

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ И ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ *DIPHYLLEIA GRAYI* FR. SCHMIDT

Р. П. Барыкина

Относительно систематического положения и родственных связей рода *Diphylleia* Michx. до сих пор существуют разногласия. Обычно его включают в семейство Berberidaceae (De Candolle, 1824; Himmelsbaug, 1913; Hutchinson, 1926; Кузнецов, 1936; Ohwi, 1965; и др.). М. Kumazawa (1930), основываясь на данных сравнительной морфологии и анатомии вегетативных органов взрослых растений, предложил выделить род *Diphylleia* вместе с *Podophyllum*, *Glaucidium* и *Hydrastis* в отдельное семейство Podophyllaceae. За объединение *Diphylleia* и *Podophyllum* в семейство Podophyllaceae высказывается в своих ранних работах А. Л. Тахтаджян (1966). Однако в 1972 г он и А. П. Меликян, исходя из анализа строения спермодермы, сочли целесообразным оставить оба рода в составе семейства Berberidaceae (подсемейство Podophylloideae).

Род *Diphylleia* с морфологической точки зрения изучен явно недостаточно. В частности, почти нет сведений о структуре подземных органов, особенностях становления жизненной формы в онтогенезе. Вместе с тем данные о закономерностях онтоморфогенеза, видимо, могут послужить дополнительным фактическим материалом при уточнении положения рода в системе. Также нет единого мнения об объеме рода и таксономическом статусе отдельных видов. Чаще всего в нем различают два вида: *D. cymosa* Michx., распространенный на востоке Северной Америки (от Георгии до Виргинии) на высоте 1000—1650 м, и *D. grayi* Fr. Schmidt, преимущественно островной вид, встречающийся от Центральной Японии на север до Сахалина и на континенте в Амурской обл. Растения второй восточно-азиатской области распространения *Diphylleia* — центральной и западной частей КНР, поднимающиеся здесь до высоты 3700 м, прежде рассматриваемые некоторыми авторами (Kumazawa, 1930) как тождественные американскому *D. cymosa*, согласно Н.-Л. Ли (1947, 1952), являются третьим самостоятельным видом — *D. sinensis* Li, отличным от американского и японского по ряду морфологических признаков листа и соцветия. На территории СССР растет один вид — *D. grayi*, он встречается в горных лесах Дальнего Востока: Сахалина и Курильских о-вов (южных) на сырых, богатых перегноем почвах (Федченко, 1937; Ворошилов, 1966; Воробьев, Ворошилов и др., 1974). Этот вид и явился объектом нашего исследования¹. При выполнении работы был использован материал, собранный в природных условиях на Сахалине; часть наблюдений за ростом и развитием проведена на растениях, интродуцированных в Главном ботаническом саду АН СССР. Просмотрены также образцы Гербария ботанического института АН СССР (LE), Главного ботанического сада (МНА), Московского государственного университета (MW).

¹ S. Kitamura и G. Murata (1962) рассматривают его в ранге подвида североамериканского вида *D. cymosa* Michx. subsp. *grayi* (Fr. Schmidt) Kitam.

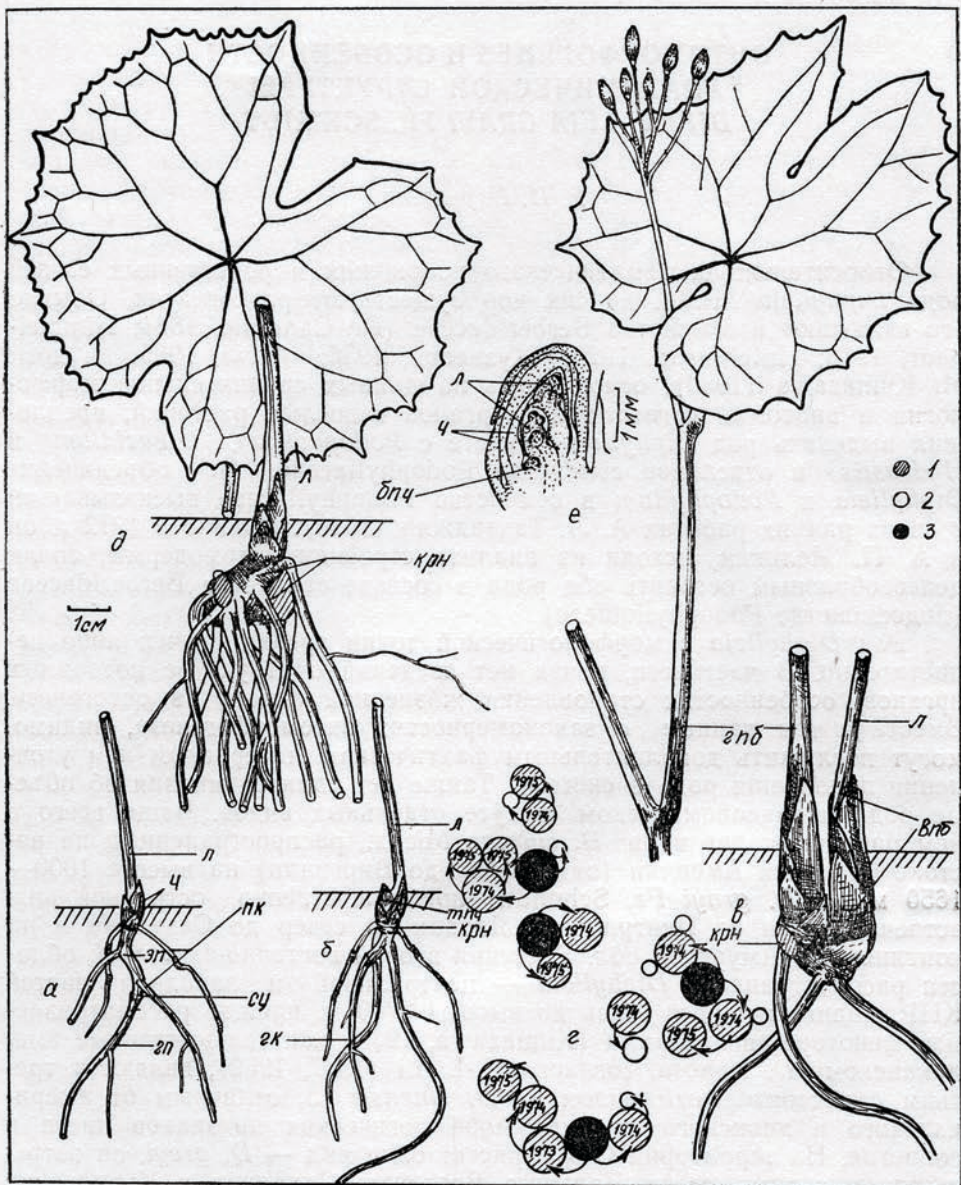


Рис. 1. *Diphylleia grayi*:

а — 2-летнее, б — 3-летнее растения (май); ч — чешуи; л — ассимилирующий лист; пк — терминальная почка; эп — эпикотиль; су — семядольный узел; гп — гипокотиль; гк — главный корень; кпч — корневище; в — участок корневища с удлинённым генеративным (влб) и розеточным вегетативным (влр) побегами (июнь); г — проекция надземных побегов, развившихся в разные годы из почек возобновления; 1 — генеративный, 2 — вегетативный, 3 — полностью отмерший побеги; д — отрезок многолетнего корневища с розеточным побегом, образованным спящей почкой (май); е — почка возобновления с зачатком боковой почки (бпч) в пазухе верхней чешуи

Прорастание надземное. Черешки семядолей сростаются, образуя семядольную трубку, которая участвует в выносе пластинок над поверхностью почвы. Гипокотиль подземный, длиной 5—7 мм. Состояние проростка продолжается в течение всего первого вегетационного сезона. Переход в ювенильную фазу происходит во втором году. Почка весной образует сильно укороченный побег, несущий 2—3 низовых чешуевидных листа и один длинночерешковый пельтатный. Эпикотиль вытягивается до 1—1,3 см, в результате этого последующие сближенные метамеры побега оказываются на поверхности почвы. Почки, закладывающиеся в пазухах листьев, подобно слабодифференцированным почкам семядольного узла, на протяжении нескольких лет остаются спящими. В терминальной же почке в июне уже заложены все (4—6) листовые зачатки следующего годичного прироста. С разворачиванием листьев происходит ветвление главного корня, появляются придаточные корни на эпикотиле, а затем и на узлах розеточного побега (рис. 1, а). Корням свойственна контрактильная способность.

Перезимовав на глубине 1—1,5 см от поверхности почвы, терминальная почка на третьем году жизни сеняца (рис. 1, б) образует новый годичный прирост, повторяющий структуру и ритм органогенеза предыдущего. В пределах его развиваются 3—4 сближенных чешуевидных листа, предшествующих одному, реже двум ассимилирующим, в их пазухах формируются боковые почки, на нижних узлах появляются придаточные корни. Такая метамерность вегетативного побега сохраняется и в последующие годы. Продолжается рост и слабое ветвление главного корня, система которого, однако, заметно усиливается придаточными корнями.

В течение виргинильного периода, длящегося более шести лет, *Diphylleia grayi* характеризуется как одноосное растение с полициклическим розеточным вегетативным побегом. Стеблевая часть его утолщается, годичные приросты в результате активного сокращения корней продолжают углубляться в почву вслед за эпикотилем, который подобно короткому гипокотиллю и главному корню остается сравнительно тонким. Оказавшись под землей, укороченный побег продолжает функционировать как эпигеогенное корневище (рис. 1, б), сначала вертикальное, позже косо вниз направленное. Средняя длина его годичных приростов составляет 0,6 см. Система главного корня отмирает на четвертом-пятом году.

Первое цветение наступает не раньше шестого-восьмого года жизни. Генеративный побег достигает 30—60 см высоты, несет 2, очень редко 3, приподнятых над землей очередных стеблевых листа (листорасположение $\frac{1}{2}$) и четыре-пять пленчатых чешуевидных в основании, при этом каждая последующая чешуя крупнее предыдущей. Нижний ассимилирующий лист с длинным черешком, верхний короткочерешковый, реже сидячий, все с широким незамкнутым основанием. Пластины широко округло-почковидные, пельтатные, на верхушке двулопастные или двураздельные, с семью-девятью мощными жилками, рельефно выступающими снизу. Жилкование лучисто-сетчатое. Цветки (в числе 8—12) в терминальном щитковидном цимозном соцветии.

Таким образом, главный побег полициклический, с полным циклом развития. Монокарпические побеги последующих порядков у взрослых особей дициклические, до зацветания живут в розеточном

состоянии лишь один год. Пазушная почка верхнего чешуевидного листа 1-летнего укороченного прироста становится следующей почкой возобновления, а терминальная почка формируется как вегетативно-генеративная, осенью в ней заложены все элементы цветоносного побега будущего года. Весной параллельно с ростом последнего раскрывается и почка возобновления, начиная 2-летний цикл развития нового монокарпического побега (рис. 1, в). Иногда от раскрытия почки возобновления до образования соцветия проходит 3 года. Монокарпический побег отмирает до нижних метамеров с чешуевидными листьями, которые сохраняются в составе корневища. У раннегенеративных растений базисимподиальное нарастание корневища осуществляется по типу правильного монохазия, т. е. в этом возрастном состоянии на смену завершающему развитие монокарпическому побегу образуется только один побег следующего порядка. Примечательно, что в каждой почке возобновления в мае—июне (рис. 1, е) уже заложена в качестве боковой «дочерней» новая почка возобновления, занимающая, как отмечал Kumazawa (1930), постоянное положение; другие менее дифференцированные пазушные почки остаются спящими.

Подземная часть зрелых генеративных особей представлена толстым узловатым ползучим корневищем, нарастающим по типу ди-монохазия (рис. 1, з), имеющим очень короткие годовые приросты (5—7 мм), большое число крупных почек, расположенных на глубине 1,5—2 см от поверхности почвы, и многочисленные узловые придаточные корни. На отдельном небольшом ответвлении корневища ежегодно трогаются в рост не одна, а две и более почек возобновления, в результате развивается несколько близко расположенных один от другого вертикальных надземных побегов, составляющих в совокупности более или менее плотную небольшую «куртинку». При этом как ответвления корневища, так и отходящие от них побеги всегда неравноценны, так как начало их формирования разновременное. В случае разрушения связующего участка «ветви» корневища разъединяются (рис. 1, д), особь распадается, образуется клон.

Анатомические особенности

Типичная для *Diphylleia* мезоморфная теневая структура листа (рис. 2, а, б, в) устанавливается в онтогенезе рано. Листья ювенильных и взрослых растений имеют лишь небольшие различия в количественных показателях. Пластинки тонкие (130—140 мкм); мезофилл 5—7-слойный, слабо дифференцированный. В нижнем эпидермисе, преимущественно вдоль жилок, а также по краю листа, имеются разной длины одноклеточные простые волоски. Аномоцитные устьица, нередко сдвоенные, развиваются на нижней стороне пластинки (около 100 на 1 мм²), замыкающие клетки приподняты над покровными. В эпидермисе и мезофилле встречаются желтоватые призматические кристаллоиды органической природы. Крупные жилки (рис. 2, з) слегка вогнуты с адаксиальной поверхности листа и резко выступают с абаксиальной (выступ превосходит по толщине пластинку в 3,5—4 раза), включают по 3 пучка, окруженных общей колленхиматозной обкладкой. В области некоторых более мощных жилок тонкий слой колленхиматозной ткани дифференцируется и со стороны нижнего эпидермиса. Пучки с заметным вторичным утолщением. Во флоэме постоянно присутствуют клетки, выделяющиеся темно-коричневыми

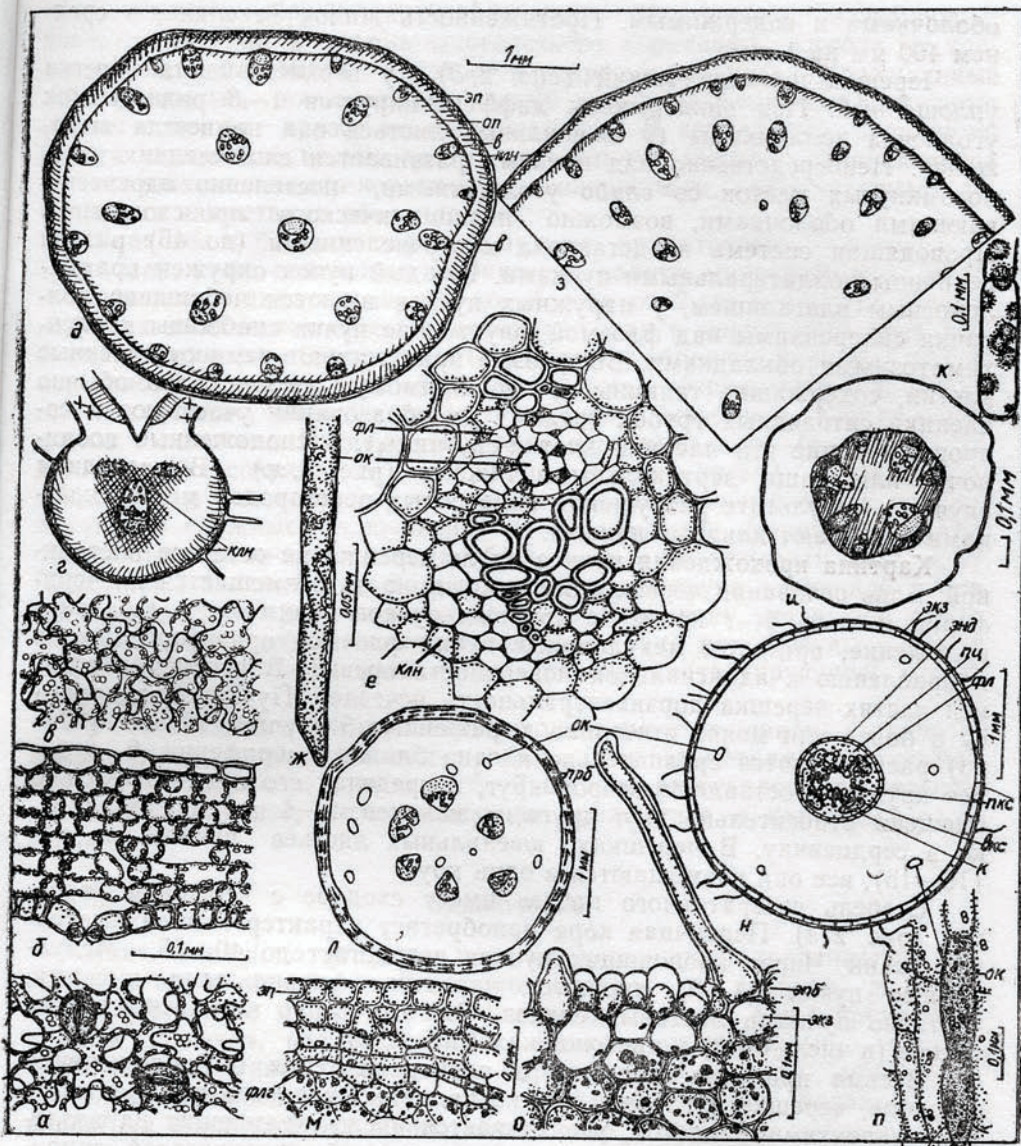


Рис. 2. Анатомическое строение вегетативных органов:

a — нижний эпидермис листа и губчатый мезофилл с поверхности; *б* — поперечный срез пластинки; *в* — верхний эпидермис и клетки столбчатого мезофилла; *г* — схема поперечного среза пластинки в области крупной жилки; *д* — схема строения черешка; *е* — его пучок из внутреннего круга; *ж* — тяж темноокрашенных клеток феллогена; *з* — стебель генеративного побега; *и* — цветоножка; *к* — сферокристаллы в клетке основной паренхимы стебля; *л* — корневище 2-летнего растения; *м* — заложение феллогена; *н* — поперечный срез придаточного корня; *о* — его периферическая часть; *п* — темноокрашенные клетки паренхимной коры; *оп* — одревесневшая паренхима; *об* — волокна; *фл* — флоэма; *ок* — окрашенная клетка; *прб* — пробка; *флг* — феллоген; *экз* — экзодерма; *энд* — эндодерма; *пц* — перикцикл; *пкс* — первичная ксилема; *экс* — вторичная ксилема; *к* — камбий; *эпб* — эпibleма

оболочками и содержимым. Протяженность жилок невелика, в среднем 400 мм на 1 см².

Черешок цилиндрический (рис. 2, *д*), у верхнего листа слегка уплощенный. Под эпидермисом дифференцируется 1—3 ряда клеток уголковой колленхимы (у ювенильных листьев она не всегда выражена). Непосредственно над пучками развивается слой мелких плотносомкнутых клеток со слабо утолщенными, постепенно одревесневающими оболочками, возможно перициклического происхождения. Проводящая система представлена многочисленными (до 45) разной величины коллатеральными пучками. Каждый пучок окружен крахмалосным влагалитцем, у наружных пучков имеются небольшие колпачки склеренхимы над флоэмой, внутренние пучки снабжены колленхиматозными обкладками. Во флоэме присутствуют темноокрашенные клетки, содержащие танины и, по-видимому, смолы. Это обычно членики ситовидных трубок (реже в их образовании участвуют и сопровождающие эти членики клетки-спутницы), расположенные поодиночке или, чаще, вертикальными тяжами (рис. 2, *ж*). В последнем случае в результате разрушения поперечных перегородок между клетками возникают длинные каналы.

Картина прохождения пучков вдоль черешка не остается постоянной. Близ основания черешка большая их часть размещается на периферии и лишь 6—7 наиболее крупных пучков занимают центральное положение; при этом медуллярные пучки флоэмой ориентированы по направлению к адаксиальной поверхности органа. В средней и верхней частях черешка дорзивентральность исчезает. Пучки объединяются в более или менее отчетливо выраженные 3 группы: мелкие (20—23) располагаются сравнительно плотно ближе к периферии, 6—8 более крупных составляют второй круг, в пределах его пучки несколько смещены относительно друг друга, и, наконец, 2—4 проникают глубоко в сердцевину. В черешках ювенильных листьев пучков немного (10—15), все они размещаются в один круг.

Стебель генеративного побега имеет сходное с черешком строение (рис. 2, *з*). Первичная кора приобретает характер колленхиматозной ткани. Число проводящих пучков возрастает до 40—55. Медуллярные пучки (4—6) являются частично флоральными пучками, частично пучками листовых следов. Они отчетливо выражены в цветоносе (в числе 6—8) и цветоножках (рис. 2, *и*).

Весьма примечательно, что в период цветения и плодоношения в стебле, черешке и главной жилке часто наблюдается фрагментация ядер паренхимных клеток, увеличивается число желтеющих на воздухе сферокристаллов (рис. 2, *к*) неопределенной органической природы; в центральной части цветоноса появляются крупные воздухоносные полости, пронизанные гифами многоклеточного мицелия. Стеблевые узлы многолакунные.

Однолетнее корневище защищено с поверхности эпидермисом и основаниями листьев, но уже в конце вегетационного сезона субэпидермально (в первом или втором слое коры) закладывается феллоген, производящий 2—3 ряда тонкостенных клеток пробки (рис. 2, *л, м*). Наружные 1—3 слоя сравнительно мелких клеток широкой зоны (до 20 клеток) первичной коры напоминают уголковую колленхиму. Эндодерма и перицикл в корневище не различимы. Центральный цилиндр включает до 30 проводящих пучков, расположенных кольцом и разделенных широкими (4—7 клеток) сердцевинными тяжами. Со стороны флоэмы, реже и ксилемы, пучки армированы тяжами колленхиматозной ткани. Камбиальная активность слабая, вторич-

ных элементов образуется крайне мало. Сердцевина, занимающая значительную часть объема многолетнего корневища, состоит из тонкостенной, запасующей крахмал и жиры паренхимы. Крахмальные зерна сложные, включающие до 30 мелких зернышек. Некоторые клетки содержат друзы оксалата кальция. В эпидермисе, перидерме, коре и сердцевине весьма часто встречаются клетки, отличающиеся от соседних желтовато-коричневым содержимым, пропитанными дубильными веществами оболочками.

Главный и боковые корни диархные, придаточные — тетрархные (рис. 2, н), реже пентархные. Характерна ранняя микотрофность. В зоне проведения диаметр корней колеблется от 2 до 5 мм. На поверхности их выделяется естественно окрашенная в коричневый цвет эпиблема. Наружные стенки ее клеток, а также оболочки корневых волосков сильно утолщены (рис. 2, о). Экзодерма суберинизирована. В ней, как и эпиблеме, имеются гифы эндотрофной микоризы. Клетки эндодермы с поясками Каспари. Широкая первичная кора (из 12—20 рядов клеток) сохраняется до конца жизни органа. Запасующим веществом в основном служит крахмал. Крахмальные зерна преимущественно сложные, включающие 8—40 зернышек. Некоторые клетки отличаются темно-коричневыми оболочками и содержимым (рис. 2, п). Перицикл 1-слойный над флоэмой, против же групп первичной ксилемы число слоев увеличивается до 3—4. Вторичное утолщение незначительное. Темноокрашенных клеток во флоэме нет. Сосуды с короткими широкими 5—7-гранными члениками, контактирующие; перфорации простые.

Гипокотиль с незначительным вторичным утолщением, которое не сопровождается образованием пробки. Для эпикотиля характерны: широкая сердцевина, кольцо из 5—7 широко расставленных открытых проводящих пучков, метакутинизация эпидермиса и наружных слоев коры.

Заключение

Итак, *Diphylleia grayi* — короткорневищный травянистый геофит с почками возобновления, находящимися на глубине до 2 см. Монокарпические побеги, кроме главного, с двух-, реже трехлетним циклом развития, полурозеточные. Листья мезоморфные, теневые. Узлы многолакунные. Корневище нарастает по типу ди-, монохазия.

Сравнительный морфолого-анатомический анализ показал, что *Diphylleia* обнаруживает много общих черт с другими лесными мезофитами семейства *Verberidaceae* (Барыкина, 1971, 1972, 1975), эволюционирующими по пути приспособления к геофильному образу жизни. Это защита почки (положение внутри семядольной трубки), ее позднее развертывание (обычно на втором году жизни); короткий гипокотиль; раннее образование стеблевых придаточных корней, обладающих контрактильной способностью; полицикличность розеточного вегетативного побега, мелкоквантовость его развития (4—5 узлов), преобладание низовых чешуевидных листьев (ежегодно развивается лишь один ассимилирующий лист); формирование первичного эпигеогенного симподиально нарастающего корневища.

В то же время результаты проведенного исследования подтверждают данные Kitazawa (1930) о значительном сходстве в структуре вегетативных органов *Diphylleia* и *Podophyllum*. Выявлены новые, ранее не учитываемые черты организации в надземной и подземной сфере растения, а также некоторые закономерности онтогенеза. При-

знаки, общие для представителей обоих родов, следующие: семядоли выносятся на поверхность почвы при участии семядольной трубки; монокарпические побеги полурозеточные, ди-, трициклические; дурядно-очередное листорасположение, щитовидные листья, лучисто-сетчатое жилкование; мощные, заметно выступающие снизу жилки включают 3—4 пучка; раннее образование системы стеблевых придаточных корней; атактостелический тип проводящей системы стебля генеративного побега, обусловленный одновременным развитием крупных листьев, терминального цветка или соцветия (розеточному вегетативному побегу и корневищу свойственно расположение проводящих пучков в один круг); наличие в стебле и черешке наряду с протофлоэмными волокнами двух внепучковых зон механической ткани: субэпидермального слоя колленхимы и кольца мелких паренхимных клеток с утолщенными одревесневшими оболочками на границе с проводящими тканями; колленхиматозная обкладка пучков в корневище; толстостенные клетки эпіблемы в проводящей зоне корня; пробка закладывается (субэпидермально) только в корневище; крайне слабая и непродолжительная деятельность камбия в подземных органах; наличие во флоэме, а также в паренхиме побега, корневища и корней, содержащих таннины темноокрашенных клеток; сложные крахмальные зерна, друзы оксалата кальция.

Из корней и корневищ двулистника выделены подофиллотоксин и флавоноид кверцетин, присутствующие и у подофилла (Шретер, 1975).

Эти общие черты, характеризующие *Diphylleia* и *Podophyllum* как единую морфологическую группу, вряд ли можно объяснить только сходством их экологии. Безусловно, они свидетельствуют о естественности группы *Diphylleia* — *Podophyllum*, о филогенетической близости этих двух родов и их обособленном положении в семействе Berberidaceae.

THE ONTOMORPHOGENESIS AND ANATOMIC STRUCTURE OF *DIPHYLLEIA GRAYI* FR. SCHMIDT

R. P. Barykina

Summary

A study was made of the ontomorphogenesis and anatomy of the short-rhizomatous geophyte *Diphylleia grayi* and some diagnostic characters were revealed in the structure of its vegetative organs. The results of a comparative anatomo-morphological analysis provide confirmatory evidence that the group *Diphylleia* — *Podophyllum* is a natural one, that stands apart in the family Berberidaceae.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р. П. 1971. Особенности первых этапов онтогенеза *Podophyllum emodi* Wall. и *P. peltatum* L. — Бот. журн., т. 56, № 7. Барыкина Р. П. 1972. О сходстве с однодольными в строении вегетативных органов *Podophyllum emodi* Wall. и *P. peltatum* L. — Бот. журн., т. 57, № 5. Барыкина Р. П., Богданова В. П. 1975. Анатомическое строение подземных органов *Podophyllum peltatum* L. — Растит. ресурсы, т. 11, вып. 4. Воробьев Д. П. и др. 1974. Определитель высших растений Сахалина и Курильских островов. Л. Ворошилов В. Н. 1966. Флора советского Дальнего Востока. М. Кузнецов Н. И. 1936. Введение в систематику цветковых растений. Л. Тахтаджян А. Л. 1966. Систематика и филогения цветковых растений. М.—Л. Тахтаджян А. Л., Меликян А. П. 1972. Сравнительно-анатомическое изучение семенной оболочки *Leontice*, *Gymnospermium*, *Caulophyllum* и близких родов в связи с их систематикой. — Бот. журн., т. 57, № 10.

Федченко Б. А. 1937. Семейство Berberidaceae. — В кн.: Флора СССР, т. 7 М.—Л. Шретер А. И. 1975. Лекарственная флора Советского Дальнего Востока. M. De Candolle A. P. 1824. Regni vegetabilis systema nature, vol. 2. Parisiis. Himmelbauer W. 1913. Die Berberidaceen und ihre Stellung in System. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-Naturwiss. Kl., Bd 89. Hutchinson J. 1926. The families of flowering plants, 1. Dicotyledons. London. Li H.-L. 1947. Notes on the Asiatica flora. — J. Arnold Arb., vol. 28, N 4. Li H.-L. 1952. Floristic relationships between eastern Asia and eastern north America. 13. Berberidaceae. — Trans. Amer. Philosoph. Soc., vol. 42, part 2. Kitamura S., Murata G. 1962. New names and new conceptions adopted in our colored illustrations of herbaceous plants of Japan. 2. — Acta phytotax. geobot., vol. 20. Kumazawa M. 1930. Morphology and biology of *Glaucidium palmatum* Sieb. et Zucc. with notes of affinities to the allied genera *Hydrastis*, *Podophyllum* and *Diphylleia*. — J. Fac. Sci. Tokyo Univ., sect. 3, Bot., vol. 2. Ohwi J. 1965. Flora of Japan. Washington.

Поступила в редакцию
14.02.79

УДК 581.522.4

ПРИСПОСОБЛЕНИЯ РАСТЕНИЙ К УСЛОВИЯМ ЖИЗНИ В АРКТИКЕ¹

А. П. Тыртиков

Для ботанических целей в качестве южной границы Арктики целесообразно рассматривать северный предел леса, так как именно здесь наблюдается резкий биологический рубеж. От границы леса к северу приземный климат изменяется непрерывно и постепенно (Savile, 1972; Александрова, 1977).

Наиболее характерные черты арктической среды: низкая температура зимы и лета, короткое лето, сильный ветер, непрерывное освещение в период вегетации, слабая интенсивность света, низкое содержание доступного азота в почве, небольшое количество осадков, простая популяционная структура и слабая сомкнутость растительного покрова.

Флора Арктики включает представителей цветковых, сосудистых криптогамных, мхов, лишайников, печеночников, водорослей, грибов и таких примитивных водных организмов, которых еще трудно отнести к определенному царству. Приспособление арктических растений к условиям обитания изучены неравномерно — более детально исследованы цветковые растения.

Арктические местообитания^{*} существуют немногим более 3 млн. лет. Полная выработка комплекса морфологических и физиологических приспособлений в пределах Арктики едва ли возможна в такой относительно короткий промежуток времени. Это заключение подтверждается составом флоры Арктики — ни в одной группе растений нет ни одного эндемичного арктического рода, есть лишь небольшое число хорошо отграниченных арктических видов (Savile, 1972). Арктика была заселена повторными инвазиями из различных областей. Кажется вероятным, что по мере формирования арктических обитаний они заселялись преимущественно альпийскими растениями из соседних горных хребтов, растениями холодно-умеренного пояса, осо-

¹ Данный обзор написан главным образом на основании известных мне литературных источников, опубликованных после 1963 г.; более ранние материалы по экологии и биологии арктических растений обобщены в книге Б. А. Тихомирова (1963).