

ФЛОРА

УДК 582.675.3:581.143

Р. П. Барыкина, Н. В. Чубатова

ОНТОМОРФОГЕНЕЗ И АНАТОМИЯ *NANDINA DOMESTICA* THUNB.

Nandina domestica Thunb. — единственный представитель эндемичного рода *Nandina* Thunb. умеренно-древесной флоры Восточно-азиатской области (континентальный Китай, Япония, Индия) Это небольшое вечнозеленое деревцо с ажурной кроной или чаще слабоветвящийся кустарник, в природе произрастающий по горным склонам (Тахтаджян, 1957, 1978; Ohwi, 1965). Обладающая высокими декоративными качествами нандина широко вошла в культуру как в местах ее естественного обитания, так и в Северном Средиземноморье (Камелина, Тучина, 1982) Она успешно разводится в субтропических районах СССР, на Черноморском побережье Крыма и Кавказа (Лозина-Лозинская, 1954; Васильев, 1956)

Относительно таксономического статуса рода *Nandina* нет единого взгляда. На основании особенностей строения цветка, палиноморфологических признаков, основного числа хромосом ($x=10$) и прочего его нередко выделяют в отдельное самостоятельное семейство Nandinaceae (Тахтаджян, 1966, 1970; Косенко, 1979; Agardh, 1858; Bentham, Hooker, 1862; Nakai, 1936; Kumazawa, 1938; Hutchinson, 1959; и др.). Большинство же ботаников (Имс, 1964, Тахтаджян, Меликян, 1972; Оганезова, 1977, Eichler, 1875; Prantl, 1891, Himmelbaur, 1913; de Candolle, 1921; Janchen, 1949; Непко, 1965; Thorne, 1976; и др.) включают нандину в состав семейства Berberidaceae и часто рассматривают как более примитивную форму среди других кустарниковых представителей (Архарова, Зубкова, 1969; Тахтаджян, Косенко, 1980; Himmelbaur, 1913, Miyaji, 1930) Енсен (Jensen, 1973), исходя из результатов серологических исследований, отмечает связь нандины с барбарисом, магонией и подофилловыми (Podophylloideae). Высказывается предположение о ее происхождении от далеких предков подофилловых (Тахтаджян, Косенко, 1980).

Вопрос о направлении соматической эволюции в семействе барбарисовых представляется дискуссионным. Есть сторонники как восходящей (Имс, 1964, Туманян, 1965; Тахтаджян, 1966; Himmelbaur, 1913; Hutchinson, 1926; Chapman, 1936), так и нисходящей, редуccionной (Каграманова, 1965; Оганезова, 1975; Хохряков, 1975), линии трансформации жизненных форм. Имеющийся фактический материал явно недостаточен для оценки эволюционных взаимоотношений отдельных биоморф. Необходимо дальнейшее всестороннее исследование представителей семейства, в том числе и особенностей развития их жизненных форм в ходе большого жизненного цикла. Закономерности онтоморфогенеза позволяют в известной мере судить о возможных путях филогенеза.

Слабая изученность биолого-морфологических особенностей нандины находит отражение в противоречивых суждениях о способах ее размножения, характере nodальной анатомии, типе межсосудистой поровости, структуре волокнистых элементов ксилемы и др. (Лозина-Лозинская, 1954, Тахтаджян, 1966)

Мы провели морфолого-анатомическое изучение *N domestica* для выявления закономерностей онтоморфогенеза, получения новой информации о структуре вегетативных органов в связи с задачами систематики и филогении этого таксона.

Материал был собран в Сухумском ботаническом саду и Сухумском дендропарке, где нандина ежегодно цветет и обильно плодоносит, а также выращен из семян в теплице ботанического сада МГУ на Ленинских горах.

В культуре нандина легко размножается семенами. Семена белые, округлые, неравнобокие: выпуклые с одной стороны и вогнутые с другой. К моменту созревания (октябрь, ноябрь) они имеют маленький (0,9 мм длиной), четко дифференцированный на осевую часть и семедоли зародыш (рис. 1, *L*). Семедоли составляют 55% его длины, что свидетельствует о довольно высокой степени развития зародыша. Почечка представлена группой меристематических клеток.

Прорастание семян начинается после продолжительного (до 6 месяцев) периода покоя. Так, часть семян, посеянных в январе, проросла через 5, а основная масса через 6 месяцев, семена же, посеянные в конце сентября, дали дружные всходы уже в середине ноября. Период покоя, видимо, требуется для физиологического дозревания семян или нейтрализации ингибиторов прорастания.

Первым при прорастании появляется главный корень (рис. 1), обильно снабженный длинными корневыми волосками. В это время он на всем протяжении имеет первичное строение (рис. 2, *a*). Хорошо выражены диархная первичная ксилема, однослойный перицикл, эндодерма с поясками Каспари, 6—9-слойная мезодерма, суберинизированная экзодерма и мелкоклеточная ризодерма. По мере увеличения размеров семедолей корень сравнительно быстро переходит ко вторичному утолщению (рис. 2, *b*). Оно сопровождается ранней склерификацией первичных сердцевинных лучей и центрального паренхимного тяжа, растяжением в тангентальном направлении клеток эндодермы. Когда корень имеет 40—45 мм длины, начинается его ветвление, а также удлинение гипокотыля, приподнимающего заключенные в семенной кожуре семедоли и почечку над поверхностью почвы. Через месяц, при достижении корнем длины 70, а гипокотылем — 30 мм, рост осевой части проростка замедляется; происходит интенсивное разрастание пластинок семедолей, выполняющих всасывающую функцию. В течение месяца длина их увеличивается с 0,5 до 1,5 мм, в последующие полмесяца — до 6—7 мм. Заняв почти всю полость семени, семедоли вскоре освобождаются из покровов и зеленеют. Полностью сформированный проросток (рис. 1, *pl*) имеет две округло-яйцевидные (18—19 мм длиной и 17—18 мм шириной) короткочерешковые (длина черешка 5 мм) листовидные семедоли, длинный гипокотыль, разветвленную до корней второго порядка систему главного корня. Жилкование семедолей перистое, открытое, ветвление наиболее сильных жилок в основном ограничено базальной частью пластинки. Мезофилл семедолей (рис. 2, *e*) слабо дифференцирован на столбчатую (из одного слоя палисад) и губчатую (из 6—7 рыхлосоединенных слабопастьных клеток) паренхиму. Клетки эпидермиса (рис. 2, *d*, *ж*) с сильно утолщенными наружными стенками и извилистыми швами, верхнего — сосочковидные, что, возможно, предохраняет семедоли от воздействия прямых солнечных лучей.

Устьица средних размеров (27×22 мкм), развиваются только в нижнем эпидермисе. Проводящие пучки с паренхимными обкладками, полностью погруженные в мезофилл, невыступающие. Черешки семе-

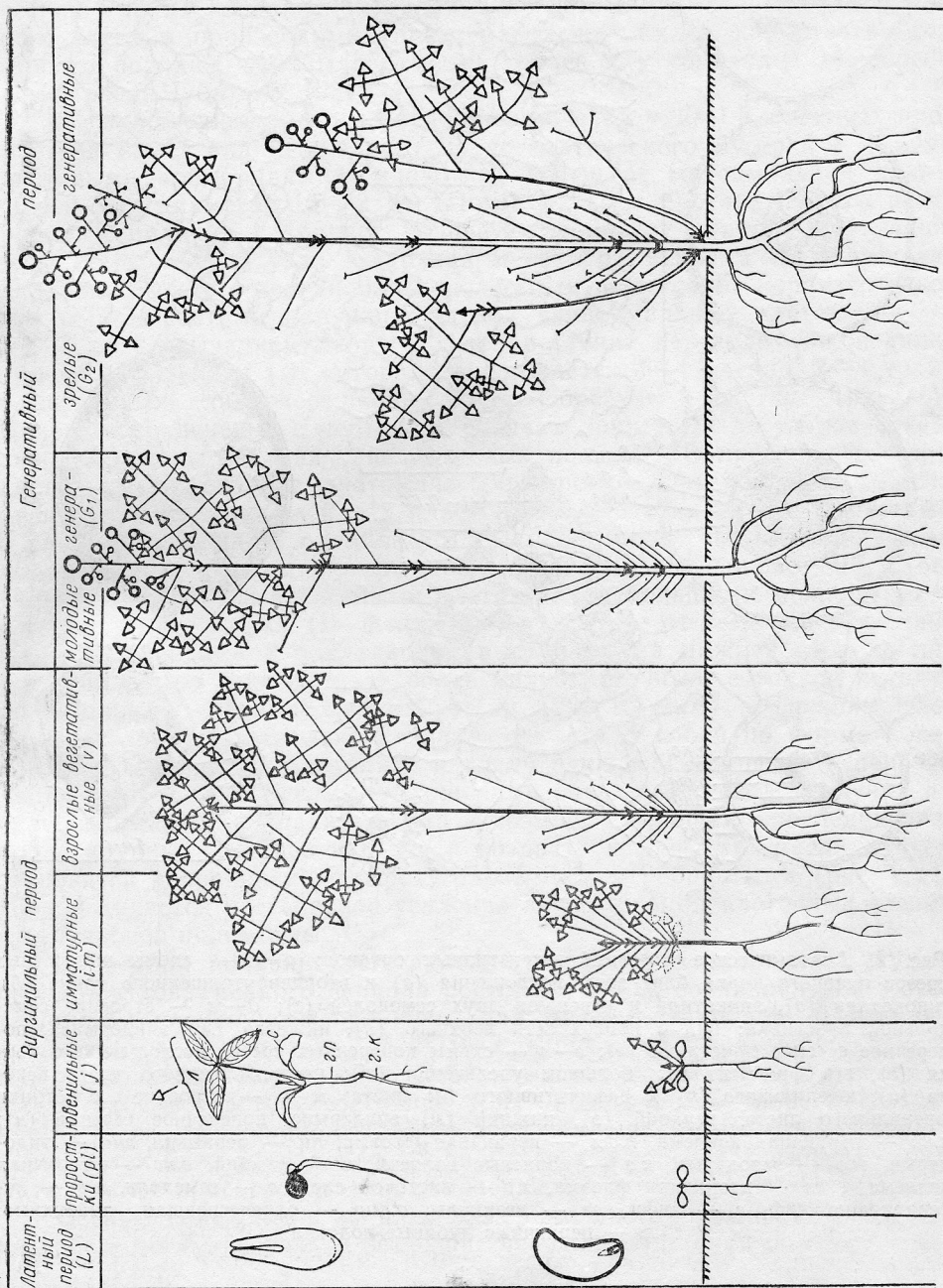


Рис. 1. Схема возрастных состояний и фаз морфогенеза *Manduca domestica*:
 с — семедоли, гп — гипокотиль, г.к — главный корень, л — лист

долей в поперечном сечении уплощенно-седловидные (рис. 2, г). Для них характерны сосочковидный эпидермис, 2 коллатеральных проводящих пучка, смыкающихся ксилемными участками, в то время как свободные флоэмные тяжи их обращены в противоположные стороны. Оба пучка, выйдя из общей лакуны, протягиваются вдоль всего черешка. В основании пластинки каждый из них отчленяет по два-три тяжа, которые, пройдя по ней, слепо заканчиваются на периферии. Лишь одна из жилок второго порядка направляется в центральную часть пластинки и занимает срединное положение. Она смыкается на верхушке семедоли с двумя магистральными пучками. Таким образом, анатомический анализ позволил установить двойственную природу семедольного следа и производный характер средней жилки как ответвления второго порядка, что было отмечено ранее и у семедолей ломоносов (Барыкина, Чубатова, 1981).

Расположенная между семедолями почечка у 1—1,5-месячных проростков имеет вид небольшого меристематического бугорка с двумя листовыми примордиями. Гипокотиль достигает максимальной длины 40 мм при диаметре 1,5—2 мм. Почти на всем протяжении его центральный цилиндр сохраняет корневую структуру (рис. 2, в), лишь близ семедольного узла экзархная первичная ксилема сменяется эндархной. Вместе с тем гипокотиль легко отличается от корня сосочковидными выростами наружных стенок эпидермальных клеток.

С разворачиванием первого листа растение переходит в ювенильную фазу развития (*j*), которая продолжается 3—4 месяца. 3—4 тройчатосложных длинночерешковых листа образуют розетку (рис. 1). В местах сочленения с черешком сидячих ланцетных листочков отчетливо выражены вздутия типа листовых подушек. В пределах розетки листья имеют сходное анатомическое строение, но довольно хорошо отличаются от семедолей. Их пластинки более тонкие, с 4, а местами 5 слоями мезофилла, один из которых образован плотно сомкнутыми высокими палисадами (коэффициент палисадности около 50%), остальные — округло-лопастными клетками с небольшими межклетниками (рис. 2, н). Жилки (1—3-тяжевые) в отличие от семедольных снабжены склеренхимной обкладкой и выступают на нижней стороне листа. Эпидермис (рис. 2, м, о) более мелкоклеточный, с тонкой кутикулой, большей частотой мелких устьиц (22×16 мкм). Черешки ювенильных листьев несколько различаются между собой по форме поперечного сечения, архитектонике и числу пучков. Так, черешок первого листа (рис. 2, и) округлый, уплощенный сверху, 3-пучковый; пучки со склеренхимными колпачками над флоэмой. Черешки последующих, более крупных, листьев в связи с возрастанием в них числа пучков становятся неправильно-четыреугольными или ребристыми (рис. 2, к). Прослеживается постепенное усиление лигнификации клеточных стенок межпучковой паренхимы.

Во второй половине вегетационного сезона (в условиях Сухуми) после кратковременного периода ростового покоя, совпадающего в субтропиках с засушливым временем года, разворачиваются 3—6 дваждытройчатосложных листьев, которым предшествует образование одного или нескольких чешуевидных. Это знаменует собой переход особи в имматурное возрастное состояние (*im*). Розеточность побега сохраняется, в его основании создается запас спящих почек. Сосредоточенность почек близ уровня почвы приобретает в условиях сезонного климата важное приспособительное значение.

Осенью семедоли, а за ними и первые листья отмирают. От них на побеге остаются только высохшие черешки. Листочки опадают в ре-

зультате образования в области сочленения отделительного слоя. Терминальная почка главного побега несет 2 чешуевидных листа, полностью охватывающих конус нарастания, и 3—4 зачатка ассимилирующих листьев, расположенных по формуле $1/2$. В их пазухах закладываются почки второго порядка с 3—4 листовыми примордиями. Каждая пазушная почка отделена от материнской оси небольшой листовидной пластинкой, о природе которой будет сказано ниже.

Корневая система имматурных растений стержневая, главный корень ветвится до корней пяти порядков. Вторичному утолщению подвергаются главный и несколько боковых корней первого, редко второго порядка. Сохраняющаяся на их поверхности первичная кора кроме защитной выполняет в течение 2 первых лет и функцию запасаания питательных веществ, клетки 6—7-слойной мезодермы содержат сложные (из 2—10 зернышек) крахмальные зерна. Клетки перицикла претерпевают тангентальные деления, но феллогена не образуется. Наряду с 2 (3) основными пучками вторичных проводящих тканей в области широких первичных лучей дифференцируется до 7—8 добавочных пучков. Вторичное утолщение сопровождается интенсивным образованием вторичной ксилемы (в радиальной цепочке до 30—32 элементов) В ней преобладают короткие, иногда септированные, живые запасающие волокна. Членики сосудов с простой перфорацией на скошенных поперечных стенках, расположены радиальными извилистыми тяжами. Вторичная флоэма занимает сравнительно небольшой объем. Ежегодно откладывается по узкому тангентальному тяжу вторичных лубяных волокон. Членики ситовидных трубок со сложными (из 2 ситовидных участков) и простыми ситовидными пластинками. Во флоэмной и лучевой паренхиме накапливаются жиры и крахмал. Функцию покровной ткани в многолетнем корне выполняют наряду с отмирающей первичной корой суберинизированные клетки поделившегося перицикла. Боковые корни второго — пятого порядков (рис. 2, 3, 3') тонкие, первичного строения, с узкой 3—4-слойной первичной корой, как правило, микоризные, хотя и несут корневые волоски. Микориза везикулярно-арбускулярного типа. Переваривание гиф происходит в основном в клетках первичной коры, непосредственно примыкающих к эндодерме. Таким образом, у нандины хорошо выражен диморфизм корней. Различаются толстые запасающие корни, выполняющие одновременно опорную функцию и функцию запасаания питательных веществ, и тонкие поглощающие микоризные, несущие вместе с тем и корневые волоски.

Розеточная фаза в развитии главного побега длится 1—2 года. С переходом во взрослое вегетативное состояние (*v*) формируются метамеры с удлинненными междоузлиями, и растение постепенно приобретает вид невысокого тонкостебельного деревца с ажурной кроной, образованной четырехжды-тройчато-сложными или трижды-перистосложными листьями, сохраняющимися около 1,5—2 лет. Пластинки ассимилирующих листьев у разновозрастных виргинильных особей в анатомическом отношении слабо различаются. Различия заключаются лишь в степени выраженности тех или иных признаков, например в уменьшении с возрастом извилистости стенок эпидермальных клеток, увеличении размеров папилл, толщины кутикулы, числа пучков (от 1 до 3), составляющих главную жилку, в большей рельефности крупных жилок. Наиболее заметны онтогенетические изменения в структуре черешков. По мере усложнения листовой пластинки и увеличения ее размеров очертания поперечных сечений черешков становятся все более округлыми, постепенно возрастает число пучков, снаружи от них

развивается широкое кольцо механической ткани. Пучки располагаются уже не в один, а в два-три круга (рис. 2, *и, к, л*). В соответствии с этим возрастает лакунность узлов: 3-лакунный узел первого ювенильного листа сменяется 5- и многолакунными у последующих метамеров. К моменту вступления особи во взрослое вегетативное состояние листья приобретают строение дефинитивных. Подробное описание анатомии 1- и 2-летних листьев взрослых растений опубликовано ранее (Барыкина, Чубатова, 1980)

В этом возрастном состоянии, как правило, ветвление побега не происходит, хотя почки регулярно закладываются в пазухах всех листьев. Они остаются спящими. Каждая пазушная почка (рис. 3, *а, б*) на адаксиальной, обращенной к материнской оси стороне несет широкую треугольную листовидную пластинку (рис. 3, *в*). Двукилеватая структура, 2-пучковый след и 2-лакунный узел явно свидетельствуют о ее двойственной природе, т. е. дают основание рассматривать ее как результат срастания двух смещенных в медианное положение исходных предлистов зачаточного бокового побега. Несколько выше по оси почки латерально закладываются 2 маленькие, слабо развитые почечные чешуйки. Одна из них иногда значительно увеличивается в размерах, прикрывая в виде колпачка конус нарастания с зачатками листьев. Нарастая моноподиально, главный побег ежегодно образует 1—2, реже 3 прироста, включающих по 2—3 ассимилирующих листа и 4—6 чешуй.

Однолетний стебель нандины обнаруживает большое сходство со стеблями травянистых форм барбарисовых. В поперечном сечении он округлый. Периферические слои первичной коры образованы хлоренхимой. Многочисленные открытые коллатеральные пучки располагаются в один круг и разделены широкоми (5—12-рядными) сердцевинными лучами, в последних хорошо выражен межпучковый камбий. Каждый пучок армирован тяжем протофлоэмных волокон, которые вместе со слоем (из 5—6 рядов) периклических волокон образуют разорванное во многих местах кольцо склеренхимы. Его изнутри подстилают тонкостенные элементы, возникающие в результате периклиальных делений флоэмной и лучевой паренхимы. Перимедулярная зона представлена мелкоклеточной тканью с сильно утолщенными и одревесневшими клеточными стенками, центральная часть сердцевины — округлыми тонкостенными паренхимными клетками. При действии раствора иода в иодистом калии в эпидермисе, первичной коре, склеренхиме, паренхиме флоэмы, лучей и сердцевины открывается берберин в виде многочисленных темноокрашенных мелких палочковидных кристаллов.

С возрастом растения цилиндр проводящих тканей в результате одревеснения клеточных оболочек лучевой паренхимы приобретает характер «сплошного». В многолетнем стебле (рис. 3, *г, д*) древесина заболонная, рассеянно-сосудистая, со слабовыраженными годовыми кольцами. Основную массу ее составляют сосуды и живые волокна (рис. 3, *е*). Изредка встречаются трахеиды. Древесинная паренхима очень скудная, диффузная. Членики сосудов длинные (в среднем 250 мкм), широкие (30 мкм диаметром) и узкие (8 мкм), с косыми конечными стенками, несущими простые перфорации. Характерны третьичные спиральные утолщения боковых стенок сосудов; межсосудистая поровость очередная. Волокна наряду с функцией запаса питательных веществ, преимущественно крахмала, обладают способностью к водонакоплению и, следовательно, выступают в числе активных элементов гидросистемы. Газообмен, видимо, обеспечивается расположен-

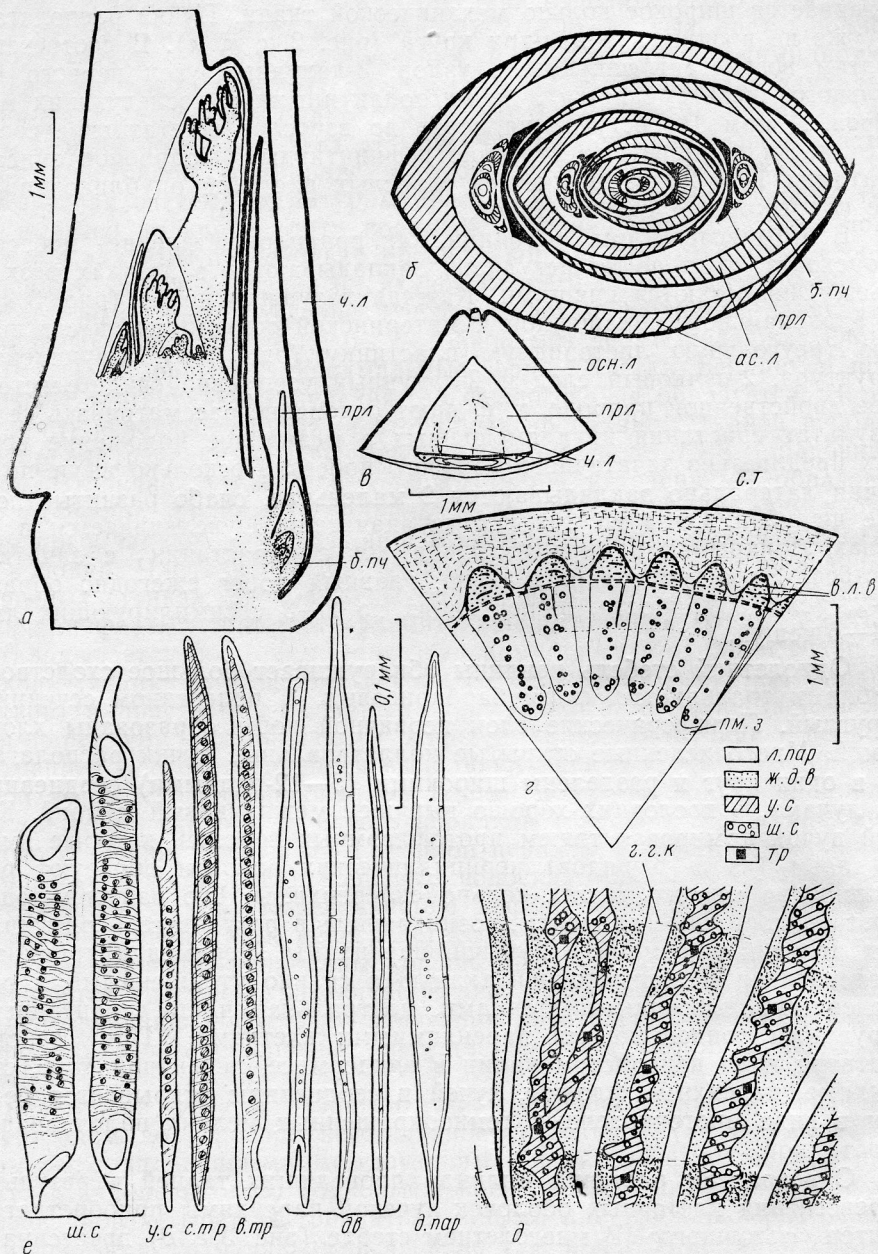


Рис. 3. Морфологическое и анатомическое строение почек и стебля генеративных особей: *а, б* — терминальная почка (*а* — на продольном срезе, *б* — в поперечном сечении), *в* — пазушная почка; *г* — 4-летний стебель, *д* — тип структурной организации его вторичной ксилемы, *е* — гистологический состав вторичной ксилемы; *ч.л* — чешуевидный лист, *прл* — предлист, *б.пч* — боковая (пазушная) почка, *ас.л* — ассимилирующий лист, *осн.л* — основание листа, *в.л.в* — вторичные лубяные волокна, *п.м.з* — перимедулярная зона, *г.г.к* — граница годичного кольца, *л.пар* — лучевая паренхима, *ж.д.в* — живые древесинные волокна, *у.с* — узкопросветные и *ш.с* — широкопросветные сосуды, *тр* — трахеиды (*с.тр* — сосудистая и *в.тр* — волокнистая трахеида), *д.пар* — древесинная паренхима

ными между ними межклетниками. Сердцевинные лучи широкие (8—15-рядные), высокие, смешанно-гетерогенные, с короткими окончаниями. Вторичные сердцевинные лучи узкие (1—2-рядные), в небольшом числе появляются начиная со второго года.

По некоторым структурным и гистохимическим показателям, в том числе по содержанию берберина, *Nandina* обычно объединяют с *Berberis* и *Mahonia*, однако по гистологическому составу и другим характеристикам древесины она заметно отличается от них. Так, в соответствии с классификацией Брауна (Braun, 1963), *Nandina*, древесина которой содержит преимущественно живые волокна, представляет иную, отличную от барбариса и магонии линию развития. Древесина ее может быть отнесена к четвертому структурно-функциональному уровню организации (*Vaccinium*-тип), в то время как древесину *Berberis* и *Mahonia* автор располагает на третьем, более низком, уровне, для которого характерно наличие в основном мертвых древесинных волокон, осуществляющих преимущественно газообмен и механическую функцию. Кольцесосудистая древесина *Berberis*, согласно Брауну, принадлежит к *Ulmus*-типу, а рассеянно-сосудистая с преобладанием трахеид древесина *Mahonia* — к *Rhamnus*-типу.

Вторичная флоэма в многолетнем стебле занимает сравнительно небольшой объем, в ней нетрудно обнаружить границы годичных приростов. Каждый из них заканчивается узким тангентальным слоем вторичных лубяных волокон. Все элементы флоэмы мелкие. Членики ситовидных трубок со средней длиной 240 мкм имеют сложные (2—3 ситовидных поля) и простые ситовидные пластинки. Клетки-спутницы узкие, по длине равны членикам ситовидных трубок. Лубяные волокна живые, немного длиннее камбиальных, с толстыми слоистыми одревесневшими оболочками.

Типичной пробки и соответственно корки в стебле и корне не образуется. Защитную роль выполняют первичная кора, периферические слои непроводящей флоэмы и сердцевинных лучей, клетки которых со временем подвергаются дилатации, а оболочки суберинизируются.

На 4—5-м году растение зацветает. В терминальной почке главного побега закладывается конечное специализированное соцветие, которое имеет вид закрытой многоцветковой брактеозной метелки. Брактеи мелкие, чешуевидные, удлинненно-треугольные, килеватые, с зубчиками по краю, резко отличающиеся от срединных листьев как по морфологии, так и анатомии¹

После цветения первичный побег не отмирает, происходит его перевершинивание; пазушная почка верхнего ассимилирующего листа формирует или вегетативный, или генеративный побег продолжения. Таким образом, молодое генеративное растение (g_1) обычно одноосное.

К 6—8 годам растение приобретает вид зрелого генеративного (g_2). Переход в это возрастное состояние характеризуется началом кущения, древовидная форма роста сменяется кустовидной. Треляются в рост спящие почки на семедольном узле и узлах первых листьев, в результате чего появляются удлиненные побеги формирования, которым принадлежит основная роль в построении скелетной основы куста. Их развитие происходит аналогично главному, однако наблюдается сокращение протяженности или даже полное выпадение отдельных ранних фаз морфогенеза, в частности розеточной. Они часто переходят к цветению уже на 2—3-м году. Годичные приросты побегов формирования составляют в среднем 14 см (близ соцветия — 3, в основании — 30 см)

¹ Морфолого-анатомические особенности цветка нандины приведены в ранее опубликованной статье (Барыкина, Чубатова, 1985).

У генеративных особей в возрасте 15—20 лет узел кущения благодаря контрактильной способности корней погружается в почву на глубину 5—10 см. Происходит смена жизненной формы (рис. 4) Кустарник из аэроксильного становится геоксильным. В этот возрастной период отмечается образование систем побегов формирования (Мазуренко, Хохряков, 1977), хотя ветвление и слабое. Одновременно функционируют побеги ветвления не более двух-трех порядков. Они могут отходить на высоте 30—50 см от уровня почвы, но чаще — 100 см и

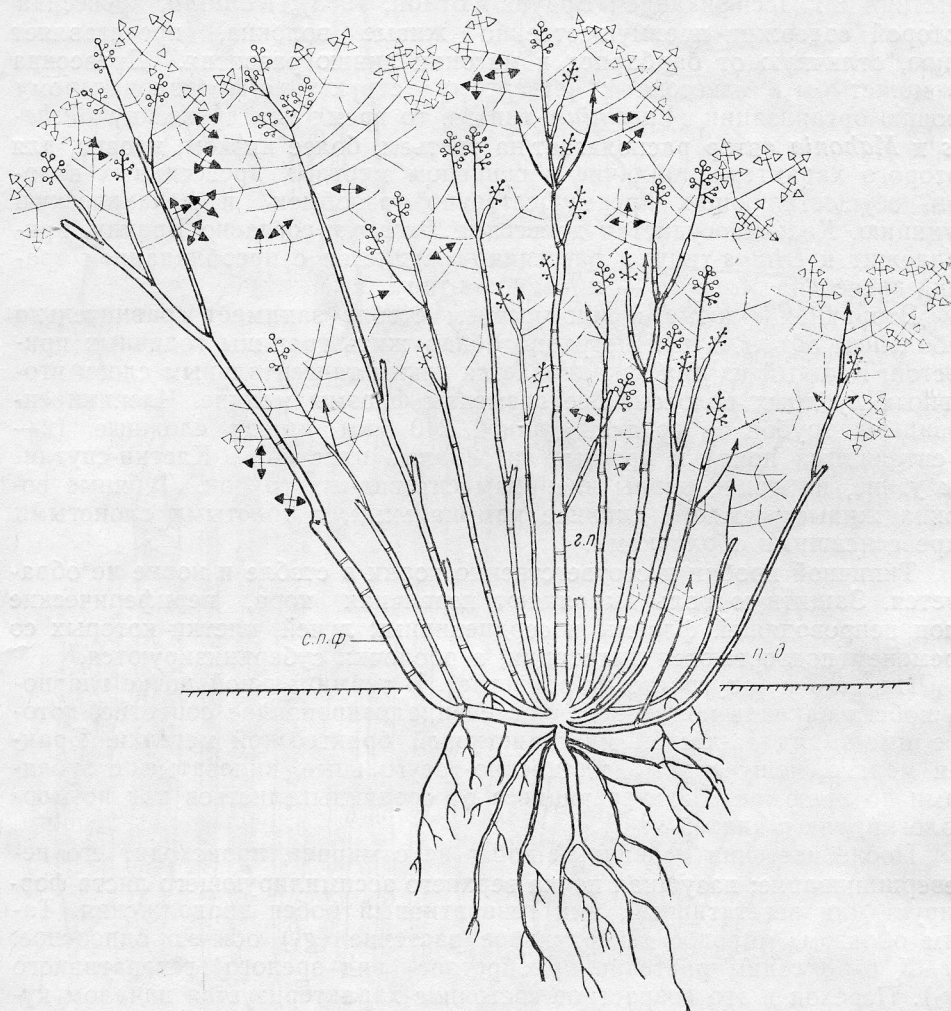


Рис. 4. 20-летний куст (Сухумский дендропарк, X/1983 г.), схема: г.л. — главный побег, п.д. — побеги дополнения, с.п.ф. — система побегов формирования

более. Есть и неветвящиеся скелетные оси. Основной цикл развития систем побегов формирования (Лучник, 1960) довольно длинный, не менее 10 лет. Наблюдения над коллекциями нандины в Сухумском ботаническом саду и дендропарке показали, что число прямостоячих, скелетных осей (систем побегов формирования) сильно варьирует (от 2 до 50) и не связано с возрастом и высотой растений, последняя составляет в среднем 1,8—2,8 м. Кусты довольно компактные. Главная ось в них выделяется несколько большей толщиной (средний диаметр

ее в основании у 20—25-летних кустов — 2,5, а у побегов формирования — 1,7—2 см). Побеги формирования удаляются от основания главной оси на расстояние 3—40 см, имея подземную горизонтально восходящую корневищную зону с чешуевидными листьями, придаточными корнями и спящими почками, некоторые из которых, пробуждаясь на 8—10-м году, дают вертикальные надземные побеги дополнения. У отдельных экземпляров в возрасте 18—25 лет можно наблюдать отмирание наиболее старых скелетных осей в центре куста. Однако в отличие от типичных геоксильных кустарников у нандины нет столь характерной для них правильной смены систем побегов формирования. Крона образована преимущественно крупными листьями. Листовые пластинки трижды-непарноперистые, в очертании широкотреугольные (шириной 30—100, длиной 25—80 см); черешки длиной 3—7 см. Нижние листья, развернувшиеся за первый цикл роста годичного побега, обычно значительно крупнее верхних. Листья сохраняются живыми около 2 лет. Осенью из темно-зеленых они становятся красно-бурыми и такими сохраняются до весны, а затем снова зеленеют.

Монокарпические побеги моноциклические, реже ди-трициклические. Соцветия появляются в марте. Массовое цветение наблюдается в июне — июле. Отдельные побеги могут цвести и в октябре. Обычно они выделяются более длинными годичными приростами, включающими кроме почечных чешуй 7—9 листьев, образованных за 2 цикла роста. Плодоносит нандина в октябре — ноябре; кораллово-красные плоды сохраняются на растении почти всю зиму.

Результаты проведенного исследования показали, что *Nandina domestica* при интродукции в Сухумском дендропарке и Сухумском ботаническом саду, а также в оранжерее ботанического сада Московского университета имеет обычно вид невысокого (1,5—2 м) компактного прямостоячего кустарника. В процессе онтогенеза в результате раннего пробуждения спящих почек происходит преобразование жизненной формы первоначально одноствольного деревца в жизненную форму аэроксильного кустарника (первые побеги формирования развиваются в основании материнской оси близ поверхности почвы), а затем, в зрелом генеративном возрастном состоянии, — геоксильного кустарника (узел кущения благодаря контрактильности корней погружается в почву на глубину 5—10 см), со слабо разветвленными или простыми побегами формирования и главной осью, нарастающими симподиально. В отличие от типичных геоксильных кустарников у нандины отсутствует регулярная смена систем побегов формирования. Наличие у некоторых побегов формирования плагиотропных корневищных зон с придаточными корнями и запасом спящих почек свидетельствует о способности растения к частичной дезинтеграции и вегетативному размножению, проявляющимся на относительно поздних этапах онтогенеза. Высказывание А. С. Лозиной-Лозинской (1954, с. 48) о возможности размножения нандины корневыми отпрысками ошибочно. Корни не имеют придаточных почек, не образуются они и в ответ на поранение.

Слабое ветвление побеговой системы у нандины как бы компенсируется развитием крупных сильно расчлененных сложных листьев, сохраняющихся на двух последних годичных приростах и формирующих крону.

Вечнозеленость устанавливается лишь со 2—3-го года жизни, проростки и ювенильные растения характеризуются листопадностью.

Анатомический анализ вегетативных органов *Nandina* показал своеобразие их структуры и заметное отличие от таковой представи-

телей рода *Berberis* и *Mahonia* (Барыкина, 1971, Барыкина, Чубатова, 1980) Листья мезоксероморфные. Сокращение транспирирующей поверхности в неблагоприятные периоды вегетации достигается в основном за счет опадения части листочков сложного листа, в основании их имеется слой разъединения.

Морфологическое усложнение листа в онтогенезе растения сопровождается изменением нодальной структуры и анатомии междоузлий однолетнего надземного побега 3-лакунные узлы и 3 пучка в листовом следе, характерные для проростков, постепенно сменяются 5-лакунными у ювенильных и многолакунными многопучковыми у взрослых особей; увеличиваются размеры, число пучков, изменяется характер размещения их в стебле.

Черешкам, стеблю и корням (кроме тонких поглощающих) свойственна высокая камбиальная активность. Камбий откладывает преимущественно вторичную ксилему, в которой преобладают живые волокна с простыми порами и сосуды. Членики сосудов относительно короткие, с третичным спиральным утолщением стенок; межсосудистая поровость очередная. Сочетание широких и узких члеников сосудов, видимо, обеспечивает высокую скорость передвижения воды (Baas et al., 1983) В структурно-функциональном отношении вторичная ксилема *Nandina* может быть оценена (Braun, 1963) как более эволюционно подвинутая по сравнению с *Berberis* и *Mahonia*.

Пучковый тип строения стелы прослеживается как в однолетнем, так и в многолетнем стебле. Корни диархные, реже триархные. В ростовых и запасных корнях в пределах широких сердцевинных лучей межпучковый камбий производит дополнительные более мелкие вторичные проводящие пучки, как и у полукустарниковых форм пионов (Барыкина, Гуланян, 1978) Поглощающие корни микоризные, с корневыми волосками. Разрастание вторичных проводящих тканей в стебле и корне сопровождается антиклинальными и периклинальными делениями клеток перицикла. Оболочки производных перицикла подобно прилегающим к ним клеткам первичной коры лигнифицируются и суберинизируются. Типичной пробки не образуется.

Биолого-морфологический и анатомический анализы не подтвердили точку зрения (Jensen, 1973) о связи нандины с подофилловыми. Сложный состав листа нандины, который имеет место уже на первых этапах развития растения и, видимо, является исходным для этого рода (у подофилла лист простой), эустелический, а не атактостелический тип строения проводящей системы побега, структура околоцветника и гинецея (Барыкина, Чубатова, 1985) скорее говорят об обратном. Не подтверждают близость *Nandina* и *Podophyllum* и кариологические сведения (Косенко, 1979)

В структурном отношении нандина обнаруживает много общего с другими кустарниковыми формами барбарисовых (слабое ветвление скелетных осей, сложные листья, пучковый тип строения центрального цилиндра стебля, сходный гистологический состав вторичной ксилемы и флоэмы, присутствие берберина, переход к вечнозелености на 3—4-м году онтогенеза, псевдомономерный гинецей) Перечисленные признаки убеждают в близости *Nandina*, *Berberis*, *Mahonia*, видимо имевших общего предка. В то же время в строении как вегетативных, так и репродуктивных органов нандины выявляются и достаточно резкие отличия (преобладание в ксилеме живых волокон, отсутствие типичной пробки, терминальное соцветие, особая структура околоцветника, отсутствие нектарников, латеральные, продольно вскрывающиеся пыльники, 3-бороздная оболочка микроспор, димерный гинецей, иное

основное число хромосом и др.), которые свидетельствуют в пользу независимого ее развития от других кустарниковых представителей семейства Berberidaceae в качестве самостоятельного таксона.

R. P. Barykina, N. V. Chubatova

ONTHOMORPHOGENESIS AND ANATOMY OF *NANDINA DOMESTICA* THUNB.

The morphogenesis and the anatomy of *Nandina's* vegetative organs were studied. The morphological and biological characters of three periods of large life cycle are given. *Nandina* is aeroxal shrub in the early stages of morphogenesis and it is geoxal shrub in the generative stage. The branches have sympodial growth. The primary axis and formation shoots branchout poorly. The crown is formed by the large compound leaves. The evergreen leaves are formed in the immature stage of the morphogenesis. The anatomical and biomorphological analyses did not confirm the connection between *Nandina* and Podophylloideae, and proved the *Nandina's* separate position both from shrubby and grassy berberidaceous.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архарова К. Б., Зубкова И. Г. 1969. Анатомическое строение черешка в семействе Berberidaceae Juss. — Бот. журн., 54, № 1, 98—103. Барыкина Р. П. 1971. Морфолого-анатомическое исследование *Berberis vulgaris* f. *atropurpurea* Vgl. и *B. thunbergii* DC. в связи с вопросом преобразования жизненных форм в семействе Berberidaceae. — В кн. Морфология цветковых растений. М., с. 95—126. Барыкина Р. П., Гуланя Т. А. 1978. Онтоморфогенез кустарниковых представителей рода *Paeonia* L. 2. *P. lutea* Franch. и *P. delavayi* Franch. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол., № 2, 64—76. Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. 1980. О некоторых чертах строения листьев вечнозеленых представителей семейства Berberidaceae Juss. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол., № 1, 25—37. Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. 1981. О типах прорастания и первых этапах онтогенеза в роде *Clematis* L. — В кн. Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., с. 111—140. Барыкина Р. П., Чубатова Н. В. 1985. Морфология и анатомия цветка *Nandina domestica* Thunb. (Berberidaceae). — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биол., № 3, 62—68. Васильев А. В. 1956. Флора деревьев и кустарников субтропиков Западной Грузии. — Тр. Сухумск. бот. сада, 2, № 9, 3—210. Имс А. 1964. Морфология цветковых растений. М. Каграманова Ф. В. 1965. Сравнительное морфолого-биологическое исследование представителей семейства Berberidaceae из дикой и культурной флоры Азербайджана. Автореф. канд. дис. Баку. Камелина О. П., Тучина Н. Г. 1982. К эмбриологии малоизученных таксонов. 2. Развитие пыльника и пыльцевого зерна у *Nandina domestica* (Berberidaceae). — Бот. журн., 67, № 11, 1459—1468. Косенко В. Н. 1979. Сравнительно-кариологическое изучение представителей семейства Berberidaceae s. l. — Бот. журн., 64, № 11, 1539—1552. Лозина-Лозинская А. С. 1954. Семейство Барбарисовые — Berberidaceae Torr. et Gray. — В кн.: Деревья и кустарники СССР, т. 3. М.—Л., с. 46—71. Лучник З. И. 1960. Обрезка кустарников. М. Мазуренко М. Т., Хохряков А. П. 1977. Структура и морфогенез кустарников. М. Оганезова Г. Г. 1975. Об эволюции жизненных форм в семействе Berberidaceae s. l. — Бот. журн., 60, № 12, 1665—1675. Оганезова Г. Г. 1977. К методике изучения черешка на примере представителей семейства барбарисовых. — Биол. журн. Армении, 30, № 11, 78—83. Тахтаджян А. Л. 1957. К вопросу о происхождении умеренной флоры Евразии. — Бот. журн., 42, № 11, 1635—1653. Тахтаджян А. Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. М.—Л. Тахтаджян А. Л. 1970. Происхождение и расселение цветковых растений. Л. Тахтаджян А. Л. 1978. Флористические области земли. Л. Тахтаджян А. Л., Косенко В. Н. 1980. Семейство Барбарисовые (Berberidaceae). — В кн.: Жизнь растений, т. 5 (1) М., с. 205—209. Тахтаджян А. Л., Мельник А. П. 1972. Сравнительное анатомическое изучение семенной оболочки *Leontice*, *Gymnospermium*, *Caulophyllum* и близких родов в связи с их систематикой. — Бот. журн., 57, № 10, 1271—1278. Туманян С. А. 1965. Строение черешка у травянистых форм семейства барбарисовых. — Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, 58, 79—85. Хохряков А. П. 1975. Закономерности эволюции растений. Новосибирск. Agardh J. C. 1858. Theoria systematis plantarum. Lund. Baas P., Werker E., Fahn A. 1983. Some ecological trends in vessel characters. — JAWA Bull., 4, N 2—3, 141—159. Ventham G., Hooker J. D. 1862. Berberidaceae. — In: Genera plantarum, 1. London. Braun H. J. 1963. Die Organisation des Stammes von Bäumen und Sträuchern. Stuttgart. Candolle A. P., de. 1921. Regni vegetabilis systems naturale. 2. Parisiis. Chapman M. 1936. Carpel anatomy of the Berberidaceae. — Amer.

J. bot., 23, N 5, 340—348. Eichler A. W. 1875. Blütendiagramme. 1. Leipzig.
Niepko P. 1965. Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae. 2. — Bot. Jahrb. Sys. Pflanzenesch. und Pflanzengeogr., 84, N 4, 427—508. Himmelbauer W. 1913. Die Berberidaceen und ihre Stellung in System. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 89, 1—64. Hutchinson J. 1926. Families of flowering plants. 1. L. Hutchinson J. 1959. The families of flowering plants. 1. Oxford. Janchen E. 1949. Die systematische Gliederung der Ranunculaceae und Berberidaceae. — Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Math.-naturwiss. Kl., 108, N 4, 1—82. Jensen U. 1973. The interpretation of comparative serological results. — In: Bendz G., Santesson T. Chemistry in botanical classification. N. Y.—L., p. 217—226. Kumazawa M. 1938. Systematic and phylogenetic consideration of the Ranunculaceae and Berberidaceae. — Bot. Magaz., Tokyo, 52, N 613, 9—15. Miyaji Y. 1930. Beiträge zur Chromosomenphylogenie der Berberidaceae. — Planta, 11, N 4, 650—659. Nakai T. 1936. Flora sylvatica Koreana, 21 (2) Keijyo, Japan. Ohwi J. 1965. Flora of Japan. Washington. Prantl K. 1891. Berberidaceae. — In: Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien, 3, N 2, 70—77. Thorne R. F. 1976. A phylogenetic classification of the Angiospermae. — Evol. Biol., 9.

Поступила в редакцию
30.05.84

ВЕСТН. МОСК. УН-ТА. СЕР. 16. БИОЛОГИЯ, 1986, № 1

УДК 582.682.581.331.2

Н. Р. Мейер, Г. М. Ильина

ПАЛИНОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ДАННЫЕ К СИСТЕМЕ СЕМЕЙСТВА МАКОВЫХ (PAPAVERACEAE JUSS.)

Семейство Papaveraceae Juss. занимает одно из центральных мест в порядке Papaverales (Engler, 1964) — Rhoadales sensu Wettstein. В связи с большой экономической значимостью семейства, многие представители которого издавна служат сырьем для получения ценных лечебных препаратов или перспективны как лекарственные растения (Morton, 1977), маковые в последние десятилетия вызывают пристальный интерес. Между тем эволюционные взаимоотношения и границы семейства до сих пор окончательно не определены, неясны также объемы и число соподчиненных таксонов внутри семейства и вопрос об их ранге (Тахтаджян, 1966; Fedde, 1936; Ernst, 1961, 1962; Melchior, 1964, Takhtajan, 1980; Cronquist, 1968; Hutchinson, 1969, 1973). Естественно стремление исследователей привлечь возможно более широкий круг признаков для решения этих вопросов, и в частности палиноморфологических.

Пыльцевые зерна маковых изучали многие палиноморфологи. Т. Г. Цатурян (1951) впервые обратила внимание на значение признаков строения пыльцы для систематики этого семейства. Г. Эрдтман (Erdtman, 1952), проанализировав пыльцу 60 видов, принадлежащих к 32 родам маковых, показал гетерогенность семейства. Особого внимания заслуживают работы А. Л. Сагдуллаевой (1952, 1959). На основании изучения морфологии пыльцевых зерен 84 видов семейства, относящихся к 28 родам, автор дала ключ для определения родов и схему возможной эволюции пыльцевых зерен маковых, в которой все разнообразные типы пыльцы, включая *Hurcoit*, выводятся из трехбороздного типа. Перечисленные исследования имеют целью показать изменчивость типов пыльцы в пределах семейства. Сравнительное изучение пыльцевых зерен порядка Rhoadales провели Тарнавский и Митроу (Tarnavski, Mitroiu, 1960).

Следующий этап в изучении пыльцевых зерен маковых связан с развитием техники электронной микроскопии. Здесь следует отметить