Мощность развития склеренхимы может также зависеть от химического состава почвы (Дорохина, Мирошниченко, 1978). Поскольку степень одревеснения межпучковой ткани определяется в первую очередь экологическими условиями, мы не считаем возможным придавать этому признаку какое бы то ни было филогенетическое значение, во всяком случае в отношении рода *Amaranthus*.

Изучая анатомическое строение нижней части стебля разных видов этого рода, И. Ковачев (1967а, б) описал узлы с лакуной, заполненной паренхимой, и узлы, у которых лакуна «закрыта» слоем одревесневшей ткани. Этот признак он пытался использовать в систематике и диагностике видов *Amaranthus*. Наши исследования показали, что у всех 10 видов меристема атипичного вторичного роста в нижней части стебля возникает также в паренхиме веточно-листных прорывов,

что неизбежно вызывает «закрывание» лакун вторичной межпучковой тканью, степень одревеснения которой, как было отмечено выше, зависит от экологических факторов. Поэтому точка зрения Ковачева нам представляется мало обоснованной.

Таким образом, на начальных этапах атипичного вторичного роста в гипокотиле, основании главного корня и в стебле исследованных видов *Amaranthus* дифференциация вторичных проводящих пучков происходит еще до образования добавочного камбия, за счет продольных делений клеток внутри меристематической зоны. В корне, а на более поздних стадиях атипичного вторичного роста также в гипокотиле и стебле в меристематической зоне закладывается камбий, который и образует новые добавочные пучки. Однако снаружи от камбия всегда можно наблюдать один или несколько слоев недифференцированных клеток, дающих начало новому добавочному камбию. Поскольку инициалами меристемы следует считать те клетки, которые всегда находятся в недифференцированном состоянии (Bailey, 1954; Newman, 1956; Эсау, 1969), то добавочные камбии, рано или поздно прекращающие функционировать, не могут состоять из инициалей меристемы атипичного вторичного утолщения. Более правильно, на наш взгляд, истинными инициалами этой меристемы считать зону недифференцированных клеток снаружи от камбия (Арциховский, 1928). Эти инициали могут занимать в меристематической зоне не самое периферическое положение, например, в корне и гипокотиле, но они всегда находятся снаружи от флоэмы добавочных пучков. Поэтому меристему атипичного утолщения в целом можно считать унисполярной, хотя она дает начало несомненно биполярным добавочным камбиям.

Описанные особенности вторичного утолщения осевых органов подтверждают, на наш взгляд, правомерность и концепции сукцессивных добавочных камбиев и концепции меристематической зоны. Разумеется, различия между ними не в терминологических расхождениях, как считает Z. Puławska (1973), а в том, что обе они подчеркивают специфику деятельности меристемы атипичного вторичного роста в разных органах и в разные моменты их развития. Поэтому обе концепции не исключают, а взаимно дополняют одна другую.

Как и у других центросеменных (Stevenson, Popham, 1973; Mikesell, Popham, 1976; Wheat, 1977; Mikesell, 1979; Саидов, Бутник, 1981; Ногак, 1981а; Yarrow, Popham, 1981), меристематическая зона атипичного вторичного роста в побеге *Amaranthus* представляет собой в сущности остаточную меристему конуса нарастания, сохраняющую активность в течение значительно более продолжительного времени, чем у двудольных с типичным вторичным ростом, и поэтому, по-видимому, может быть названа первичной меристемой утолщения (primary thickening meristem) (Stevenson, Popham, 1973; Mikesell, 1979; Yarrow, Popham, 1981).

Таким образом, добавочные камбии в стеблях видов *Amaranthus* возникают непосредственно из остаточной меристемы, подобно нормальному пучковому камбию. Интересно, что и по строению добавочные камбии очень сходны с возникшим из остаточной меристемы нормальным камбием. Они состоят из однородных веретеновидных клеток (рис. 2, E) как в пучковых, так и в межпучковых участках. Этим межпучковые участки добавочных камбиев резко отличаются от обычного межпучкового камбия двудольных, возникающего в результате дедифференциации межпучковой паренхимы, и сходны с участками камбия первичных и вторичных лучей, дифференцирующимися в остаточной меристеме (Barghoorn, 1940, 1941; Carlquist, 1962).

Учитывая сходное строение и общность происхождения добавочных и нормального камбиев, мы вслед за С. П. Костычевым (1920), Н. Н. Pfeiffer (1926) и D. Wheat (1977) считаем, что между ними принципиальных различий нет. То, что при своем развитии добавочные камбии не проходят стадию прокамбия, по-нашему мнению, не имеет принципиального значения прежде всего потому, что к моменту их появления остаточная меристема, превратившаяся в меристематическую зону атипичного вторичного утолщения, уже состоит из прозенхимных клеток, морфологически сходных с прокамбиальными. Поскольку добавочные камбии генетически связаны с апикальной меристемой побега, мы относим их к основным латеральным меристемам (Лотова, 1977).

Труднее определить место в системе меристем растения добавочного камбия корня, дифференцирующегося в разрастающемся перичкле. Возникающую при этом меристематическую зону можно рассматривать либо как наружную зону центрально-стержневой меристемы корня, не дифференцировавшуюся в постоянные ткани (интересно в этой связи, что клетки разрастающегося перичкла имеют неравномерно утолщенные стенки, подобно центральным материнским клеткам конуса парастания побега — Porham (1951)), либо как результат дедифференциации перичклической парепхимы. В зависимости от решения этого вопроса добавочный камбий корня может быть отнесен к основным или к производным меристемам².

Таким образом, наши исследования показали, что характер атипичного вторичного роста неодинаков в разных органах и на разных стадиях развития меристемы атипичного утолщения. Наблюдаемые особенности подтверждают правомерность как концепции сукцессивных добавочных камбиев, так и концепции меристематической зоны, которые отражают разные особенности деятельности меристемы и поэтому взаимно дополняют одна другую.

CHARACTER OF SECONDARY GROWTH OF AXIAL ORGANS IN *AMARANTHUS L.*

L. I. Lotova, A. K. Timonin

Summary

Formation and patterns of meristem activity in an atypical secondary thickening of axial organs were studied in 10 species of *Amaranthus*. Secondary growth of the axial organs has been shown to be performed as a more or less wide unipolar meristematic zone. The meristematic zone forms secondary collateral bunches either directly or by means of the bipolar cambium being formed inside it; certain sections of the cambium stop to divide in time and are substituted by sections of the new cambium. The way of forming of the secondary bunches is not the same in different organs and in various stages of development of the meristem in an atypical thickening.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Арциховский В. М. 1928. Рост саксаула и анатомическое строение его ствола. — Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции, т. 19, вып. 4. Дорохина Л. Н., Мирошниченко Ю. М. 1978. Влияние засоления почв на особенности анатомического строения растений в Прикаспийской низменности. — В кн.: Биол. продуктивность дельтовых экосистем Прикасп. низменности Кавказа. Махачкала. Ковачев И. 1964. О некоторых анатомических особенностях рода *Amaranthus L.* — Докл. на Българска акад. на науките, т. 17, № 4. Ковачев Ив. Г. 1967а. Използуване на анатомични белези за разграничаване на видове от рода *Amaranthus L.* — Научни трудове на Висш селскостопански ин-т «Васил Коларов», т. 16,

² Аналогичная неопределенность имеет место и для типичного «пучкового» камбия корня (ср., например, Эззу, 1980 и Раздорский, 1949; Kaussmann, 1963).

кн. 1. Пловдив. Ковачев Ив. 1967. Върху някои анатомични особености при рода *Amaranthus* L. — Там же. Костычев С. П. 1920. Строение и утолщение стебля двудольных. — Журн. Рус. бот. о-ва, т. 5. Приложение. Лотова Л. И. 1977. О классификации меристем. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., № 2. Палладин В. И. 1917. Анатомия растений. Изд. 6. Пг. Раздорский В. Ф. 1949. Анатомия растений. М. Саидов Д. К., Бутник А. А. 1981. Эволюционное значение типов поликамбиального вторичного утолщения осевых органов видов Chenopodiaceae. — В кн.: Морфол. эволюция высш. растений. М. Эсау К. 1980. Анатомия семенных растений, кн. 2. М. Эсау К. 1969. Анатомия растений. М. Adamson R. S. 1934. Anomalous secondary thickening in Compositae. — Ann. bot., vol. 48, N 190. Artschwager E. F. 1920. On the anatomy of *Chenopodium album* L. — Amer. j. bot., vol. 7, N 6. Bailey I. W. 1954. Contribution to plant anatomy. — Chronica Bot., vol. 15, N 1/6. Balfour E. E. 1965. Anomalous secondary thickening in Chenopodiaceae, Nictaginaceae and Amaranthaceae. — Phytomorphology, vol. 15, N 1. Barghoorn E. S. 1940. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of Dicotyledons. I. The primitive ray structure. — Amer. j. bot., vol. 27, N 10. Barghoorn E. S. 1941. The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of Dicotyledons. II. Modification of the multiseriate and uniseriate rays. — Amer. j. bot., vol. 28, N 4. de Bary A. 1877. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig. Carlquist S. 1962. A theory of paedomorphosis in dicotyledonous wood. — Phytomorphology, vol. 12, N 1. Eames A. J. 1961. Morphology of the Angiosperms. New York—Toronto—London. Eames A. J., MacDaniels L. H. 1925. An introduction to plant anatomy. New York, London. Eckardt T. 1976. Classical morphological features of centrosperous families. — Plant systematics and evolution, vol. 126, N 1. Esau K. 1954. Primary vascular differentiation in plants. — Biol. rev., vol. 29, N 1. Esau K., Cheadle V. I. 1969. Secondary growth in *Bougainvillea*. — Ann. bot., vol. 33, N 132. Fahn A., Shchori Y. 1967. The organization of the secondary conducting tissues in some species of the Chenopodiaceae. — Phytomorphology, vol. 17, N 1—4. Gravis A. 1907. Contribution à l'anatomie des Amarantacées. — Arch. de l'Inst. bot. de l'Univ. de Liège, vol. 4. Heraul M. J. 1885. Recherches sur l'anatomie comparée de la tige des Dicotylédones. — Ann. sci. natur. Bot. Sér. 7, t. 2. Horak K. E. 1981a. Anomalous secondary thickening in *Stegnosperma* (Phytolaccaceae). — Bull. Torrey bot. club, vol. 108, N 2. Horak K. 1981b. The three-dimensional structure of vascular tissues in *Stegnosperma* (Phytolaccaceae). — Bot. Gaz., vol. 142, N 4. Inouye R. 1956. Anatomical studies in the vascular system of *Mirabilis Jalapa* L. — Bot. Mag. Tokyo, vol. 69, N 822. Joshi A. C. 1937. Some salient points in the evolution of the secondary vascular cylinder in Amarantaceae and Chenopodiaceae. — Amer. j. bot., vol. 24, N 1. Kaussmann B. 1963. Pflanzenanatomie. Jena. Leisering B. 1899. Ueber die Entwicklungsgeschichte des interxylären Leptoms bei den Dicotyledonen. — Bot. Centralblatt, Bd 80, H. 8. Link H. F. 1807. Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Göttingen. Metcalfe C. R., Chalk L. 1950. Anatomy of the Dicotyledons, vol. 2. Oxford. Mikesell J. E. 1979. Anomalous secondary thickening in *Phytolacca americana* L. (Phytolaccaceae). — Amer. j. bot., vol. 66, N 9. Mikesell J. E., Popham R. A. 1976. Ontogeny and correlative relationships of the primary thickening meristem in four o'clock-plants (Nyctaginaceae) maintained under long and short photoperiods. — Amer. j. bot., vol. 63, N 4. Morot L. 1885. Recherches sur le péri-cycle ou couche périphérique du cylindre central chez les Phanérogames. — Ann. sci. natur. Bot. Sér. 6, t. 20. Newman I. V. 1956. Pattern in meristems of vascular plants. I. Cell partition in living apices and in the cambial zone in relation to the concepts of initial cells and apical cells. — Phytomorphology, vol. 6, N 1. Pfeiffer H. H. 1926. Das abnorme Dickenwachstum. — In: handbuch der Pflanzenanatomie, Bd 9, t. 2, Abt. 2. Berlin. Philipson W. R., Ward J. M. 1965. The ontogeny of the vascular cambium in the stem of seed plants. — Biol. rev., vol. 40, N 4. Philipson W. R., Ward J. M., Butterfield B. G. 1971. The vascular cambium: Its development and activity. London. Popham R. A. 1951. Principal types of vegetative shoot apex organization in vascular plants. — Ohio j. sci., vol. 51, N 5. Puławska Z. 1973. The parenchymo-vascular cambium and its derivative tissues in stems and roots of *Bougainvillea glabra* Choisy (Nyctaginaceae). — Acta soc. bot. Poloniae, vol. 42, N 1. Solereder H. 1899. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart. Stevenson D. W., Popham R. A. 1973. Ontogeny of the primary thickening meristem in seedlings, of *Bougainvillea spectabilis*. — Amer. j. bot., vol. 60, N 1. Wheat D. 1977. Successive cambia in the stem of *Phytolacca dioica*. — Amer. j. bot., vol. 64, N 10. Wilson C. L. 1924. Medullary bundles in relation to the primary vascular system in Chenopodiaceae and Amaranthaceae. — Bot. Gaz., vol. 78, N 2. Yarrow G. L., Popham R. A. 1981. The ontogeny of the primary thickening meristem of *Atriplex hortensis* L. (Chenopodiaceae). — Amer. j. bot., vol. 68, N 8.