

ионов меди и цинка на процесс рассасывания гидрантов позволила зарегистрировать действие этих ионов в концентрациях от 0,2 до 0,01 мг/л (для меди) и от 2 до 0,5 мг/л (для цинка).

Полученные результаты дают возможность начать изучение условий, от которых зависит обнаруженная в эксперименте чувствительность гидроидов к изменениям концентраций ионов в морской воде. Кроме температуры, действие которой, очевидно, может изменять чувствительность гидроидов к другим факторам внешней среды, регистрируемый порог чувствительности зависит от времени наблюдения. Причина здесь может быть не только в том, что процесс изменяется медленно или же наступает адаптация. Возможность регистрации эффекта зависит от протекания изучаемого процесса в контрольных условиях. В нашей работе особенно отчетливо это заметно на примере *O. geniculata*, у которых в контроле через 50—56 ч практически все гидранты рассасываются, поэтому в данный момент внешнее воздействие не проявляется. Отсюда следует, что определение оптимального времени наблюдения важно для установления истинного порога чувствительности изучаемого процесса жизнедеятельности к внешнему воздействию.

#### Литература

1. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. школа, 1980.
2. Crowell S. The regression-replacement cycle of hydranthes of *Obelia* and *Campanularia*. — *Physiol. Zool.*, 1953, v. 26, № 4, p. 319.
3. Karbe L. Marine Hydroiden als Testorganismen zur Prüfung der Toxizität von Abwasserstoffen. Die Wirkung von Schwermetallen auf Kolonien von *Ercne viridula*. — *Mar. Biol.*, 1972, Bd. 12, № 4, S. 316.
4. Stebbing A. R. D. The effects of low metal levels on a colonial hydroid. — *Journ. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 1976, v. 56, p. 977.
5. Stebbing A. R. D. Hormesis-stimulation of colony growth in *Campanularia flexuosa* (Hydrozoa) by copper, cadmium and other toxicants. — In: *Aquatic Toxicology* (Elsevier) North-Holland Biomed. Press, 1981, v. 1, p. 277.

Рекомендована кафедрой зоологии беспозвоночных Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова и Институтом химической физики АН АССР. Поступила 27 июня 1985 г.

УДК 581.143.24:581.144.3:582.669

БОТАНИКА

### ПОНЯТИЕ ПЕРИЦИКЛА В СВЯЗИ С ВЫЯСНЕНИЕМ ПРИРОДЫ ЭКСТРАКСИЛЯРНЫХ ВОЛОКОН В СТЕБЛЯХ ГВОЗДИЧНЫХ

Л. И. Лотова, А. А. Котов

В отечественной и зарубежной литературе термины «перцикл» и «перикамбий» часто употребляют как синонимы, хотя семантически это неверно. Первый из терминов отражает топографические, второй — гистологические особенности одних и тех же слоев клеток стебля и корня. Данные гистогенетических исследований стеблей гвоздичных позволяют считать перикамбий гомологом прокамбия. Обе меристемы возникают вследствие начальной дифференциации центрального цилиндра. В дальнейшем прокамбий образует проводящие ткани, а перикамбий — паренхиму и склеренхиму, составляющие перцикл.

The terms «pericycle» and «pericambium» are used in home and foreign literature as synonyms though it is incorrectly semantically. The former reflects the topographic peculiarities, the latter—the histological features of the same layers of stem and root cells. The data on histogenetic investigations of Caryophyllaceae stems permit to consider the pericambium to be a homologue of procambium. Both meristems appear in consequence of initial differentiation of the future stele. Subsequently the procambium forms the conducting tissues, and the pericambium forms the parenchyma and sclerenchyma which make up the pericycle.

Соблюдение точной терминологии — одно из важнейших условий, способствующих успешному развитию любой науки. Однако далеко не всегда его выдерживают. Примером таких терминов, широко распространенных в анатомии растений и имеющих разные толкования, может служить термин «перикамбий».

На наличие в корнях покрытосеменных и голосеменных растений слоя тонкостенных клеток, расположенного под эндодермой, обратили внимание еще в середине XIX в. Этот слой, образующий зачатки боковых корней, а при вторичном утолщении — феллоген и межпучковый камбий, был назван перикамбием. Авторами термина считают [11] Нэгели и Лейтгеба.

Позднее Ван Тигем и Доло (цит. по [18]), развивая стелярную теорию и желая унифицировать топографическое расчленение стебля и корня, предложили термин «перикамбий» для обозначения промежуточного слоя между проводящими тканями и первичной корой. «Центральный цилиндр <...> одет с поверхности слоем клеток с тонкими неопробковевшими стенками и без складок. Клеточки эти чередуются с клеточками эндодермы, с которыми они тесно соединены; слой этот называется перикамбием (перикамбием)» ([4], с. 99). Такое же определение Ван Тигем дает и перикамбию стебля (4), с. 198). Как явствует из приведенного отрывка, термины «перикамбий» и «перикамбий» автор употребляет в качестве синонимов, хотя между ними имеются семантические различия.

Термин «перикамбий» отражает функциональную особенность этого слоя клеток — его меристематичность. Но эта функция присуща только корням голосеменных и цветковых растений. У сосудистых криптогамных наружный слой центрального цилиндра корня не образует зачатков корней [18] и не участвует во вторичном утолщении. По отношению к этим растениям термин «перикамбий» более уместен. Совершенно очевидно, что «перикамбий» (от греч. *perikukloō* — окружаю) термин топографический. Это «область основной первичной ткани осевого цилиндра, расположенная снаружки от воображаемой внешней касательной к проводящим пучкам либо к кольцу из проводящих тканей. <...> Перикамбий состоит из одного или нескольких слоев клеток только паренхимных или, чаще, также склеренхимных» ([14], с. 260). Такое определение перикамбия, хотя и несколько громоздко, отражает обе его особенности: наружное расположение в центральном цилиндре и гистологический состав, который может быть неодинаков в корнях и стеблях разных растений.

Определения перикамбия как ткани нефлоэзного происхождения, своеобразной образовательной ткани, периферической части паренхимы центрального цилиндра корня, непроводящей меристематической ткани [12, 17, 20] и т. п. нельзя считать удачными, так как во всех названных случаях топографический термин заменен гистологическими, не охватывающими, однако, все разнообразие строения перикамбия. В. Г. Александров [1], считавший, что перикамбий представляет собой наружный слой прокамбия, применял этот термин и к механической обкладке проводящих пучков листа, с чем трудно согласиться, так как типичные листья не имеют стелярной организации. Кстати, наружный слой стебля корня В. Г. Александров называл не перикамбием, а перикамбием.

Термин «перикамбий» был введен для обозначения зоны, генетически не связанной с флоэмой, но позднее к перикамбию стали относить и самую наружную часть проводящего аппарата. Ф. Н. Крашенинников [11] писал, что иногда «он развивается в многоклеточную механическую ткань, одевающую снаружи сосудистый пучок. Стенки этих механических волокон то древеснеют, то остаются из чистой клетчатки, как, например, у льна, конопли, где их называют лубяными волокнами <...> Внешние слои перикамбия могут состоять из типичных механи-



ческих элементов, т. е. стероид, расположенных то сплошным слоем, то отдельными пучками, а внутренние слои перицикла могут быть образованы мякотью. У многих двудольных мы находим в коре на некоторой глубине целое механическое кольцо (барбарис, тыква, кирказон и др.); оно принадлежит к перициклу» (с. 344). И. П. Бородин [3] считал перицикловыми также толстостенные волокна, возникающие у березы в первый год жизни побега. В примечании к рассуждению о перицикле он писал, что это учение нельзя считать прочно установленным. Если эндодерма не выражена, граница между первичной корой и центральным цилиндром оказывается условной и перицикловые волокна не всегда отличимы от типичных лубяных волокон. Таким образом, отсутствие эндодермы приводит к гистологическому слиянию перицикла с первичной корой [8, 11, 19, 24]. В этом случае под перициклом часто понимают совокупность волокон первичной флоэмы [8].

Дальнейшие исследования [16, 23, 26] подтвердили флоэмную природу склеренхимных волокон у многих растений.

Полученные результаты послужили причиной скептического отношения некоторых авторов к перициклу или отрицанию его существования. Так, по мнению А. А. Яценко-Хмелевского [19], «в стеблях высших теломофитов перицикл обычно отсутствует, хотя некоторые анатомы рассматривают волокна, образующиеся на периферии флоэмы, как возникшие из перицикла (перицикловые волокна). В большинстве случаев, однако, эти волокна имеют флоэмное происхождение» (с. 239). А. Имс [7] считал, что перицикл характерен для сосудистых споровых и для корней семенных растений. В стеблях покрытосеменных перицикл, как и эндодерма, находится в процессе угасания и исчезновения. Неопределенность понятия «перицикл» отмечает и Н. С. Воронин [6]. Анализируя строение стеблей покрытосеменных, он [5] вообще избегает говорить о перицикле, так как «природа склеренхимы, возникающей между первичной корой стебля и проводящими элементами флоэмы, остается не вполне ясной. Ранее считали, что она входит в состав перицикла, однако потом было показано, что по крайней мере во многих случаях волокна возникают в первичной флоэме» (с. 237).

Б. Каусман [34] приводит солидный список семейств, в стеблях представителей которых развиваются волокна первичной флоэмы: *Linales*, *Moraceae*, *Tiliaceae*, *Vitaceae*, *Solanaceae*, *Onagraceae*, *Menispermaceae*, *Malvaceae*, *Magnoliaceae*, *Cruciferae* (*Brassicaceae*), *Labiatae* (*Lamiaceae*), *Arcynoseae*, *Leguminosae* (*Fabaceae*), *Lythraceae*, *Hippocastanaceae*, *Asclepiadaceae*, *Boraginaceae*, *Chenopodiaceae*, *Compositae* (*Asteraceae*). Мнения разных авторов о происхождении этих волокон не всегда совпадают. В частности, волокна в стеблях *Vicia faba* (*Faba vulgaris*, *Fabaceae*) А. Реш [37] классифицирует не как флоэмные, а как перицикловые. По его наблюдениям, они дифференцируются из наружных клеток прокамбия, но непосредственной связи с флоэмой не имеют, так как их инициали отделены от инициалей протофлоэмы слоем клеток, который он называет перикамбием. К перициклу относят волокна склеренхимы, расположенные кольцом вокруг проводящих тканей у представителей семейств *Caryophyllaceae*, *Saxifragaceae*, *Aristolochiaceae*, *Cucurbitaceae*, *Geraniaceae* [14, 23, 34, 35, 37, 38]. Однако у *Pelargonium* (*Geraniaceae*) они, по-видимому, возникают из той же меристемы, что и первичная флоэма, т. е. из прокамбия [18].

Принимая во внимание отсутствие в литературе ясности о природе волокон, расположенных в наружной зоне центрального цилиндра стеблей некоторых цветковых, и признавая необходимость унификации схемы описания осевых органов семенных растений, К. Эсау [18] предлагает называть волокна, окружающие проводящие ткани, периваскулярными, противопоставляя их кортикальным и флоэмным (лубяным) волокнам. Следовательно, к периваскулярным она относит все волокна, происхождение которых неизвестно. Ее предложение не только не вно-

сит ясности в обсуждаемый вопрос, но, наоборот, уводит от его решения, так как исключает возможность применения термина «перицикл» по крайней мере к стеблям двудольных.

А как называть волокна склеренхимы, примыкающие к первичной коре в стеблях однодольных, например *Asparagus*, *Polygonatum*, *Tradescantia*? В том, что эти волокна не периваскулярные, сомневаться не приходится. У однодольных пучки васкулярных тканей нередко встречаются и снаружи от склеренхимного кольца (так называемые кортикальные проводящие пучки), и внутри него. В учебных руководствах по анатомии растений [2, 14] это склеренхимное кольцо, как правило, принимают за перицикл.

«Было бы желательно, — пишет К. Эсау [18], — все экстраксилярные волокна относить к тем тканевым системам, с которыми они связаны по своему происхождению, но такого типа классификация требует проведения онтогенетических исследований, а также соответствующей переоценки взглядов на природу перицикла» (с. 187). С этим нельзя не согласиться.

Для правильной интерпретации природы периваскулярных волокон необходимо подробно изучить гистогенез побега, начиная от конуса нарастания. Это даст возможность определить, закладывается ли прокамбий по всей толще так называемого меристематического кольца, отделяющего будущую первичную кору от сердцевины, или наружные его слои не участвуют в образовании прокамбия. В первом случае инициали волокон будут дифференцироваться из наружных клеток прокамбия, во втором — из наружных слоев клеток меристематического кольца, которое в отечественной литературе называют образовательным [9]. Его считают непосредственным продолжением апикальной меристемы, т. е. остаточной меристемой [30, 31, 33]. Исследователи отмечают [28], что меристематическое кольцо более или менее четко выражено только после обособления примордиальной эндодермы; до этого остаточная меристема сходна с основной меристемой, образующей в дальнейшем паренхиму первичной коры.

Одним из критериев различия между будущими топографическими зонами — первичной корой и центральным цилиндром — считают разные соотношения длины и ширины клеток [37], но на ранних этапах развития стебля этот критерий не дает положительных результатов, так как переход между зонами постепенный. В связи с этим неясно, какую стадию гистогенеза стебля следует выбрать в качестве «точки отсчета» для выяснения природы экстраксилярных волокон: после дифференциации эндодермы и прокамбия или раньше, и как на ранних этапах развития анатомической структуры стебля отличить дифференцирующиеся клетки прокамбия от клеток образовательного кольца. Ответ на эти вопросы, по-видимому, может дать только анализ поведения клеток разных слоев конуса нарастания.

В литературе есть публикации о подобных исследованиях [22, 28, 32], сделаны попытки идентифицировать инициали прокамбия листовых следов непосредственно в апикальной зоне побега, но предложенные концепции не согласуются с обоснованными взглядами ботаников [27], считающих, что сосудистые и несосудистые ткани центрального цилиндра не очень сильно различаются по происхождению.

О гистогенезе стеблей гвоздичных в литературе имеются скудные сведения [10], не позволяющие точно определить природу экстраксилярных волокон, расположенных вокруг проводящих тканей. Как уже было отмечено, большинство ботаников а priori относят их к перициклу, но чтобы доказать правильность их суждения, мы попытались выяснить характер онтогенетической связи волокон с остаточной меристемой побега.



### Материал и методика исследования

Объектами изучения служили верхушки вегетативных побегов трех представителей семейства Caryophyllaceae: мыльнянки лекарственной (*Saponaria officinalis* L.), ясколки дернистой (*Cerastium holosteoides* Fries.) и дивалы однолетней (*Scleranthus annuus* L.).

Исследования проводили на материале, фиксированном в фиксаторе Чемберлена [13] и заключенном в парафин по методике Болла [21]. Срезы окрашивали гематоксилином по Деляфилдзу [13] и после обезвоживания заключали в канадский бальзам.

Так как на поперечных срезах самых молодых частей побега четко разграничить топографические зоны стебля трудно, мы отдали предпочтение анализу продольных радиальных срезов толщиной 5—7 мкм. Кроме конусов нарастания эти срезы имели несколько зачатков листьев и междоузлий на разных стадиях развития. Это позволило установить связь между наружными слоями апекса и возникшими из них анатомическими структурами.

Форма апексов у исследованных видов в период заложения листового примордия варьирует от куполообразной (мыльнянка) до ширококонусовидной (дивала). После образования заметного листового бугорка и роста его наружной части между примордием и апексом возникает листовая складка. Под нею в трансверсальной плоскости примордия появляются «плечики», представляющие собой результат разрастания краевой меристемы листа, распространяющегося на осевую часть побега — инкорпорация меристемы [29]. Эти инкорпорации находятся на границе между двумя междоузлиями. В листовом зачатке формируется прокамбий листового следа. Часть его до вхождения в узел мы называем листовой, а вошедшую в узел и проходящую расположенное ниже междоузлие — стеблевой.

Так как по поведению дериватов разных слоев конуса нарастания исследованные виды различались незначительно, в работе мы подробно разберем только особенности гистогенеза стебля мыльнянки.

### Результаты исследования и их обсуждение

В апексе мыльнянки хорошо выражены самый наружный слой дерматоген (слой I) и подстилающий его субдерматоген (слой II). Четкой границы между туникой и корпусом нет.

Заложение листового бугорка начинается с периклиналильных делений нескольких клеток субдерматогена и обособления крупной субапикальной клетки будущей меристемы примордия (рис. 1, А). Почти одновременно периклиналильно делятся клетки III, а в узле нижней пары листовых зачатков — IV слоев конуса нарастания. Субапикальная клетка образует группу клеток, формирующих бугорок (рис. 1, Б), остальные производные II слоя дают начало меристематической первичной коре; из дериватов III слоя базипетально развивается тяж, толщина которого увеличивается за счет делений его клеток, происходящих в разных направлениях. По мере роста листового бугорка клетки этого тяжа постепенно вытягиваются, превращаясь в клетки прокамбия листовой части листового следа, а наружные — в инициали склеренхимы, армирующей будущий проводящий пучок (рис. 1, Д). В области узла нижней пары листьев производные IV слоя конуса нарастания, примыкающие к формирующемуся тяжу с внутренней стороны, вытягиваются и изменяют ориентацию, так что их длинные оси становятся параллельными продольной оси побега (см. рис. 1, А). В верхней части данного узла (в зоне инкорпорации) эти клетки делятся, их производные располагаются сначала отдельными дуговидно изогнутыми группами, затем они соединяются в общую группу (рис. 1, Г).

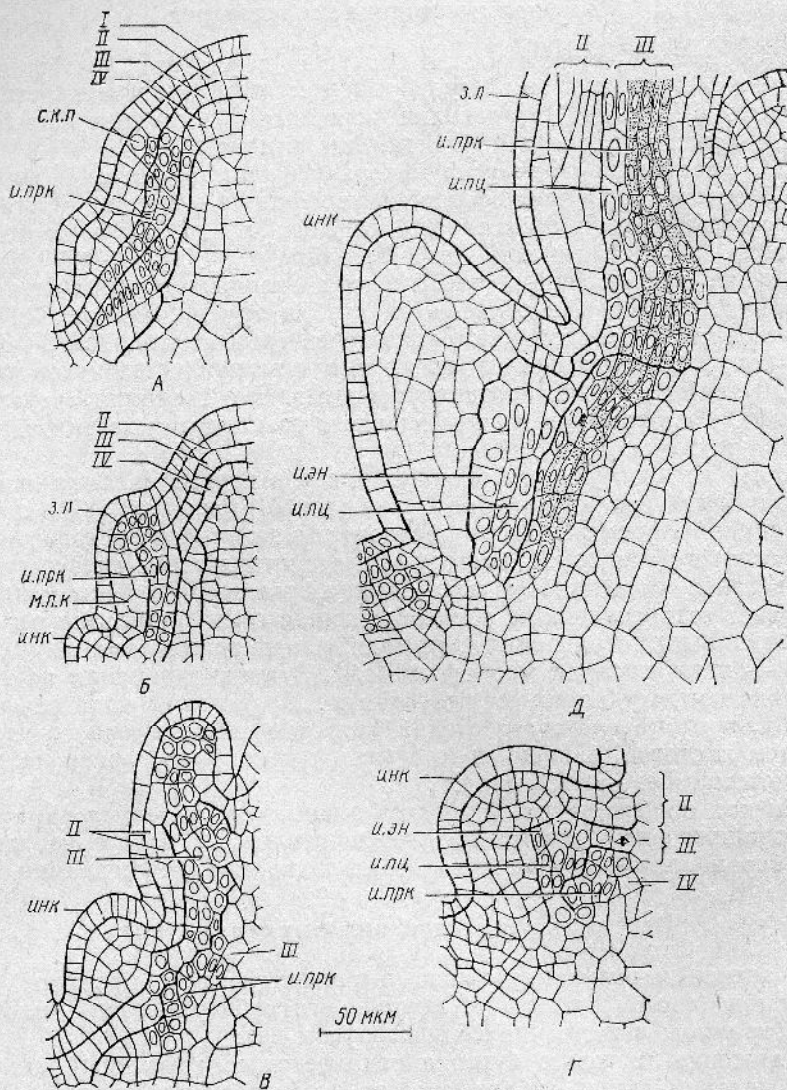


Рис. 1. Развитие анатомических структур в верхушке побега мыльнянки.

А — Д — последовательные стадии развития:

з. л. — зачаток листа, и.нк — инкорпорация меристемы, и. прк — инициалы прокамбия, и. лц — инициалы перицикла, и. эн — инициалы эндодермы, м. л. к — меристематическая первичная кора, с. к. п. — субапикальная клетка листового примордия. Римскими цифрами обозначены слои конуса нарастания и их производные

Под узлом меристематическая кора разрастается вследствие делений клеток, происходящих в разных направлениях. Дериваты III слоя сначала имеют более или менее однородное строение, впоследствии они дифференцируются на два типа клеток: наружные — крупные, вакуолизованные, и внутренние — более узкопросветные, вытянутые в длину (см. рис. 1, Д). Примыкающие к ним клетки, происходящие из IV слоя конуса нарастания, обычно тоже вытянуты в длину, некоторые из них претерпевают продольные деления. По внешнему виду они сходны с внутренними производными III слоя апекса. Еще ниже различия между клетками становятся более четкими. Наружные широкопросветные клетки, возникающие из III слоя, дают начало будущей эндодерме (см. рис. 1, Д, в области инкорпорации). Ее клетки делятся главным

образом антиклинально и приобретают квадратные и прямоугольные очертания. Удлиненные клетки, расположенные с внутренней стороны от эндодермы, делятся периклинально, их производные сильно вытягиваются в длину, приобретая прозенхимную форму. Внутренние клетки, происходящие из IV слоя апекса, превращаются в прокамбий, а наружные (той же генерации клеток) еще продолжают делиться. Таким образом, у мыльнянки основная часть первичной коры формируется из дериватов субдерматогена, большая часть эндодермы — из производных II слоя клеток апекса, как и прокамбий листовой части листового следа, а прокамбий стебля развивается из IV слоя. Схема гистогенеза стебля мыльнянки показана на рисунке 2.

У ясколки дериватами III слоя апекса оказываются не только эндодерма, но и примыкающая к ней часть первичной коры. У дивалы в образовании прокамбия участвуют производные не IV, а III слоя апекса, эндодерма — типичного корового происхождения. Эти различия между видами не очень существенны. Общее между ними то, что между эндодермой и стеблевым прокамбием на ранней стадии развития побега имеется слой клеток [производных одного (дивала) или двух слоев конуса нарастания], некоторое время сохраняющих способность к делениям. К этому слою вполне применим термин «перикамбий» в его изначальном значении, хотя его и считают устаревшим [15]. Наружные прозенхимные клетки этого слоя у мыльнянки и дивалы становятся инициалами будущих периваскулярных волокон, внутренние — инициалами подстилающих их паренхимных клеток. У ясколки дифференциация инициалей в типичные волокна с толстыми одревесневшими оболочками наблюдается только в репродуктивных частях побега. В период его вегетативного роста клетки остаются неодревесневшими.

Заслуживает внимания тот факт, что у мыльнянки и ясколки клетки эндодермы, если не все, то значительная их часть, формируются не из дериватов субдерматогена, дающего начало будущей первичной коре, а обнаруживают родство с клетками центрального цилиндра. В связи с этим возможность отнесения эндодермы к центральному цилиндру, как в некоторых руководствах [8, 24], не лишено основания, тем более что встречающиеся в стеблях некоторых хвощей и соленостелеческих корневищах папоротников внутренние эндодермы всегда рассматриваются как стеллярные структуры.

Если эндодерма, которую обычно относят к первичной коре, и инициали периваскулярных волокон дифференцируются из производных одного слоя клеток конуса нарастания, то условность разделения стебля на две топографические зоны вполне очевидна. Следовательно, условно и выделение в центральном цилиндре области перикамбия, который может быть неоднородным гистологически, а у разных растений может иметь и разное происхождение [6, 36, 37]. Так, у гвоздичных его клетки имеют общие инициали с прокамбием (волокна листовой части листового следа, периваскулярная паренхима центрального цилиндра) и с клетками эндодермы. Однако иметь общие инициали с прокамбием и быть производными прокамбия — не одно и то же. Поэто-

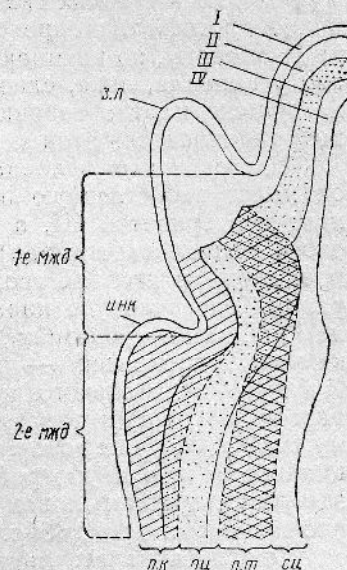


Рис. 2. Схема гистогенеза стебля мыльнянки:

з, л — зачаток листа, инк — инкорпорация меристемы, межд — междугозлие, л.к — первичная кора, п.к — перикамбий, п.т — проводящие ткани, с.ц — сердцевина. Римскими цифрами обозначены слои конуса нарастания



му волокна в стеблях гвоздичных нельзя считать протофлоэмными. Волокна протофлоэмы происходят из того же прокамбия, что и ситовидные элементы, но начинают дифференцироваться после их облитерации, как у конопли, льна, сливы и других растений [25, 26, 34]. Эти волокна обычно плотно соприкасаются с остальной частью флоэмы, имеющей типичное для этой ткани строение.

У гвоздичных волокна дифференцируются из перикамбия. То, что он имеет двойственную природу (часть, образующая волокна, возникает из дериватов III, а часть, развивающаяся в паренхиму, — из IV слоев конуса нарастания), существенного значения не имеет. Ведь и прокамбий в стеблях гвоздичных дифференцируется из производных разных слоев конуса нарастания, а у дивалы практически весь перикамбий, как и прокамбий, происходит из III слоя клеток апекса. Перикамбий и прокамбий — результат гистологической дифференциации будущего центрального цилиндра, это две гомологичные меристемы, первая из которых образует перицикл, а вторая — проводящую систему стебля. Мы уже говорили, что термин «перикамбий» как часть «инициального» пучка употреблял А. Реш [37], исследовавший природу экстраклярных волокон в стеблях *Faba vulgaris*, но он считал их производными прокамбия.

Опираясь на результаты наших исследований и данные литературы, мы полагаем, что под перициклом следует понимать наружную зону центрального цилиндра, гистологически отличную от дифференцированных первичной коры и первичной флоэмы. В молодых корнях семечных растений он представлен образовательной тканью — перикамбием, клетки которого после утраты ими меристематической активности могут дифференцироваться в другие ткани; перицикл стебля — тоже производное перикамбия, обычно рано теряющего меристематическую активность и дифференцирующегося в паренхиму и склеренхиму или одну из этих тканей. Перицикл гвоздичных сохраняет меристематическую способность продолжительное время; в стареющих стеблях в паренхимной зоне перицикла закладывается феллоген и формируется перидерма. Подтвердить или опровергнуть предложенную концепцию перицикла можно только детальными гистогенетическими исследованиями осевых органов других растений, в том числе однодольных. Так как в перицикле этих растений нередко образуются проводящие пучки, можно предполагать, что склеренхима перицикла и прокамбий у однодольных, как и у двудольных, имеют общие инициалы, но иной характер расположения.

#### Литература

1. Александров В. Г. *Анатомия растений*. М.: Высш. школа, 1966.
2. Барыкина Р. П., Кострикова Л. Ш., Кочемарова И. П., Лотова Л. И., Трапковский Д. А., Чистякова О. Н. *Практикум по анатомии растений*. Под ред. Д. А. Трапковского. М.: Высш. школа, 1979.
3. Бородин И. П. *Курс анатомии растений*. М.—Л.: Сельхозгиз, 1938.
4. Ван Тигем Р. *Общая ботаника*. М., 1901.
5. Васильев А. Е., Воронин Н. С., Еленевский А. Г., Серебрякова Т. И. *Ботаника. Анатомия и морфология растений*. М.: Просвещение, 1978.
6. Воронин Н. С. Эволюция первичных структур в корнях растений. — Уч. зап. Калужск. пед. ин-та, 1964, вып. 13, с. 3.
7. Имс А. Дж. *Морфология цветковых растений*. М.: Мир, 1964.
8. Имс А. Дж. и Мак-Даниэльс Л. Г. *Введение в анатомию растений*. М.—Л., 1935.
9. Кондратьева-Мельвиль Е. А. О строении проводящей системы стебля травянистых двудольных. — Ботан. журн., 1956, т. 41, № 9, с. 1273.
10. Кондратьева-Мельвиль Е. А. Развитие структуры куколя *Agrostemma githago* L. в онтогенезе. II. Ювенильное и взрослое растение. — Вестн. ЛГУ Сер. биол., 1971, № 3, с. 45.
11. Крашенинников Ф. Н. *Лекции по анатомии растений*. М.—Л., 1937.
12. Курсанов Л. И., Комарицкий Н. А., Раздорский В. Ф., Урапов А. А. *Ботаника. Анатомия и морфология растений*. М.: Просвещение, 1966.
13. Прозина М. Н. *Ботаническая микротехника*. М.: Высш. школа, 1960.



14. Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М.: Сов. наука, 1949.
15. Словарь ботанических терминов. /Под ред. И. А. Дудки. Киев, 1984.
16. Сокало Г. А. Перидикл и природа первичных лубяных волокон в стебле льна. — В сб.: Биологическая наука в университетах Украины за 50 лет. Харьков, 1968, с. 147.
17. Эсау К. Анатомия семенных растений. М.: Мир, 1980, т. 2.
18. Эсау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969.
19. Яценко-Хмелевский А. А. Краткий курс анатомии растений. М.: Высш. школа, 1961.
20. Попов К. И., Попова Р. Р. Анатомия на растенията. София, 1964.
21. Ball E. Microtechnic for the shoot apex. — Amer. Journ. Bot., 1941, v. 28, № 3, p. 233.
22. Bartels F. Zur Entwicklung der Keimpflanze von *Epilobium hirsutum*. II. Die im Vegetationspunkt während eines Plastochrons Zellteilungen. — Flora, 1960, Bd. 149, H. 2, S. 279.
23. Blyth A. Origin of primary extraxylary stem fibres in dicotyledons. — Calif. Univ. Publ. Bot., 1958, v. 30, № 2, p. 145.
24. Eames A. J., MacDaniels L. H. Introduction to Plant Anatomy. 2-d Ed. N. Y., 1947.
25. Esau K. Development and structure of the phloem tissue. — Bot. Rev., 1939, v. 5, № 7, p. 373.
26. Esau K. Vascular differentiation in the vegetative shoot in *Linum*. III. The origin of the bast fibres. — Amer. Journ. Bot., 1943, v. 30, № 5, p. 579.
27. Esau K. Vascular Differentiation in Plants. N. Y., 1965.
28. Guttenberg H., von. Lehrbuch der allgemeinen Botanik. 4. Aufl. Berlin, 1955.
29. Hagemann W. Studien zur Entwicklungsgeschichte der Angiospermenblätter. — Bot. Jahrb., 1970, Bd. 30, H. 3, S. 297.
30. Helm J. Untersuchungen über die Differenzierung der Sproßscheidenmeristeme von Dikotylen unter besonderer Berücksichtigung des Prokambiums. — Planta, 1931, Bd. 15, H. 1—2, S. 105.
31. Helm J. Primäres Meristem oder Prodesmogen? Kritisches zur Terminologie dieser Begriffe. — Planta, 1937, Bd. 26, H. 4, S. 523.
32. Kalbe L. Histogenetische Untersuchungen an Sprossvegetationspunkten dicotyler Holzpflanzen. — Flora, 1962, Bd. 152, H. 2, S. 279.
33. Kaplan R. Über die Bildung der Stele aus dem Urmeristem von Pteridophyten und Spermatophyten. — Planta, 1937, Bd. 27, H. 2, S. 224.
34. Kaussmann B. Pflanzenanatomie unter besonderer Berücksichtigung der Kultur und Nutzpflanzen. Jena, 1963.
35. Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford, 1950, v. 1.
36. Ogura H. Anatomie der Vegetationsorganen der Pteridophyten. — Handbuch der Pflanzenanatomie, 1938, Bd. 7, T. 36.
37. Resch A. Über Leptombündel und isolierte Siebröhren sowie deren Korrelationen zu den übrigen Leitungsbahnen in der Sprossachse. — Planta, 1959, Bd. 52, H. 5, S. 467.
38. Solereder H. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899.

*Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 22 октября 1985 г.*

УДК 582.739:581.3

**БОТАНИКА**

## ЭМБРИОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ УЛЕКСА ЕВРОПЕЙСКОГО (*ULEX EUROPAEUS* L.)

М. М. Чубирко

Улекс европейский происходит из северо-западной Европы. В Закарпатье завезен в XIX в. Цветет в октябре — ноябре; семена не образует. Размножается вегетативно. Пыльники четырехгнездные; стенка сформированного пыльника четырехслойная, развивается по типу двудольных. Формирующиеся пыльцевые зерна дегенерируют. В завязях развивается по 5—7 дупокровных крассиуцеллятных кампилотропных семязачатков. Зародышевые мешки нормального типа. После цветения цветки осыпаются. Обнаружен случай образования зародыша, позволяющий предполагать, что у этого вида возможен апомиксис.

*Ulex europaeus* L. (Fabaceae) comes from south-west Europe. In XIX century it was imported into Transcarpathian region. It flowers in October-No-