

УДК. 581.84

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ И АНАТОМИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ *ACMISPON AMERICANUS* (NUTT.) RYDB. (*LEGUMINOSAE*)

Т.А. Цуцуна, Р.П. Барыкина

Род *Acmispon* Raf. относится к трибе *Loteae* семейства *Leguminosae* и включает 8 видов, распространенных в Новом Свете (Sokoloff, 2000). Из них 7 видов эндемичны для Северной Америки, *A. subpinnatus* (Lag.) D.D. Sokoloff встречается исключительно в Чили. Ареал рода охватывает южную часть Канады, территорию США и северную Мексику. Центр видовой разнообразия — Калифорния (Sokoloff, 2000; ILDIS Legumes of the World, 2001). Наиболее широко распространен *A. americanus* (Nutt.) Rydb. По длительности жизни все виды рода *Acmispon* ведут себя в природе как однолетники и встречаются на лугах, в пустынях и полупустынях, зарослях кустарников, светлых лесах и на нарушенных местообитаниях (Munz, 1959; Isely, 1981).

A. americanus — единственный представитель *Loteae*, произрастающий в зоне североамериканских прерий, и из всех видов трибы наиболее перспективный для интродукции в черноземную полосу Европейской России в качестве кормового растения. В целях выявления закономерностей онтоморфогенеза и получения новой информации о биоморфологических особенностях *A. americanus* мы провели детальный морфолого-анатомический анализ разновозрастных особей, впервые выращенных в открытом грунте в условиях культуры в Орловской обл. (Орловский р-н). С 1998 г. в течение последующих трех лет в коллекционном питомнике агробиостанции Орловского государственного университета были проведены наблюдения за его развитием начиная от проростков до репродукции и отмирания, т.е. изучен большой жизненный цикл растения.

Семена *A. americanus*, зарегистрированные под номером 215230 DIST SD № 53426, были любезно предоставлены нам Western regional Plant introduction station (США). Таксономическая принадлежность выращенных плодоносящих растений была проверена путем их сравнения с гербарными сборами, сделанными в природных условиях в Северной Америке (LE, МНА). По устному сообщению Д.Д. Соколова, просмотревшего наш материал, исследованные нами образцы относятся к типовой разновидности *A. americanus* (var. *americanus*).

Свежесобранные образцы подвергали тщательному морфологическому анализу с использованием микроскопа МБС-1. При морфологических исследованиях растений обращали внимание на размеры и структуру надземных и подземных органов, характер роста и развитие главного и бокового по-

бегов, число и положение почек в аксиллярных комплексах, особенности формирования и продолжительность функционирования корневых систем, регистрировали возрастную изменчивость отдельных органов.

Регулярно проводимые наблюдения и морфологический анализ разновозрастных особей в условиях культуры позволили подробно охарактеризовать основные периоды онтогенеза и онтогенетические состояния растений (рис. 1). Периодизация большого жизненного цикла проведена по методике, предложенной Т.А. Работновым (1950), с учетом дополнений А.А. Уранова (1975). В онтогенезе *A. americanus* выявлены 3 периода: латентный, виргинильный и генеративный, а также следующие онтогенетические состояния: покоящиеся семена, проростки, ювенильные, имматурные, взрослые вегетативные и генеративные растения.

Анатомическое исследование выполнено по общепринятой методике (Ростовцев, 1941; Джапаридзе, 1953; Барыкина и др., 2000). Срезы (поверхностные, поперечные, продольные: радиальные и тангентальные) делали с помощью опасной бритвы от руки. После соответствующей гистохимической обработки готовили временные препараты, которые заключали в глицерин и исследовали под микроскопом Биолам (Ломо). Рисунки были выполнены с помощью рисовального аппарата РА-1.

В культуре растения данного вида легко размножаются семенами. Зрелые семена овальные, слегка сплюснутые в латеральном направлении, с темным крапчатым узором по желтому или светло-зеленому фону (рис. 1, се, а, б). Они содержат крупный изогнутый зародыш, окруженный эндоспермом. Зародыш морфологически дифференцирован на зародышевый побег, состоящий из гипокотила, двух семядолей и расположенной между ними почечки с двумя листовыми примордиями, зародышевого корешка, прикрытого корневым чехликом (рис. 1, се, в). В пазухе семядолей имеются меристематические бугорки боковых почек. Длина семядолей почти вдвое превышает длину осевой части зародыша. В качестве запасных веществ эндосперм содержит алейрон, крахмал и незначительное количество жира. Кроме того, крахмал обнаруживается в основании семядолей и в гипокотиле. К началу прорастания в осевой части зародыша и в семядолях имеется хорошо развитая прокаμβиальная система. Эпидермальные клетки семядолей мелкие, без устьиц; мезофилл представлен плотно сомкну-

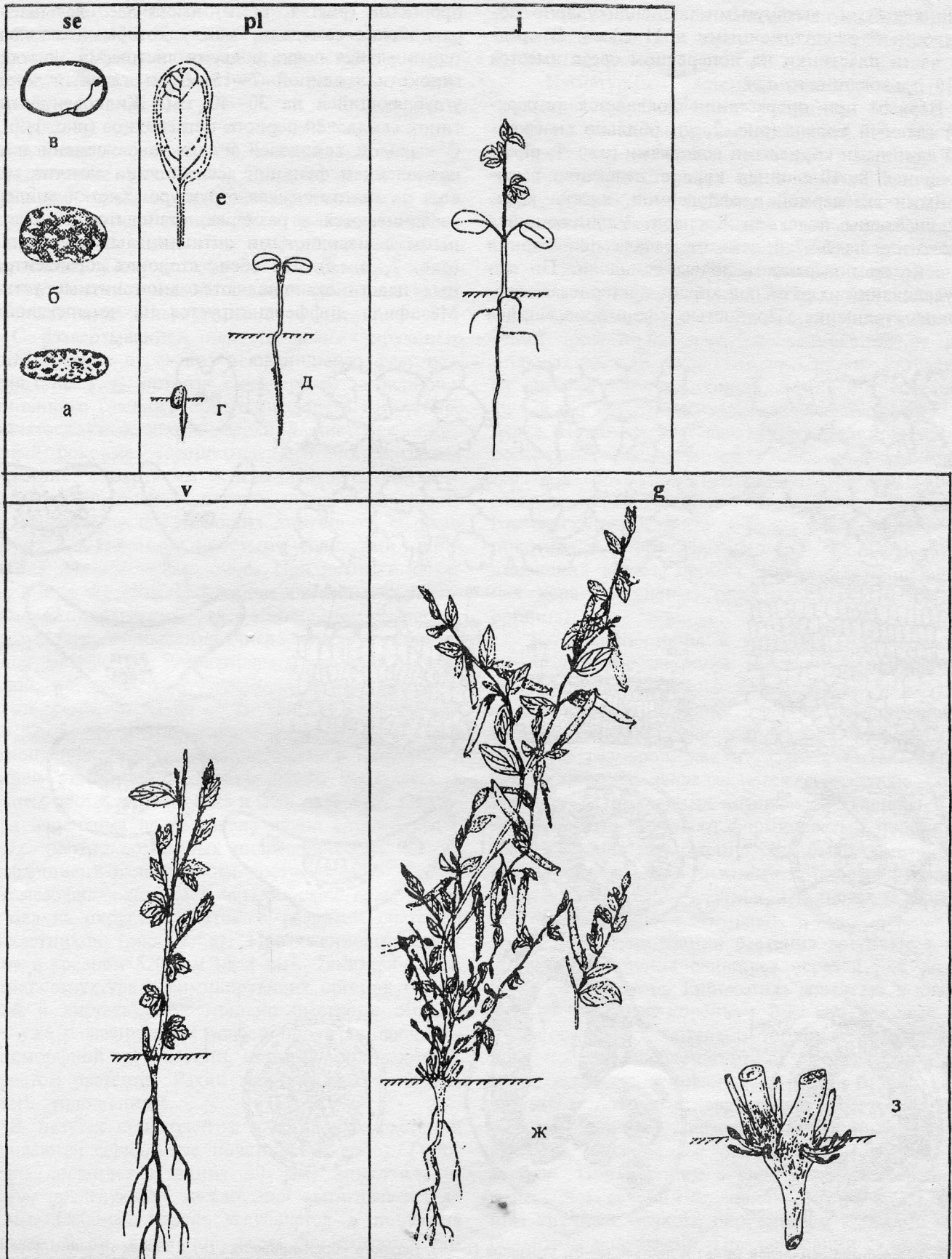


Рис. 1. Онтогенетические состояния *Acetispon americanus*: se — семя (а — вид со стороны рубчика, б — вид сбоку, в — зародыш зрелого семени), pl — проростки (г — начало прорастания, д — полностью развитый проросток, е — форма и характер жилкования семядоли), j — ювенильное растение, v — взрослое виргинийское растение, g — генеративные особи (ж — однолетний монокарпик, з — двулетний дикарпик с зимующими побегами возобновления)

тыми клетками, вытянутыми перпендикулярно поверхности и расположенными в 11 слоев. В средней части пластинки на поперечном срезе имеется до 10 проводящих пучков.

Первым при прорастании появляется тетраархный главный корень (рис. 2, н), обильно снабженный длинными корневыми волосками (рис. 1, р1, з). Первичная 8—10-слойная кора с отчетливо выраженной экзодермой и эндодермой, клетки которой снабжены поясками Каспари. Удлиняющийся гипокотиль на 5—7-й день от начала прорастания выносит на поверхность почвы семядоли. По мере увеличения их размеров корень претерпевает вторичное утолщение. Полностью сформировавшийся

проросток (рис. 1, р1, д) имеет две овальные неравнобокие семядоли, между которыми заключена терминальная почка с двумя листовыми зачатками, гипокотиль длиной 7—15 мм и главный корень, углубляющийся на 30—40 мм. Жилкование пластинок семядолей перисто-петлевидное (рис. 1, р1, е). С выходом семядолей из покровов семени и осуществлением функции ассимиляции заметно меняется их анатомическая структура. Клетки эпидермы увеличиваются в размерах, становятся распланными с извилистыми антиклинальными стенками (рис. 2, а, б). На обеих сторонах дорзивентральных пластинок появляются аномоцитные устьица. Мезофилл дифференцируется на четырехслойный

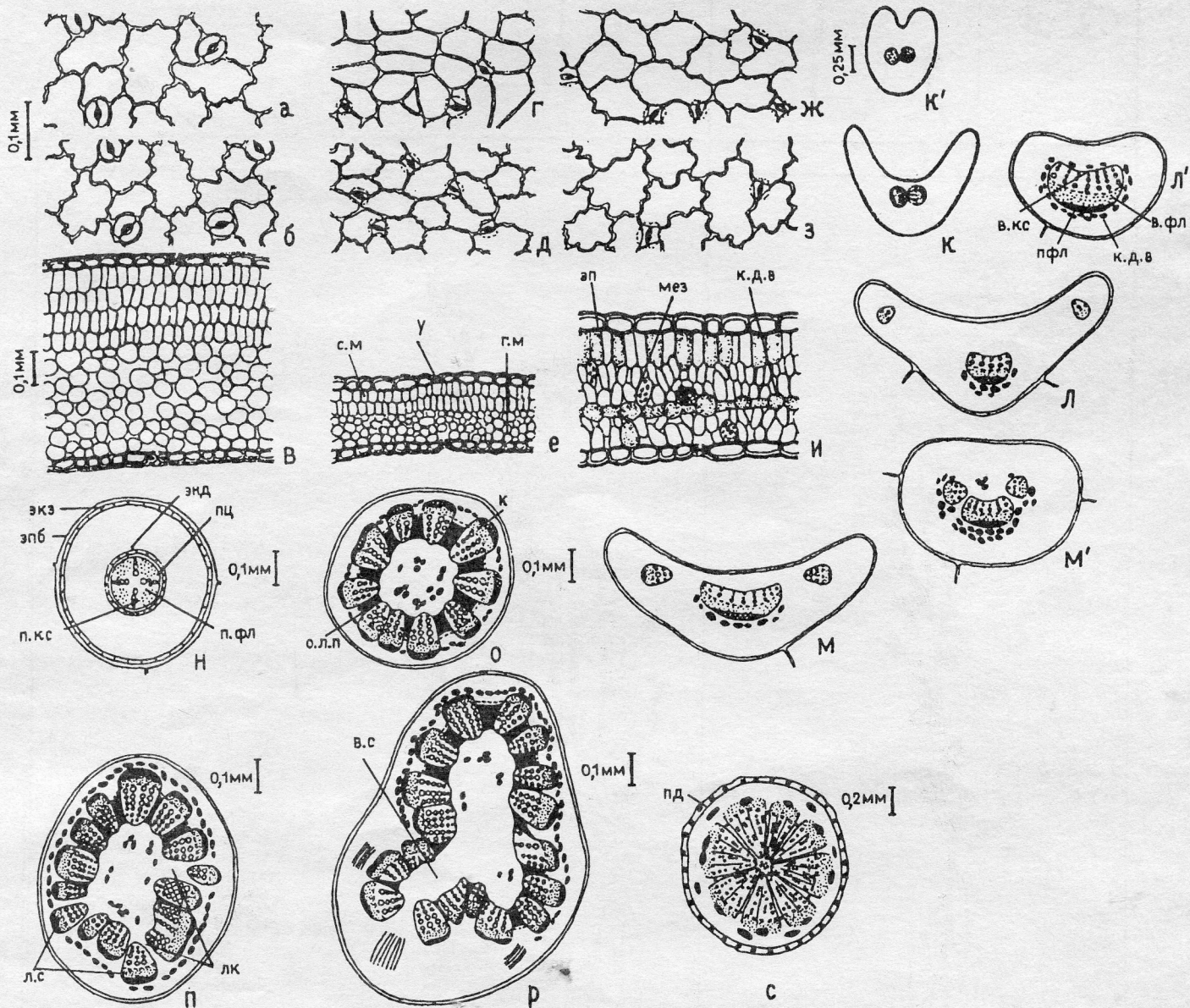


Рис. 2. Анатомия семядолей (а—е) и листьев (з—и), черешков (к—м), главного корня проростка (н) и стебля главного побега генеративного растения (о—с) *Acmispon americanus*.

в.кс — вторичная ксилема, в.фл — вторичная флоэма, в.с — веточный след, г.м — губчатый мезофилл, к — камбий, к.д.в — клетки с дубильными веществами, л.к — лакуна, л.с — листовый след, мез — мезофилл, о.л.п — одревесневшая лучевая паренхима, пд — перидерма, п.кс — первичная ксилема, п.фл — первичная флоэма, пц — перикамбий, с.м — столбчатый мезофилл, у — устьица, экз — экзодерма, энд — эндодерма, эп — эпидерма, эпб — эпibleма

палисадный и семислойный губчатый. Вытянутые клетки столбчатой паренхимы плотно сомкнуты между собой. Губчатый мезофилл представлен округлыми клетками с хорошо развитой системой межклетников (рис. 2, в).

Черешки семядолей в верхней части округло-седловидные (рис. 2, к'), в базальной — широкоседловидные (рис. 2, к). Средняя жилка составлена двумя пучками, которые ориентированы друг к другу первичной ксилемой и снабжены тяжами протофлоэмных волокон со слабо одревесневшими оболочками. При вхождении в пластинку жилка становится однопучковой. Семядольный узел однолакунный, след — двупучковый.

С разворачиванием первого ассимилирующего листа растение переходит в ювенильную фазу развития (рис. 1, j), которая характеризуется наличием удлиненного главного побега, несущего три-четыре тройчатосложных листа. Верхний листочек яйцевидный, боковые — ланцетные. Все листочки цельнокрайние, с округлым основанием и острой верхушкой, опушенные (у первого листа с абаксиальной стороны, у последующих листьев — с обеих сторон) 2-клеточными простыми волосками. Жилкование перисто-петлевидное. Прилистники боковые, в виде желёзок. Пластинки ювенильных листьев амфистоматические, более тонкие, чем семядоли, в результате уменьшения числа слоев и размера клеток мезофилла. Эпидермальные клетки адаксиальной поверхности с прямыми антиклинальными стенками, нижней — со слегка извилистыми (рис. 2, г, д), содержащие капли масла. Устьица аномоцитные, слегка погруженные. В верхней и нижней эпидерме плотность устьиц составляет в среднем соответственно 425 и 300 на 1 мм². Столбчатая паренхима представлена двумя слоями вытянутых, плотно сомкнутых цилиндрических клеток. Коэффициент палисадности достигает 45%. Губчатый мезофилл включает четыре слоя сравнительно мелких округлых клеток с развитой системой межклетников (рис. 2, е). Протяженность жилок равна в среднем 520 мкм на 1 см². Таким образом, в микроструктуре ассимилирующих органов (семядолей и листьев) относительно быстро в онтогенезе уже у ювенильных особей проявляются черты ксероморфной организации, которые усиливаются с возрастом растения. Рахис ювенильного листа короткий, уплощенный.

В пазухах семядолей у ювенильных растений развиваются сериальные почки (от 2 до 6). Гипокотиль достигает в длину 30 мм, эпикотиль — 20 мм, последующие междоузлия вытягиваются до 15 мм. Главный корень углубляется в почву на 5—6 см. В его базальной части формируются боковые корни второго порядка. На гипокотиле образуются придаточные корни; корневая система становится смешанной. Гипокотиль, черешки семядолей, иногда и эпикотиль имеют красновато-бу-

рую окраску благодаря наличию антоциана. В ювенильном возрастном состоянии растения находятся 7—10 дней.

Имматурным растениям присуще базитонное ветвление, обусловленное развитием боковых побегов из пазушных почек семядолей. Их быстрый рост нередко вызывает некоторое смещение главного побега в сторону, где в семени был расположен рубчик. Все побеги, включая главный, восходящие. В пазухах нижних 2—4 листьев главного побега почки обычно не закладываются, в то время как на вышерасположенных метамерах образуются аксиллярные комплексы, включающие по 2—3 сериальные почки. Листья у имматурных растений тройчатосложные, но отличаются от ювенильных листьев большими размерами. Разрастается система главного корня. Длина его составляет 20—25 см, ветвление достигает корней третьего порядка. На тонких боковых корнях формируются шарообразные клубеньки с азотофиксирующими бактериями. Благодаря контрактильной деятельности главного корня и гипокотили базальная часть побегов слегка погружается в почву. В перицикле гипокотили и корня закладывается феллоген, откладывающий клетки пробки и феллодермы. Первичная кора постепенно слущивается с поверхности органов.

К середине июня в условиях Орловской обл. 40—45-дневные растения вступают в непродолжительную фазу взрослого вегетативного (рис. 1, в). Активно растут боковые побеги, развившиеся из пазушных почек семядолей. Вскоре они достигают таких же размеров, как и главный побег. В пазухах их листьев закладываются сериальные почки. Из почек аксиллярных комплексов главного и боковых побегов начинают формироваться побеги обогащения. Зона торможения, как было отмечено ранее, ограничена 2—4 нижними метамерами главного побега. Семядоли и ювенильные листья у взрослых вегетативных особей отмирают.

В фазу бутонизации растения вступают к концу июня. Растение зацветает через 1,5—2 месяца после прорастания. Гипокотиль достигает в диаметре 5 мм, главный корень — 2—3 мм, боковые корни остаются относительно тонкими. Высота главного побега колеблется от 20 до 25 см при диаметре стебля в основании 2—3 мм. Листья самых верхних метамеров генеративного побега (рис. 1, г) однолисточковые. Листочек яйцевидный, цельнокрайний, с округлым основанием и острой верхушкой. Прилистники в виде желёзок. Черешок в поперечном сечении седловидный (рис. 2, л'), с одним крупным пучком, окруженным клетками с дубильными веществами. При основании от него отделяются два более мелких боковых тяжа (рис. 2, л). Следы трехпучковые, узлы — трехлакунные.

Черешки тройчатосложных листьев монокарпических побегов генеративных растений в верхней

части округлые (рис. 2, м'), уплощенные с адаксиальной стороны, в нижней — широкоседловидные (рис. 2, м). Наружные тангентальные стенки эпидермальных клеток толстые; кутикула складчатая. Проводящие пучки в числе трех расположены дугой. Медианный пучок на всем протяжении черешка армирован протофлоэмными волокнами с одревесневшими оболочками. В базальной части черешка они хорошо выражены и у латеральных пучков. Вокруг жилок (всех или только средней) располагаются паренхимные клетки, заполненные дубильными веществами.

Эпидермальные клетки у дефинитивных листьев заметно увеличиваются в размерах, усиливается извилистость их антиклинальных стенок (рис. 2, ж, з). Плотность устьиц в верхней и нижней эпидерме несколько уменьшается и составляет в среднем соответственно 310 и 200 на 1 мм². Толщина листовой пластинки по сравнению с ювенильными листьями увеличивается почти вдвое. Мезофилл изопалисадный, представлен пятью-шестью слоями вытянутых перпендикулярно к поверхности листа клеток со слабо развитой системой межклетников. Под верхней эпидермой палисады выделяются более крупными размерами, многие из них содержат дубильные вещества. В небольшом числе подобные идиобласты встречаются и под нижней эпидермой. В средней части листочка непосредственно под флоэмной проводящих пучков располагается непрерывный слой паренхимных клеток, также содержащих дубильные вещества. По всему мезофиллу рассеяны одиночные клетки с флобафенами (рис. 2, и). Протяженность жилок в дефинитивных листьях составляет в среднем 560 мм на 1 см².

Междоузлия побега у генеративных растений в поперечном сечении округлые, выполненные, опущены простыми кроющими волосками. Первичная кора узкая, семислойная, хлорофиллоносная, с системой относительно небольших межклетников. Внутренний ее слой образует крахмалоносное влагалище. Со стороны протофлоэмных волокон в коре располагаются крупные клетки с дубильными веществами. Проводящие пучки открытые, коллатеральные, в верхней части побега в числе 10 (рис. 2, о). Вторичное утолщение незначительное. Радиальная цепочка вторичной ксилемы включает от 9 до 14 элементов. Над пучками расположены крупные тяжи первичных лубяных волокон с одревесневшими оболочками. Первичные сердцевинные лучи 7—10-рядные. Клеточные оболочки лучевой паренхимы на уровне ксилемы одревесневают: Сердцевина образована округлыми тонкостенными клетками разной величины, часть из которых содержит дубильные вещества.

В связи с тем, что в пазухах листьев главного побега почти одновременно развивается 2(3) боковых побега, узлы *A. americanus*, как и многих других мотыльковых, имеют особое строение (Гу-

ленкова, 1974). При рассмотрении серии срезов снизу вверх по побегу близ узла обнаруживаются 3 лакуны, прорываемые медианным и латеральными пучками кроющего листа (рис. 2, н). Несколько выше веточный след бокового побега, развившегося из основной почки аксиллярного комплекса, входит в общую с медианным пучком лакуну. Васкулярная система второго бокового побега, сформировавшегося из добавочной сериальной почки, непосредственно контактирует со стелой первого веточного следа (рис. 2, р). Подобным образом проводящая система каждого последующего побега или почки аксиллярного комплекса встраивается в стелу предыдущих веточных следов. Диаметр стебля в области узлов значительно превышает диаметр междоузлий.

В междоузлиях базальной части побега (рис. 2, с) под эпидермой закладывается феллоген, формирующий перидерму. В первичной коре имеются лизигенные вместилища дубильных веществ. Деятельность васкулярного камбия здесь более интенсивна, чем в верхних междоузлиях. Пучки в числе 8—9 тесно сближены, образуя почти сплошное кольцо вторичных проводящих тканей, сердцевинные лучи относительно узкие. В пучках преобладает вторичная ксилема. Сердцевина занимает небольшой объем. Часть ее клеток содержит дубильные вещества.

У генеративных особей (рис. 1, г) из пазушных почек зоны обогащения монокарпического разветвленного побега развиваются облиственные паракладии. В августе—сентябре у мощных экземпляров от каждого узла может отходить до четырех-пяти цветоносных побегов разной степени сформированности. Распускание цветков в главном соцветии — кисти из 1-цветковых зонтиков (см. Акулова и др., 2000) — и на паракладиях акропетальное. Когда в основании побегов уже созревают плоды, в апикальной части продолжают формироваться новые бутоны. Массовое цветение приходится на июль — август, плодоношение на конец июля—сентябрь. Генеративный период длится 2 месяца, а весь жизненный цикл составляет 4—4,5 месяца. Продолжительность вегетативного и генеративного периодов в условиях культуры примерно одинакова. Обычно с наступлением осенних холодов растение отмирает полностью. Постгенеративный период развития не выражен. Итак, в условиях интродукции *A. americanus* обычно ведет себя как типичный длительный вегетирующий однолетник (рис. 1, г, ж).

Наряду с типичными однолетними монокарпиками при культивировании *A. americanus* в Орловской обл. были выявлены отдельные растения, развивающиеся по двухлетнему циклу, а именно в августе, после диссеминации, у них в области заглубленного в почву семядольного узла было отмечено заложение в аксиллярных комплексах семядольных новых добавочных почек. К концу вегетацион-

ного периода из них развились небольшие разной степени сформированности подземные боковые побеги с мелкими листьями (рис. 1, г, з). На следующий год из таких перезимовавших побегов образовались новые генеративные. В этом случае растения обладали двухлетним жизненным циклом, и в соответствии с классификацией жизненных форм И.Г. Серебрякова (1962), могут быть отнесены к группе стержнекорневых двухлетних травянистых дикарпиков.

Следовательно, при интродукции в средней полосе России у *A. americanus* проявляется определенная лабильность жизненного цикла. Он способен развиваться то как обычный длительно вегетирующий однолетний монокарпик, то как двулетний дикарпик при сохранении одного и того же типа организации удлинённого монокарпического побега. Некоторые черты структурной организации однолетнего побега у терофитов, в частности образование пробки в базальных его метамерах и более интенсивная камбиальная деятельность, пред-

определяют возможность более продолжительного их функционирования, что находит отражение в побеговой системе описанного нами двухлетнего гемикриптофита.

Ряд структурных особенностей *A. americanus*, таких как экстенсивная корневая система, обильное опушение фотофильного побега, относительно высокая плотность устьиц, изопалисадный мезофилл, многочисленные идиобласты с дубильными веществами и др., присущие мезоксерофитам, определяют его широкую экологическую амплитуду, обеспечивая этому виду в равной степени успешное развитие как в пустынях (Munz, 1959), так и прериях (Isely, 1981), а также в условиях интродукции в Центральной России.

Авторы благодарны Dr. Paul Beuselinck (USDA-ARS, Plant Genetics Research Unit, Columbia, USA) и Dr. Stephanie Greene (USDA-ARS-WRPIS, Washington State University, USA) за предоставление семян *Acemispom americanus*.

Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ (Грант № 01-04-48512).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Акулова З.В., Т.В. Кузнецова, Соколов Д.Д. О строении соцветий в роде *Anthyllis* (*Papilionaceae*, *Loteae*) // Бот. журн. 2000. Т. 85. № 1. С.12—25.
- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Основы микроскопических исследований в ботанике. М., 2000. 127 с.
- Гуленкова М.А. Серийные почки у некоторых бобовых // Биол. науки. 1974. № 12. С. 55—58.
- Джанаридзе Л.И. Практикум по микроскопической химии растений. М., 1953. 152 с.
- Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах // Тр. БИН АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6. 1950. С. 7—204.
- Ростовцев С.И. Практикум по анатомии растений. М., 1941. 232 с.
- Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. М., 1962. 378 с.
- Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов // Биол. науки. 1975. № 2. С. 7—34.
- ILDIS Legumes of the World: draft checklist [Electronic resource] / Executive editors: F.A. Bisby, J.L. Zarucchi, Y.R. Roskov, B.D. Schrire, J. Heald, R.J. White. Reading, 2001. 1 CD-ROM.
- Isely D. *Leguminosae* of the United States. III. Subfamily *Papilionoideae*: Tribes *Sophoreae*, *Podalyrieae*, *Loteae* // Mem. New York Bot. Gard. 1981. Vol. 25. P. 1—264.
- Munz Ph.A. A California flora. Berkeley, Los Angeles, 1959. 1681 p.
- Sokoloff D.D. New combinations in *Acemispom* (*Leguminosae*, *Loteae*) // Ann. Bot. Fennici. 2000. Vol. 37. N 2. P. 125—131.

Факультет естественных наук
Орловского государственного университета

Биологический факультет МГУ,
кафедра высших растений
119992, Москва, Ленинские горы

Поступила в редакцию
26.05.03

THE ONTOMORPHOGENESIS AND ANATOMICAL PATTERNS OF VEGETATIVE ORGRANS IN *ACMISPON AMERICANUS* (NUTT.) RYDB. (*LEGUMINOSAE*)

T.A. Tsutsupa, R.P. Barykina

Summary

Morphology and anatomy of various age plants is studied in *A. americanus* (Nutt.) Rydb. Six age classes were described as a result of the life cycle study of *A. americanus*. In North America plants of *A. americanus* are developing as annuals. Plants introduced to Central Russia (Orel prov.) are variable in development. Typically, they develop as annuals. However, sometimes *A. americanus* is growing as dicarpous biennial plant in conditions of Orel province.