

УДК 581.45 : 581.8 : 582.572.232

Р. П. Барыкина, М. А. Гуленкова

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ, АНАТОМИЯ
И ПРИРОДА ЛИСТОВИДНЫХ ОРГАНОВ
ASPARAGUS SPRENGERI (ASPARAGACEAE)

R. P. BARYKINA, M. A. GULENKOVA. ONTOMORPHOGENESIS, ANATOMY
AND NATURE OF THE LEAF-LIKE ORGANS IN *ASPARAGUS SPRENGERI*
(ASPARAGACEAE)

Описаны большой жизненный цикл листолазающей лианы *Asparagus sprengeri*, основные закономерности морфогенеза, анатомия вегетативных органов. Выделены 4 возрастных состояния и 7 фаз морфогенеза. Показано, что в поддержании функциональной активности всей системы побега формирования большую роль играет аксиллярный комплекс, развитие которого происходит по типу двойной извилины. Подтверждена листовая природа колючки и осевая — филлокладия. Установлено, что в образовании «веламена» наряду с ризодермой принимает участие экзодерма.

В процессе эволюции организмов возникают признаки и свойства, обеспечивающие их выживание и размножение в конкретных условиях среды. Открытый рост растения определяет возможность появления в онтогенезе различных видоизменений последовательно развивающихся одноименных органов. Морфологические и физиологические преобразования исходных форм неодинаковы по глубине и масштабу. Возрастные и модификационные вариации органа могут быть обусловлены физиологическим состоянием апикальных меристем и непосредственным воздействием среды. Кроме того, имеют место глубокие структурные изменения, проявляющиеся с самых ранних фаз онто- и морфогенеза; их развитие запрограммировано и происходит автономно, независимо от внешних факторов. Согласно Г. Л. Шкорбатову (1971, 1982), в первом случае речь идет об адаптации онтогенетических систем, или организменной адаптации, во втором — адаптации филогенетических систем, или популяционно-видовой адаптации.

К числу изменений, связанных с ранней и глубокой специализацией, следует отнести возникновение у видов рода *Asparagus* L. в процессе приспособления к переживанию жарких и сухих периодов года листовидных органов, колючек и корневых шишек, которые стали устойчивыми в варьирующих условиях внешней среды. Исходная форма рода, согласно J. Bernatsky (1905) и Н. А. Ивановой (1942), была генетически связана с древними мезофильными представителями *Asparageae* Kunth.

В данной статье приведены результаты изучения *Asparagus sprengeri* Regel в процессе индивидуального развития, предпринятого с целью выявления места и времени возникновения вышеуказанных видоизмененных органов, отличных в структурном и функциональном отношении от исходных, в совокупности обеспечивающих жизнедеятельность растения как целостной системы и определяющих своеобразие его жизненной формы. В настоящее время *A. sprengeri* произрастает во влажных субтропиках Южной Африки (Морщикина, 1973; Иванова, 1982). Это одно из распространенных комнатных декоративных растений.

Изучению колючек и листовидных органов у видов рода *Asparagus* посвящена довольно обширная литература, в которой нашли отражение разные точки

зрения на их природу; онтоморфогенез же у этой интересной группы растений выпал из поля зрения исследователей. Данных по микроморфологии видов спаржи крайне мало. Мы сделали попытку в какой-то мере восполнить отмеченные пробелы.

C. Linnaeus (1753) ассимилирующие пластинчатые образования у видов рода *Asparagus* принимал за листья. В XIX в., начиная с работы L. и A. Bravais (1837), многие ботаники, в их числе H. Wydler (1845), L. Čelakovský (1894), J. Reinke (1898), в XX в. F. Zweigelt (1913), K. Goebel (1932), A. Arber (1935), H. Guttenberg (1963), K. Г. Таманян (1975) и другие исследователи рассматривали их в качестве видоизмененных цветоножек, осей цимозного соцветия или стеблей вегетативных побегов. В XX же столетии вновь возродились представления о листовой природе ассимилирующих органов этих растений. Наиболее последовательно они отстаиваются в работах L. Buscalioni (1920—1921, цит. по: Arber, 1924, 1935), B. Stefanoff (1932), Ивановой (1942), которые гомологизируют их с листьями. Согласно Stefanoff, листовидные органы видов рода *Asparagus* морфологически соответствуют черешку лилейных; Иванова считает их возникшими «из луковичных чешуй» (с. 69) и гомологичными листовому влагалищу, а каждый пучок филлодиев она принимает за часть видоизмененной луковички. В учебной литературе (Кульгасов, 1953; Guttenberg, 1963; Тахтаджян, 1966; Комарницкий и др., 1975; Васильев и др., 1978, и др.) фотосинтезирующие органы видов спаржи рассматриваются в качестве примера кладодиев или филлокладиев. Проведенные нами морфолого-анатомический и морфогенетический анализы ассимилирующих листовидных органов *A. sprengeri*, а также *A. plumosus* Vak., *A. asparagoides* (L.) Wight показали их осевую природу, поэтому в дальнейшем изложении мы будем говорить о филлокладиях.

Материал и методика

Онторморфогенез и анатомию мы изучали на растениях, выращенных из семян в оранжереях Ботанического сада Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Кроме того, в наше распоряжение были предоставлены и другие виды *Asparagus* из Главного ботанического сада АН СССР. Анатомо-морфологические исследования проводили по общепринятой методике на постоянных и временных препаратах, срезы готовили от руки. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-4.

Результаты исследования и их обсуждение

На основании изучения структурных особенностей особей разного возраста условно выделили 7 фаз морфогенеза (рис. 1).

Зародыш зрелого семени (рис. 1, А), погруженный в массивный роговой эндосперм, дифференцирован на крупную семядолю, почечку и корешок.

Прорастание семени подземное. Первым появляется главный корень (рис. 1, Б). Гипокотиль у проростка развит слабо. Семядоля выполняет гаусториальную функцию. На вытягивающемся главном побеге разворачиваются мелкие (до 2 мм) чешуевидные бледно-зеленые листья (рис. 1, В, В'). Они треугольные, заостренные, с едва заметным мешковидным выростом в основании (рис. 2, А); по краю 2-слойные, близ единственной жилки число слоев увеличивается до 4—5. На абаксиальной поверхности листа, в средней части, имеются мелкие округлые устьица, их широкая устьичная щель ориентирована вдоль органа. В некоторых клетках встречаются рафиды оксалата кальция, в других — накапливается антоциан. Хлоренхима однородная, хлоропласты мелкие. Фотосинтезирующая функция листа непродолжительная, его клетки быстро теряют зеленую окраску, буреют; более длительное время хлоропласты заметны в замыкающих клетках устьиц. Описанная структура чешуевидных листьев сохраняется и у растений последующих возрастных периодов, но возможно появление дополнительных жилок.

Наличие удлиненного неразветвленного ортотропного главного побега с чешуевидными листьями и хорошо выраженного главного корня свойственно растениям первой фазы морфогенеза. В пазухе каждого листа в это время уже

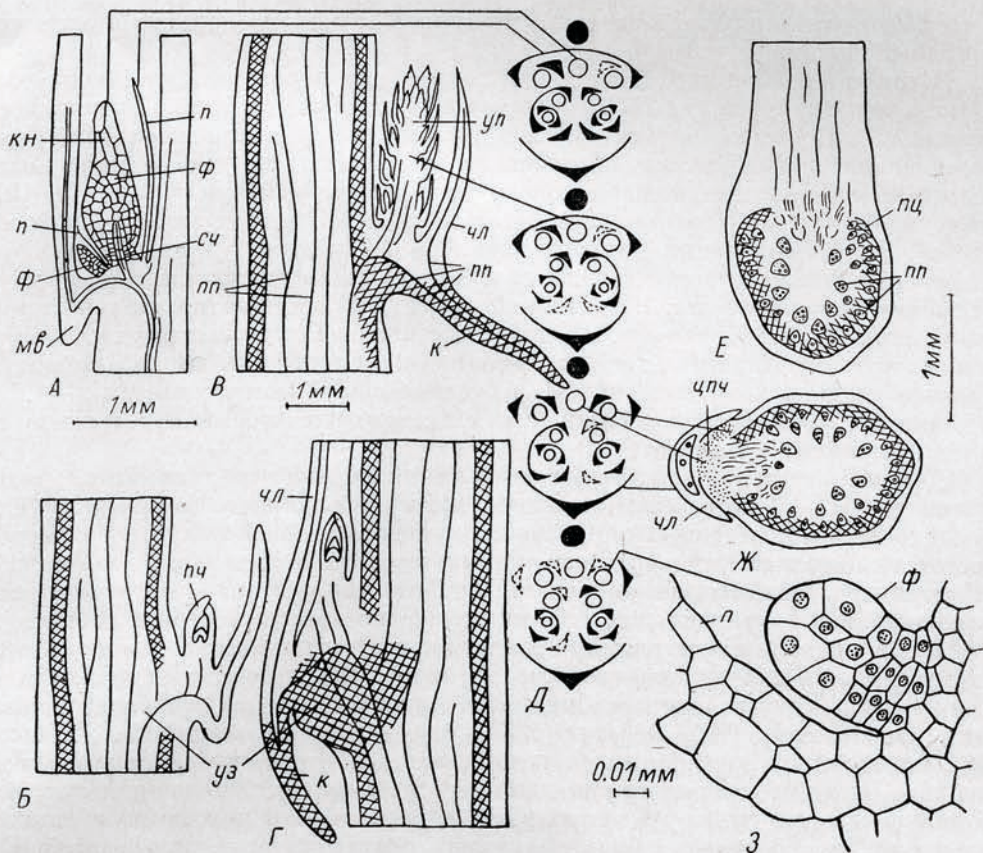


Рис. 2. Строение и заложение аксиллярного комплекса у *Asparagus sprengeri* (А—В, Д—З) и *A. plumosus* (Г).

А—Г — схемы продольных срезов узла магистрального побега с колючками, зачатками филлокладиев и вегетативных почек (А — срез прошел через филлокладии, Б—Г — через почки); Д — диаграммы аксиллярного комплекса (разные варианты); Е, Ж — схемы поперечных срезов стебля близ узла; З — зачаток филлокладия в пазухе профила центральной почки аксиллярного комплекса; кн — верхушка конуса нарастания брахибласта, мв — мешковидный вырост чешуевидного листа, сч — сочленение, уз — узел, пч — почка, цпч — центральная почка, ун — удлиненный побег, пп — проводящий пучок, пц — перидикл; косой штриховкой показаны лигнифицированные ткани. Остальные обозначения те же, что на рис. 1.

имеются зачатки нескольких филлокладиев (рис. 1, В'), которые возникают в результате ветвления боковой почки (рис. 1, В'). Кроющий лист, прижатый к стеблю, предохраняет зачатки филлокладиев от механических повреждений и высыхания. Надежной защитой от последнего является и слизь, обильно выделяемая клетками всех аппендикулярных органов.

Конус нарастания главного побега после образования 14—15 метамеров прекращает свою деятельность. Междоузлия заметно удлиняются в результате интеркалярного роста. После его завершения на 4—5 верхних узлах отрастают филлокладии, что означает вступление растения во вторую фазу морфогенеза. В пределах побега четко выделяются 3 морфофизиологические, по W. Troll (1964), зоны: возобновления, торможения, обогащения (рис. 1, Г). На нижнем узле зоны обогащения обычно разворачиваются 2—3 филлокладия, на двух следующих — по 3—5; 2 самых верхних узла сближены и вместе несут 6 филлокладиев. Короткий гипокотиль несколько утолщен — это первое звено будущего корневища.

В следующей, третьей фазе морфогенеза происходит кущение (рис. 1, Г, Д). Первый побег формирования развивается из пазушной почки скрытого в почве надсемядольного узла. Он в общих чертах повторяет структуру и ритм развития главного. Последующие побеги формирования (6—7) отличаются несколько большим числом метамеров (до 20), но также сохраняют один ритм роста и остаются ортотропными. Корневая система смешанная. В основании каждого по-

бега формирования развивается по одному клубневидному придаточному корню (корневой шишке).

В четвертой фазе морфогенеза при сохранении первых прямостоячих образуются более длинные (из 25—28 метамеров) побеги с признаками лианоидности (рис. 1, *E*). Последние проявляются в быстром вытягивании междоузлий зоны торможения, полегании оси, образовании небольших колючек. Каждый лианоидный побег до закрепления на опоре проходит «поисковую» (Головач, 1973) фазу развития, наиболее отчетливо выраженную на первых этапах его морфогенеза, до разветвления филлокладиев. По завершении удлинения междоузлий происходит мезотонное ветвление с образованием удлиненных побегов обогащения и филлокладиев. В подземной сфере развивается относительно тонкое укороченное симподиальное корневище, состоящее из базальных участков надземных побегов. Корневая система смешанная. Придаточные корни в основании преобразованы в корневые шишки, достигающие 1—2 см в длину и 1—1.5 см в диаметре. По мере образования новых лианоидных побегов ортотропные побеги постепенно отмирают.

У растений пятой фазы морфогенеза все скелетные оси лианоидные, ветвящиеся до III—IV порядков, не считая почек аксиллярного комплекса. Образуются системы побегов формирования, в которых после некоторого периода ростового покоя из резервных почек вновь отрастают удлиненные побеги II—III порядков. Они обычно приурочены к узлам зоны обогащения, где есть ранее развернувшиеся филлокладии или наряду с ними и удлиненные побеги.

В этом возрастном состоянии хорошо развиты колючки, при помощи которых осуществляется закрепление побегов на опоре. Общепринято мнение, что колючка у видов рода *Asparagus* листового происхождения. Согласно Buscalioni (цит. по: Иванова, 1942) и Arber (1935), она — дериват пластинки, а Иванова (1942) считает ее производным влагалища листа, который внешне приобрел вид шпорца. Наши исследования показали, что у *A. sprengeri* колючка имеет более сложную морфологическую природу. В ее образовании участвуют в виде выроста узла ось, а также и базальная часть листа; это отчетливо выражено на ранних этапах органогенеза (рис. 2, *A—B*). У *A. plumosus* колючка формируется преимущественно из основания листа (рис. 2, *Г*).

Таким образом, наличие листьев только низовой формации, в основании переходящих в колючки, определяет, с одной стороны, быстрый рост магистральных лианоидных побегов, а с другой — закрепление их на опоре.

Растениями рассматриваемого периода свойственно разветвленное симподиально нарастающее укороченное корневище. Корневая система представлена придаточными корнями, имеющими локальные клубневидные утолщения.

У генеративных растений (шестая фаза морфогенеза) многочисленные лианоидные побеги сохраняют один ритм роста. С затуханием деятельности апикальных меристем при продолжающемся вытягивании междоузлий происходит их интенсивное ветвление. Первыми начинают отрастать боковые удлиненные побеги (рис. 1, *Ж*), несколько позднее разветвляются филлокладии. Период интенсивного роста и ветвления сменяется покоем, по завершении которого в зоне обогащения магистрального и боковых побегов появляются соцветия. У «зрелых» генеративных особей они образуются и на узлах зоны торможения, включающей от 20 до 40 метамеров. Последняя, таким образом, становится зоной флорального обогащения (рис. 1, *З*). В случае же плотного расположения побегов в кусте и их взаимного затенения почки этой зоны остаются спящими.

Крупные аксиллярные комплексы у виргинильных и генеративных растений возникают в результате интенсивного внутрипочечного ветвления, которое протекает симподиально с образованием двойной извилины (рис. 1, *В''*; 2, *Д*). Характер почек, число (1—2) и степень развития профиллов различны; последние могут отсутствовать. Все элементы аксиллярного комплекса располагаются чрезвычайно скученно, что затрудняет их истинное происхождение, которое выявляется при детальном анализе аксиллярного комплекса в процессе его формирования и развития. Поведение почек одного узла обусловлено характером побега. На лианоидном магистральном побеге первой в аксиллярном комплексе раскрывается центральная почка, чаще она даёт удлиненный побег, реже, на узлах близ его верхушки, — филлокладий, а в основании — соцветие.

Боковые почки II—III порядков реализуются, как правило, в филлокладиях IV—V — в соцветия или удлиненные вегетативные побеги. На ростовых побегах II порядка первыми обычно разворачиваются филлокладии.

В постгенеративный период (седьмая фаза морфогенеза) наблюдаются понижение интенсивности побего- и корнеобразования, постепенная потеря растением способности к разворачиванию удлиненных побегов обогащения.

Итак, основываясь на особенностях онто- и морфогенеза, *A. sprengeri* можно охарактеризовать как многолетнюю листолазающую лиану с удлиненными полиметамерными побегами, которые удерживаются на опоре посредством колючек, обладают одним ритмом роста, несут специализированные фотосинтезирующие органы — филлокладии. Корневище короткое, симподиальное, гипогоегенное. Корневая система «бахромчатая» (по терминологии И. С. Михайловской, 1981), придаточные корни в основании шишковидноутолщенные. Стабилизация основных признаков жизненной формы взрослого растения, включая его побеговую и корневую системы, достигается постепенно через ряд вышеотмеченных структурных перестроек.

В большом жизненном цикле можно выделить 4 возрастных периода: латентный, виргинильный, генеративный, сенильный. Описанные фазы морфогенеза соответствуют следующим возрастным группам, выделенным Т. А. Работновым (1950): первая — проросткам, вторая — ювенильным растениям, третья и четвертая — имматурным, пятая — взрослым вегетативным, шестая — генеративным, седьмая — сенильным особям.

Морфолого-анатомический анализ вегетативных органов растений разного возрастного состояния показал, что стебель удлиненного побега ребристый (4—5 ребер); эпидермальные клетки его крупные с утолщенными наружными стенками, замыкающие клетки устьиц несколько выступают над основными или располагаются на одном с ними уровне. Под эпидермой имеются 2—3 слоя крупноклеточной хлоренхимы, внутри от нее находится кольцо склеренхимного перидикла. Коллатеральные проводящие пучки располагаются в 3—4 более или менее выраженных круга; внешние круги сближены и образованы относительно мелкими пучками, внутренний круг представлен 5—7 крупными медуллярными пучками (рис. 2, E, Ж).

Каждый филлокладий отходит от стебля под прямым углом, трансверсально уплощен и внешне напоминает сидячий лист с линейной, цельнокрайной, остроконечной, в основании клиновидной «пластинкой», имеющей одну «жилку». Изучение последовательной картины развития аксиллярного комплекса показало, что филлокладий *A. sprengeri* — результат раннего изменения конуса нарастания бокового редуцированного побега, имеющего 1—2 элементарных метамера нередко со слабо развитыми пленчатými листьями (профиллами). На самых ранних этапах морфогенеза в базальной части филлокладия четко видно сочленение — место будущего его отделения (рис. 2, A). Именно в этой особенности строения ассимилирующих органов видов рода *Asparagus* Stefanoff (1932) усматривал одно из доказательств их листовой природы. Однако наличие сочленения у осевого органа, взявшего на себя роль листа, на наш взгляд, вполне оправданно. Благодаря «веткопаду» уменьшается испаряющая поверхность растения в критические периоды его жизни. На заложение отделительного слоя в основании однолетних побегов афилльных растений пустынь указывала В. К. Василевская (1955). У *A. sprengeri* сочленение формируется выше узлов с профиллами и почками, отделяя метаморфизированный конус — филлокладий — от нижних метамеров брахибласта. Имеющиеся резервные зачатки филлокладиев обуславливают в дальнейшем компенсацию опавших фотосинтезирующих органов новыми, а также удлиняют период функционирования всей парцеллы, развивающейся из одного аксиллярного комплекса.

Метаморфоз бокового побега (брахибласта) в листовидный орган у видов рода *Asparagus* сопровождается его олигомеризацией, недоразвитием или редукцией листьев, ранним заложением и ветвлением пазушных почек, быстрым прекращением деятельности верхушечной меристемы (рис. 2, B), «перерождением» конуса нарастания (рис. 2, A), а зачастую и изменением характера симметрии (радиальной на билатеральную).

Филлокладий *A. sprengeri* в поперечном сечении овально-продолговатый (рис. 3, А). Эпидермальные клетки крупные, почти квадратные, со слегка выпуклыми утолщенными наружными стенками и прямыми антиклинальными, с тонким слоем цитоплазмы и большой центральной вакуолью (рис. 3, Б). Не исключено, что такая эпидерма, помимо защитной, способна выполнять и водозапасающую функцию. Устьица аномоцитные, расположены на обеих сторонах и приурочены к средней части филлокладия. Один, а в области жилки два субэпидермальных слоя сравнительно мелких клеток, богатых хлоропластами, можно рассматривать в качестве аналога «столбчатой» паренхимы. Значительную часть объема филлокладия занимают клетки с небольшим числом хлоропластов, они разделены крупными межклетниками и схизогенными полостями. Последние особенно отчетливо видны на продольных срезах, проведенных в медианной и трансверсальной плоскостях органа (рис. 3, В, Г). Возникновение их связано с быстрым прекращением делений внутренних клеток коровой паренхимы при продолжающемся линейном росте филлокладия. Наличие полостей весьма характерно для многих представителей рода *Asparagus* вне зависимости от их экологической приуроченности. Например, крупные полости имеются в широких листовидных филлокладиях *A. asparagoides*, произрастающего в африканских сухих полусаваннах и саваннах, а также во влажных лесах южного побережья, иногда на прибрежных песках, в горных лесах на высоте до 1300 м над ур. м. (Морщихина, 1973; Иванина, 1982). Сравнительно небольших размеров полости свойственны видам с короткими щетилистыми филлокладиями типа *A. plumosus* (рис. 3, Д, Е); их очень узкая 2-слойная первичная кора напоминает крацевый тип мезофилла цилиндрических листьев пустынных растений, у которых развитие листа заканчивается очень рано, на стадии колонки без образования маргинальной меристемы. Однако *A. plumosus* встречается как в условиях недостаточного водоснабжения (саваннах и полусаваннах), так и во влажных тропических и субтропических лесах, поднимаясь в горах до 2100 м.

Следовательно, не только морфологические, но и анатомические структуры, возникшие в процессе глубоких адаптивных преобразований органа, могут быть достаточно устойчивыми в варьирующих условиях внешней среды. При этом в каждом отдельном случае одна и та же структура обеспечивает выполнение различных функций, т. е. проявляет присущую ей универсальность.

Проводящие пучки в жилке филлокладия *A. sprengeri* в числе 2—4 (рис. 3, А) располагаются в один круг, закрытые, коллатеральные, с V-образной ксилемой, обращенной в сторону склерофицированной сердцевины. Они отграничены от хлоренхимы 2-слойной паренхимной обкладкой, клеточные оболочки которой, оставаясь тонкими, со временем дигнифицируются. Наличие центрального цилиндра в известной мере подтверждает осевую природу рассматриваемого органа. В то же время круговое расположение пучков и отсутствие склерофицированного перикакла заметно отличают филлокладий от атактостелического стебля. Однако невыраженность стереома, на наш взгляд, не может служить отрицанием стеблевой природы ассимилирующего органа, как это полагал Stefanoff (1932), так как механическая нагрузка здесь гораздо меньше, чем у обычного удлиненного побега. К тому же у некоторых видов, отличающихся более ксероморфной организацией, например у *A. plumosus*, кольцо механической ткани в филлокладии хорошо развито (рис. 3, Д, Е).

Первичная кора, дифференцированная на столбчатую хлоренхиму, занимающую периферическое положение, и более рыхлую внутреннюю, аналогичную губчатой паренхиме листа, выполняет функции фотосинтеза, газообмена и транспирации. Возможна и ее водозапасающая роль, особенно в молодом, только что развернувшемся филлокладии; поддержание оводненности клеток обуславливается наличием слизей. Кроме того, такая структура с межклетниками может обеспечивать необходимую прочность органа при минимальном количестве структурного материала (Williams, Barber, 1961).

Укороченное корневище, сохраняя общий с наземным побегом план строения, имеет ряд существенных отличий, обусловленных подземным ростом, более продолжительным существованием, преобладанием функции запасаения, наличием многочисленных придаточных корней, стимулирующих вторичное

вазальными и коллатеральными проводящими пучками, окруженными паренхимными клетками с утолщенными одревесневшими оболочками. В центральной части корневища среди тонкостенных клеток основной паренхимы расположены без видимого порядка коллатеральные пучки.

Молодой корень уже в зоне роста имеет хорошо различимые ризодерму и примыкающую к ней экзодерму с пропускными клетками, находящиеся в фазе начальной дифференциации (рис. 3, Ж). В зоне поглощения обе ткани достигают полного развития (рис. 3, З). Ризодерма представлена 2—4 слоями сравнительно мелких клеток; в наружном слое выделяются трихобласты, образующие корневые волоски. Экзодерма также из однослойной стала многослойной и отличается более крупными размерами клеток, оболочки которых, оставаясь тонкими, претерпевают слабую суберинизацию и лигнификацию. Подобные химические изменения со временем испытывают и клеточные стенки ризодермы. В литературе есть указания о формировании на корнях у представителей рода *Asparagus* веламена, сходного с таковым у орхидных (Goebel, 1922; Раздорский, 1949; Mulay, Deshpande, 1959; Васильев и др., 1978). Исходя из особенностей строения периферических клеток корня, можно подтвердить наличие веламена и допустить, что в поглощении и накоплении воды у видов рода *Asparagus* наряду с ризодермой участвует и экзодерма, мертвые клетки которой имеют спиральные утолщения оболочек, предохраняющие их от деформации при подсыхании.

Мезодерма корня крупноклеточная, оболочки внутренних рядов клеток толстые, одревесневшие. Эндодерма с подковообразными утолщениями клеточных стенок. Перикцикл состоит из одного слоя тонкостенных паренхимных элементов. Стела полиархная. Центральная часть ее представлена склеренхимой.

Корневая шишка отличается мощно развитой первичной корой, в которой нет толстостенных элементов. Эндодерма остается на первой стадии развития. Внутренняя часть центрального цилиндра образована тонкостенной паренхимой, лишь на границе с первичной ксилемой некоторые клетки выделяются утолщенными одревесневшими оболочками. Обильная паренхима служит местом запасаения преимущественно воды и сахаров. В небольшом количестве присутствуют слизи, встречаются мелкие жировые капли, крахмальные зерна, много рафид оксалата кальция. Не исключено, что во всех вегетативных органах *A. sprengeri*, подобно другим видам рода, среди которых есть лекарственные растения, содержатся также сапонины, аспарагин, глюкозид кониферин, витамины А, В, С (Хайдав, Меньшикова, 1978).

Подводя итоги сказанному, отметим следующее.

1. Адаптация *A. sprengeri* к аридным условиям проявилась в своеобразии ее морфолого-анатомической структуры: в редукции листьев срединной формации и компенсации их филлокладиями, в образовании колючек, корневых шишек, развитии веламена, водоносных тканей и т. д. Возникновение специализированных органов и особого ритма их развития способствовало поддержанию функциональной устойчивости растений этого вида в суровых условиях существования и тем самым позволило занять другие экологические ниши, отличные от тех, в которых у исходных форм эти структуры сформировались.

2. Осевая природа листовидного органа у видов рода *Asparagus* подтверждается характером и последовательностью заложения почек в аксиллярном комплексе, возможностью развития из каждой почки как лианоидного побега и цвететия, так и филлокладия, особенностями морфогенеза и анатомии последнего. Вариабельность в поведении почек одного аксиллярного комплекса определяется тем, что в каждый отдельный отрезок времени реализуется лишь часть общей генетической программы развития. Это в свою очередь повышает надежность биологической организации растения (Шмальгаузен, 1964, 1982).

3. Трансформация бокового побега в филлокладий сопровождалась частичной, а в некоторых случаях практически полной его деметамеризацией. При этом филлокладий будучи метаморфизированным конусом нарастания сильно укороченного побега приобрел ряд специализированных черт структурной организации, отличающих его как от стебля, так и от листа; наличие же резерва почек на нижних метамерах брахибласта обеспечивает восстановление фотосинтезирующих органов взамен утраченных.

- Василевская В. К. Особенности строения афилльных ксерофитов. — Изв. АН СССР, 1955, № 3, с. 53—60. — Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И. Ботаника. Анатомия и морфология растений. М.: Просвещение, 1978. 480 с. — Головач А. Г. Лианы, их биология и использование. Л.: Наука, 1973. 259 с. — Иоанина Л. И. Семейство спаржевые (*Asparagaceae*). — В кн.: Жизнь растений, т. 6. М.: Просвещение, 1982, с. 155—169. — Иванова Н. А. Ассимилирующие органы грибов *Asparagaceae* и *Ruscaceae*. — Бот. журн., 1942, т. 27, № 3—4, с. 48—75. — Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А. Ботаника. Систематика растений. М.: Просвещение, 1975. 608 с. — Культисов М. В. Ботаника, т. 1. М.: Сов. наука, 1953. 588 с. — Михайловская И. С. Корни и корневые системы растений. Науч.-метод. пособие для слушателей ФПК. М.: Изд-во МГПИ им. В. И. Ленина, 1981. 136 с. — Морцихина С. С. Семейство *Asparagaceae* Juss. — В кн.: Тропические и субтропические растения в оранжереях Ботанического института АН СССР. Л.: Наука, 1973, с. 191. — Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. Бот. ин-та АН СССР, сер. 3, Геоботаника, 1950, вып. 6, с. 7—207. — Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М.: Сов. наука, 1949. 524 с. — Тамиян К. Г. — К анатомическому исследованию кладодиев некоторых представителей рода *Asparagus* L. — Биол. журн. Армении, 1975, т. 28, № 5, с. 69—74. — Таттаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 608 с. — Хайдаев Ц., Меньшикова Т. А. Лекарственные растения в монгольской медицине. Улан-Батор: Изд-во АН МНР, 1978. 191 с. — Шкорбатов Г. Л. Основные черты адаптации биологических систем. — Журн. общ. биол., 1974, т. 32, № 2, с. 131. — Шкорбатов Г. Л. К построению общей теории адаптации. — Журн. общ. биол., 1982, т. 43, № 6, с. 775—798. — Шмальгаузен И. И. Регуляция формообразования в индивидуальном развитии. М.: Наука, 1964. 132 с. — Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. — Избр. труды. М.: Наука, 1982. 383 с. — Arber A. *Myrsiphyllum* and *Asparagus*: a morphological study. — An. Bot., 1924, vol. 38, № 152, p. 635—659. — Arber A. The «needles» of *Asparagus* with special reference to *A. sprengeri* Rgl. — An. Bot., 1935, vol. 49, № 191, p. 337. — Bernatsky J. Das *Ruscus-Phyllokladium*. — Bot. Jahrb., 1905, Bd 34, Hf 2, S. 161—177. — Bravais L. et A. Essai sur la disposition symétrique des inflorescences. — An. Sci. Nat. Bot., Sér. 2, 1837, vol. 7, p. 11—42. — Čelakovský L. J. Ueber die Kladdodien der Asparageen. — Bot. Jahrb., 1894, Bd 18, Hf 1, S. 30—34. — Goebel K. Erdwurzeln mit Velamen. Flora, N. F., 1922, Bd 15, S. 1—26. — Goebel K. Organographie der Pflanzen, Teil 3. Jena: G. Fischer, 1932, S. 1379—1820. — Guttenberg H., von. Lehrbuch der allgemeinen Botanik. Berlin: Akademie Verlag, 1963. 735 S. — Linnaeus C. Species plantarum, vol. 1. Holmiae, 1753. 560 p. — Mulay B. N., Deshpande B. D. Velam in terrestrial monocots. 1. Ontogeny and morphology of velamen in the *Liliaceae*. — J. Ind. Bot. Soc., 1959, vol. 38, № 3, p. 383—390. — Reinke J. Die Assimilationsorgane der Asparageen. — Jahrb. Wiss. Bot., 1898, Bd 31, Hf 1, S. 207—272. — Stefanoff B. Ueber das morphologische Wesen der Phyllokladien bei *Asparagus* L. — Bul. Soc. Bulgarie, 1932, Bd 5, № 63, S. 163. — Troll W. Die Infloreszenzen. Bd 1. Jena: G. Fischer, 1964. 615 S. — Williams W. T., Barber D. A. The functional significance of aerenchyma in plants. — Soc. Exp. Biol. Symp., 1961, vol. 15, p. 132—144. — Wydler H. Morphologische Beiträge. Ueber die sogenannten Blätterbüschel von *Asparagus*. — Flora, 1845, Bd 2, N 30, S. 470—473. — Zweigelt F. Was sind die Phyllokladien der Asparageen? — Oesterr. Bot. Zeitschr., 1913, Bd 63, № 6, S. 313—408.

Московский государственный университет.

Поступило 10 VIII 1983.

S U M M A R Y

The whole life cycle of leaf-climbing liana *Asparagus sprengeri* the main features of its morphogenesis, and anatomy of vegetative organs have been studied. Four periods and seven phases of morphogenesis have been established. Axillary complex is shown to be of great importance in the maintenance of the functional activity of the whole system of formative shoot. Its development follows the double bend type. The leaf nature of the spine and the axial nature of the phylloclade were proved. The latter, being the modified apex of the very short shoot, has accquired some features of structural organization of a higher level, that distinguish it from both the stem and leaf. In *Asparagus sprengeri* exodermis has been shown to participate in the formation of «velamen», alongside with rhizodermis.