

УДК 581.4 : 582.952.8

© Р. П. Барыкина

СВОЕОБРАЗИЕ ОНТО-, ОРГАНО- И ГИСТОГЕНЕЗА *STREPTOCARPUS GLANDULOSISSIMUS* (GESNERIACEAE) В СВЯЗИ С АТИПИЧНЫМ СТРОЕНИЕМ ЗАРОДЫША И АНИЗОКОТИЛИЕЙ**R. P. BARYKINA. PECULIARITIES OF ONTO-, ORGANO- AND HISTOGENESIS IN *STREPTOCARPUS GLANDULOSISSIMUS* (GESNERIACEAE) IN THE CONTEXT WITH ATYPICAL EMBRYO STRUCTURE AND ANISOCOTYLY**

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова
119992 Москва, Воробьевы горы, биологический факультет, кафедра высших растений
факс 8(495) 939-18-27
E-mail: barykina28@mail.ru
Поступила 26.04.2011

Изучение онтогенеза *Streptocarpus glandulosissimus* показало отсутствие у зародыша как побеговой, так и корневой апикальной меристемы. Это компенсируется развитием основных вегетативных органов исключительно из адвентивных меристем. Базой для них являются черешки семядолей и гипокотиль. Доминирование в росте и развитии макросемядоли индуцирует раннее заложение в ее основании меристематических очагов адвентивных почек, из них первая образует удлинненный олиственный побег, берущий на себя функцию главного. Способность к формированию побеговых зачатков присуща и отстающей в росте второй семядоле, но она редко реализуется. Роль главного корня проростка выполняет базальная зона гипокотыля. Первый корень имеет эндогенное гипокотиллярное происхождение. О его адвентивности также свидетельствует наличие на кончике, как и у других придаточных и боковых корней, корневого кармашка. Для установления причины редукции апикальных меристем у анизокотильных зародышей *Streptocarpus* необходимо дальнейшие комплексные исследования.

Ключевые слова: *Gesneriaceae*, *Streptocarpus*, онтогенез, органогенез, гистогенез, адвентивные меристемы, анизокотылия.

Род *Streptocarpus* Lindl., относящийся к подсем. *Cytrandroideae* сем. *Gesneriaceae*, включает в себя, согласно Л. И. Ивановой (1981), около 140 видов, обитающих в основном в горах Экваториальной и Южной Африки, на Мадагаскаре и Коморских островах, а также в Таиланде и Бирме. Другие ботаники сокращают объем рода до 120 видов, принимая его в качестве эндемичного для тропической и Южной Африки (Meerberley, 1987). Это однолетние или многолетние, иногда монокарпические травы, полукустарники, эпифиты. Многие представители отличаются своеобразными особенностями роста и развития. Большой интерес представляет явление анизокотылии.

В качестве одного из ярчайших примеров, иллюстрирующих структурно-функциональную анизокотылию при одновременной редукции почки зародыша, обычно приводят *Streptocarpus wendlandii* Hort. Dammann, последовательные стадии онтогенетического развития которого были исследованы и описаны J. Velenovský (1907). Согласно автору, проросток *S. wendlandii* в начале не отличается от обычных проростков покрытосеменных, имеет две семядоли, длинный гипокотиль и главный корень, обильно покрытый корневыми волосками. Между семядолями

едва заметен меристематический бугорок. В процессе дальнейшего развития одна из семядолей начинает значительно увеличиваться в размерах, при этом ее удлиняющийся черешок располагается вертикально, образуя с гипокотилем как бы единый отрезок оси. Вторая же неразрастающаяся семядоля сохраняет горизонтальное положение и быстро отмирает. Меристематический бугорок исчезает, не получив дальнейшего развития. Тем временем крупная семядоля продолжает разрастаться, особенно в основании, приобретая вид зеленого листа. Это единственный ассимилирующий лист растения. Когда последнее готово перейти к цветению (на втором году жизни), в основании макросемядоли из закладывающихся здесь экзогенно 2—4 сериальных почек вырастают безлистные прямые цветоносы, несущие цимозные соцветия.

Приведенное нами столь подробное описание проростка *S. wendlandii* важно для сопоставления особенностей морфогенетических процессов на ранних стадиях онтогенеза у других представителей рода *Streptocarpus*, обладающих анизокотилией, и установления в пределах его путей структурной эволюции.

Уникальность явления анизокотилии, широко распространенного у геснериевых, привлекает пристальное внимание специалистов разного профиля. Так, в частности, формирование макросемядоли у проростка *S. wendlandii* исследовано с позиций гормональной регуляции (Nishii et al., 2004), при этом установлено, что ее разрастание достигается за счет интенсивного новообразования клеток в базальном участке и стимулируется повышенным локальным содержанием цитокинина. Своеобразие биохимических особенностей разных зон листовидной семядоли *S. wendlandii* отмечал в свое время Н. П. Кренке (1928). Гормональной регуляции морфогенеза в роде *Streptocarpus* посвящена работа J. Rosenblum и D. Basile (1984). Сходную с *S. wendlandii* картину прорастания семян и необычный морфологический облик растения до перехода к репродукции можно наблюдать и у многих других видов рода (Hill, 1938; Jong, Kwiton, Burt, 1975; Noël, Van Stagen, 1975, и др.). При этом возможно развитие 3 типов биоморф: однолистные бесстебельные (отсутствует вегетативный побег, лист представлен одной из двух семядолей) — *S. wendlandii*, *S. polyanthus* Hook.; розеточные — *S. roseoalbus* Weigend & T. J. Edwards, *S. montanus* Oliv.; длиннопобеговые с накрест супротивными листьями — *S. caulescens* Vatke, *S. glandulosissimus*. Морфологические вариации в архитектуре перечисленных биоморф, их эволюционные взаимоотношения с привлечением результатов цитогенетического анализа и молекулярной филогенетики подробно изложены в статье М. Möller и Q. Cronk (2001). Вместе с тем имеющиеся в литературе сведения о закономерностях онто- и морфогенеза касаются в основном представителей, обладающих жизненной формой двух первых из перечисленных типов (Hiescher, 1879; Jong, Burt, 1975, и др.). Относительно слабо освещенными остаются морфогенетические процессы при становлении в онтогенезе длиннопобеговых биоморф, что и побудило нас провести детальное исследование на макро- и микроскопическом уровне *S. glandulosissimus* Engl. (и частично *S. prolixus* C. B. Clarke) (подрод *Streptocarpella*) с целью получения дополнительной информации об этой уникальной группе тропических двудольных растений.

Материал и методика

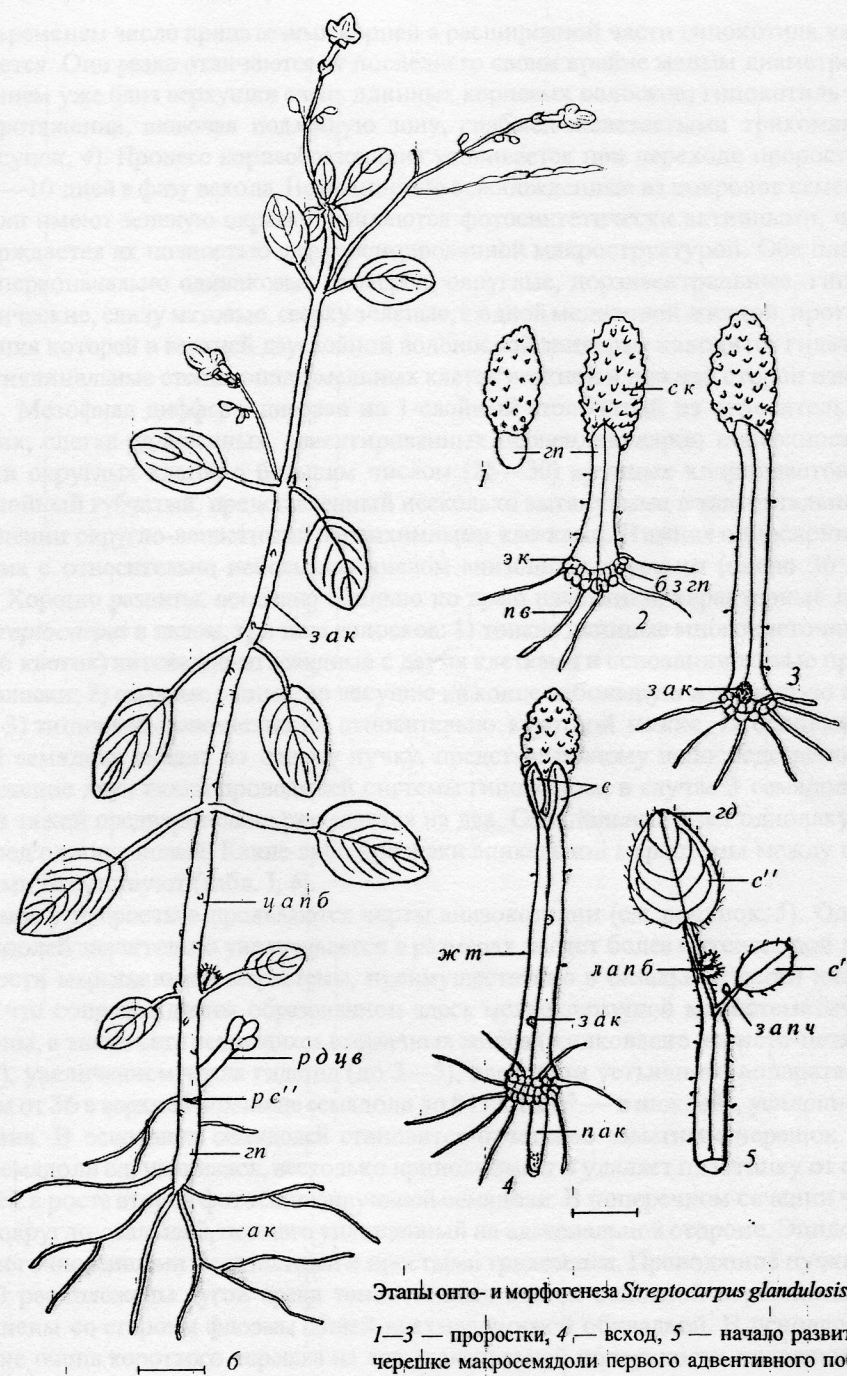
Работа выполнена на материале оранжерейной коллекции Главного Ботанического сада им. Н. В. Цицина (ГБС) РАН и экземплярах, выращенных автором из семян в лабораторных условиях на кафедре высших растений Московского государ-

ственного университета им. М. В. Ломоносова (МГУ) в течение 2008—2011 гг. Препараты просматривали под световым микроскопом Микромед-3. Для съемки использовали цифровую камеру-окуляр DCM 510.

Результаты исследования и обсуждение

Streptocarpus glandulosissimus произрастает в реликтовых тропических лесах, обычно вдоль речных потоков на высоте от 1900 до 2700 м над ур. м., в частности в горах Танзании и Кении (Blundell, 1987) и представляет собой типичный теневой гигрофит. Зрелые семена *S. glandulosissimus* очень мелкие (0.4—0.5 мм), коричневые, овально-продолговатые, с округлой или заостренной верхушкой, многочисленными шипиками по всей поверхности, без эндосперма. Прямой зародыш состоит из гипокотила, двух, реже трех семядолей; почечка, как и зародышевый корешок, отсутствуют. Свежесобранные семена характеризуются высокой всхожестью (до 99 %) и быстрым темпом прорастания; проростки появляются на 5—6-й день. Прорастание гипокотиллярное. Первым при прорастании показывается в виде светлого мясистого выроста (см. рисунок, 1) быстро удлиняющийся (до 1—1.5 см) гипокотиль, который в базальной части разрастается в утолщенную дисковидную структуру (табл. I, 1). В этой зоне, внешне весьма сходной с гаусториальным основанием гипокотила проростка полупаразита *Viscum album* L. (Velenovský, 1907; Терехин, 1977), эпидермальные клетки относительно крупные с сильно выпуклой наружной стенкой. В дальнейшем многие из них выступают в роли трихобластов (см. рисунок, 2; табл. I, 2, 3), образуя ориентированные в разные стороны длинные живые поглощающие волоски, обеспечивающие закрепление растения в субстрате, снабжение водой и минеральными веществами. Нет никаких следов зародышевого корня. Лишь позднее, еще до высвобождения семядолей (см. рисунок, 3), в этой части гипокотила сбоку или в центре эндогенно возникает меристематический зачаток первого придаточного корня, который быстро развивается, выходит на поверхность и принимает вертикальное направление (см. рисунок, 4; табл. I, 4). В последнем случае он по своему положению напоминает главный корень, но не является таковым. Не исключено, что именно этот первый адвентивный корень был ошибочно принят Velenovský за главный корень проростка *S. wendlandii*.

Следует заметить, что в литературе первый корень проростка у видов *Streptocarpus* и других родов подсем. *Cyrtandroideae*, характеризующихся анизокотилией, до настоящего времени интерпретируют по-разному. В морфологических работах он чаще всего принимается за первичный зародышевый корешок. Эмбриологи и анатомы высказывают зачастую диаметрально противоположные суждения. В частности, по данным Г. К. Алимовой и М. С. Яковлева (1982), в зрелом зародыше *S. rexii* Lindl. присутствуют инициальные клетки корневого апекса, но, к сожалению, они не отражены в приведенных авторами иллюстрациях. Сходной точки зрения о наличии меристемы первичного корня у *S. grandis* N. E. Br. придерживаются R. Imachi с соавт. (2000), которые отмечают его экзогенное происхождение из поверхностных и субповерхностных клеток гипокотильного кончика, но и это, скорее, только предположение. Наоборот, T. Hielscher (1879), изучивший онтогенез *S. polyanthus*, отрицает дифференциацию апекса первичного корешка в зародыше и рассматривает первый корень проростка в качестве придаточного. Наше морфолого-анатомическое исследование также показало отсутствие каких-либо признаков первичного корня у проростка *S. glandulosissimus*; первый развивающийся корень имеет эндогенное гипокотиллярное происхождение, об этом свидетельствует и наличие на его кончике корневого кармашка (табл. I, 5).



Этапы онто- и морфогенеза *Streptocarpus glandulosissimus*.

1—3 — проростки, 4 — всход, 5 — начало развития на

черешке макросемядоли первого адвентивного побега с

парой листьев, б — генеративная особь. ак — адвентивный корень; бзгп — базальная зона гипокотыля; гд — гирдатода; zn — гипокотиль; жт — железистые трихомы; зак — зачаток адвентивного

корня; запч — зачаток адвентивной почки на черешке с'; ланб — листья начинающего развитие

первого адвентивного побега на черешке с''; пак — первый адвентивный корень; пв — поглощающие

волоски; рдцв — редуцированный цветок, развившийся из двух разных придаточных почек с'';

рс'' — рубец от макросемядоли; с — семядоли; с' — микросемядоля; с'' — макросемядоля; ск — семенная

кожура; эк — эпидермальные клетки; ц а п б — цветоносный адвентивный побег. Масштабные

линейки: 1—5 — 0,2 мм, б — 1 см.

Со временем число придаточных корней в расширенной части гипокотилия увеличивается. Они резко отличаются от последнего своим крайне малым диаметром и наличием уже близ верхушки очень длинных корневых волосков; гипокотиль на всем протяжении, включая подземную зону, снабжен железистыми трихомами (см. рисунок, 4). Процесс корнеобразования усиливается при переходе проростка через 7—10 дней в фазу всхода. Не полностью освобожденные из покровов семени семядоли имеют зеленую окраску и являются фотосинтетически активными, что подтверждается их полностью дифференцированной микроструктурой. Обе пластинки первоначально одинаковых размеров, округлые, дорзивентральные, гипостоматические, снизу матовые, сверху зеленые, с одной медианной жилкой, против окончания которой в верхней двуслойной водоносной эпидерме находится гидатода. Антиклинальные стенки эпидермальных клеток верхней и нижней сторон извилистые. Мезофилл дифференцирован на 1-слойный столбчатый из относительно коротких, слегка удлинённых, ориентированных перпендикулярно поверхности, снаружи округлых клеток с большим числом (25—30) крупных хлоропластов и 2—3-слойный губчатый, представленный несколько вытянутыми в тангентальном направлении округло-лопастными паренхимными клетками. Нижняя однослойная эпидерма с относительно небольшим числом анизокитных устьиц (около 36 на 1 мм^2). Хорошо развиты, особенно обильно по краю пластинки, характерные для рода *Streptocarpus* в целом, три типа волосков: 1) тонкие длинные многоклеточные (из 4—6 клеток) нитевидно-игловидные с двумя клетками в основании живые простые волоски; 2) сходные с ними, но несущие на конце небольшую железистую головку; 3) типичные железистые на относительно короткой ножке. В основании каждой семядоли входит по одному пучку, представляющему непосредственное продолжение двух тяжёлой проводящей системы гипокотилия; в случае 3 семядолей один из тяжёлой предварительно разделяется на два. Семядольный узел одноакунный, след однопучковый. Какие-либо признаки апикальной меристемы между семядолями отсутствуют (табл. I, 6).

Вскоре у проростков проявляются черты анизокотилии (см. рисунок, 5). Одна из семядолей значительно увеличивается в размерах за счет более интенсивной деятельности маргинальной меристемы, преимущественно в базальной части пластинки, что сопровождается образованием здесь мелкоклеточной меристематической зоны, а также сети ветвящихся вторичных жилок (жилкование перисто-петлевидное), увеличением числа гитарод (до 3—5), плотности устьичного аппарата (в среднем от 36 в верхней половине семядоли до 84 на 1 мм^2 — в нижней), усилением опушения. В основании семядолей становится отчетливо заметным черешок. У макросемядоли он, удлиняясь, несколько приподнимает и удаляет пластинку от отстающей в росте второй фотосинтезирующей семядоли. В поперечном сечении черешок округло-овальный, немного уплощенный на адаксиальной стороне. Эпидерма с многочисленными железистыми и простыми трихомами. Проводящие пучки в числе 3 расположены дугой среди тонкостенных клеток основной паренхимы и объединены со стороны флоэмы общей крахмалоносной обкладкой. В основании пока еще очень короткого черешка на его адаксиальной поверхности появляются вскоре два маленьких меристематических бугорка, развивающихся в сильно опущенные супротивные листья первой адвентивной почки (см. рисунок, 5; табл. I, 7); проводящая система ее присоединяется к краевым пучкам черешка, увеличивая общее их число. Расположенный между листовыми зачатками апекс быстро формирует последующие метамеры удлиненного фотофильного адвентивного побега (табл. I, 8). Размеры листовых яйцевидных пластинок и длина черешка изменяются вдоль него по типу одновершинной биологической кривой (см. рисунок, 6).

Микроструктура листьев, независимо от местоположения на побеге и характера последнего, сохраняет единый план строения; небольшие изменения касаются лишь некоторых количественных показателей. Черешки округло-седловидных чертантей, как и у семядолей, с 3 центральными, образующими дугу, проводящими пучками, соединенными тяжем мелкоклеточной паренхимы и крахмалоносным влагалищем. Кроме них на адаксиальной стороне черешка, близ выемки, имеются одиночные латеральные пучки, окруженные обкладками с многочисленными мелкими крахмальными зернами. Запасной крахмал содержится и в клетках основной паренхимы. Листовая пластинка анатомически сходна с семядольной, гипостоматическая, с обеих сторон густоопушенная, но с более резко выступающими снизу жилками, включающими обычно 3, реже 4—5 коллатеральных пучков, со стороны флоэмы которых находится водоносная паренхима. Верхняя 2—3-слойная эпидерма составляет 1/2 толщины пластинки. Просвечивающие через нее снаружи клетки 1-слойного столбчатого мезофилла с сильно выпуклыми внешними тангентальными стенками содержат наряду с хлоропластами крупные липидные капли и нередко призматические кристаллы оксалата кальция. Губчатый мезофилл представлен 2—3 слоями слаболастных клеток с небольшими межклетниками. В области крупных жилок мезофилл не прерывается. Нижняя эпидерма более мелкоклеточная, чем верхняя, с прямыми антиклинальными клеточными стенками; плотность устьиц небольшая, в среднем 78 на 1 мм², замыкающие клетки несколько приподняты над покровными.

Анатомическое строение междоузлий и узла вегетативного побега, развился ли он из адвентивной почки семядоли или почки аксиллярного комплекса, имеет такую же архитектонику, что и у олистивного генеративного побега. Супротивные листья близ узла сростаются на небольшом протяжении основаниями со стеблем, формируя вокруг него «листовую обкладку». Узлы 3-лакунные, 5-пучковые (табл. II, 2). Медианная лакуна с 3 дискретными тяжами (срединным и двумя боковыми), при этом латеральные пучки перед вхождением в нее образуют дуговидные ответвления, которые размещаются на периферии, соединяются с таковыми супротивного листа и встраиваются в стель побега через общую лакуну. Аналогичное строение листа, стебля и узла присуще *S. prolixus*; отмечаются небольшие различия в основном количественного характера: менее густое опушение, редкие железистые трихомы, более крупные водоносные клетки верхней эпидермы, резко выступающие 1—3-пучковые жилки, стела стебля с большим числом (15—18) разного размера коллатеральных проводящих пучков, объединенных межпучковым камбием.

Спустя 3.5—4 месяца от начала роста фотофильного адвентивного побега из почек аксиллярного комплекса одного или одновременно обоих супротивных листьев 4—5-го снизу метамера развиваются первые безлистные цветоносы (см. рисунок, б) с малоцветковыми цимозными соцветиями (многочленные неравнобокие дихазии). Цветоносы в отличие от вегетативной части генеративного побега и в соответствии с выполняемыми функциями характеризуются относительно мелкими проводящими пучками (в числе 7), армированными снаружи 3-слойным кольцом склерифицированных клеток первичной коры и межпучковой паренхимы. Периферические клетки коры и сердцевины содержат мелкие зерна запасного крахмала. По мере продолжающегося открытого роста олистивного удлиненного побега число вновь формирующихся боковых цветоносов возрастает. В конце первого—начале второго вегетационного сезона происходит диссеминация.

В связи с тем что на черешке макросемядоли может заложиться не одна, а 2, реже 3—4 адвентивные почки, вслед за развитием первого генеративного побега или параллельно с ним из них, также как и из его аксиллярных почек, образуются отно-

сительно небольших размеров удлинённые побеги обычно с неполным циклом развития, редко их морфогенез заканчивается цветением. Подобные вегетативные побеги иногда появляются и на коротком черешке маленькой семядоли из закладывающихся здесь адвентивных почек (см. рисунок, 5; табл. II, 1). Обе семядоли остаются живыми до развития на растении первого адвентивного генеративного побега.

У *S. prolixus* рядом с уже засохшим цветоносом из ниже расположенной почки того же самого аксиллярного комплекса часто развивается короткий вегетативный побег с несколькими парами листьев. Проводящая система его и цветоноса входит в стель материнского побега на разных уровнях самостоятельно. В связи с этим складывается впечатление, что в данном нисходящем ряду вегетативная почка, скорее всего, является адвентивной.

Отмечая своеобразие формирования побеговой системы *S. glandulosissimus*, нельзя обойти стороной особый случай развития из почек адвентивного комплекса макросемядоли наряду с типичным репродуктивным побегом необычного по своей макро- и микроструктуре мясистого укороченного (около 1 см дл.) побега, внешне напоминающего вегетативный. Неожиданно для нас им оказался сильно редуцированный цветонос с элементами неполного (без чашечки и пестика) остающегося зеленым терминального цветка, представленного исключительно удлинённой трубкой двугубого венчика с коротким 5-членным отгибом (см. рисунок, 6; табл. II, 4), а также приросшими к ней изнутри двумя тычинками со сформированными пыльниками и 3-борозднопоровыми пыльцевыми зёрнами. Так как в роде *Streptocarpus* не редки виды с одиночными цветками (адвентивные одноцветковые цветоносы, в частности, характерны для *S. rexii*), то можно предположить, что при образовании вышеописанного атипичного побега мы имеем дело с ретенцией, и присущее *S. glandulosissimus* цимозное соцветие, обеспечивающее в условиях затенения высокую семенную продуктивность, видимо, выступает как дериват исходного соцветия с одиночным терминальным цветком.

Отсутствие у зародыша и проростка не только почки, но и зачатка корешка определило наше повышенное внимание к поведению корневого полюса растения, характеру образования и особенностям строения придаточных и боковых корней. Зачатки первых возникают в большом числе у особей *S. glandulosissimus* в акропетальной последовательности как на гипокотиле, так нередко и на всем протяжении генеративного листового побега (в узлах и междоузлиях), вплоть до первого цветоноса (см. рисунок, 6). При этом если примордии адвентивных корней в подземной части гипокотиля, как правило, быстро развиваются в длинные ветвящиеся, активно функционирующие в условиях скудных почв структуры, составляющие поверхностную гоморизную корневую систему растения, то рассеянные вдоль побега зачатки корней, выступающие в виде небольших, слегка заметных поверхностных бугорков, остаются обычно в резерве и реализуются только при соприкосновении с влажной почвой в случае полегания стебля, которое легко осуществляется из-за отсутствия в нем механических тканей. Способность к задержке в развитии корневых зачатков, видимо, результат приспособления растения к периодически изменяющимся условиям среды в местах естественного произрастания (вдоль берегов рек горных влажных тропических лесов). Укореняющиеся участки побегов с пазушными почками при обособлении дают начало новым особям, что приводит не только к вегетативному размножению, но и к заметному увеличению продолжительности жизненного цикла растения семенного происхождения, которое из двулетнего монокарпика может становиться вегетативным малолетником.

Зачатки придаточных корней закладываются эндогенно в межпучковых зонах на уровне васкулярного камбия; их быстро дифференцирующаяся проводящая си-

стема присоединяется к одному или одновременно к двум рядом расположенным пучкам (табл. II, 3). Все корни небольшого диаметра, диархные, реже триархные, с весьма слабым вторичным утолщением центрального цилиндра; преимущественно образуются элементы сильно лигнифицированной вторичной ксилемы. Перицикл однослойный, клетки эндодермы со слабо выраженными поясками Каспари, паренхимная 3—4-слойная зона первичной коры не претерпевает каких-либо заметных возрастных структурных изменений, пробка не закладывается.

Характерной особенностью всех корней (боковых и придаточных) независимо от места и времени их возникновения, возраста является наличие на их кончике отчетливо выраженного корневого кармашка (табл. I, 5), преимущественно эндодермального происхождения, выделяющегося светлокоричневой окраской. Ch. Van Tieghem и H. Douliot (1888) в своем обширном обзоре типов кармашка, присущего корням многих водных и наземных растений (к сожалению, среди них отмечено очень мало геснериевых), малослойность кармашка относят к числу эволюционно продвинутых признаков, с чем согласен и Н. С. Воронин (1957). Кармашек способствует прокладке пути корневному зачатку через первичную кору гипокотилия, стебля, корня, действуя механически и химически, а при выходе на поверхность материнского органа остается на кончике корня в виде длительно существующего (в течение всей его жизни) защитного образования (от повреждения, низких температур и сухости), замещающего собой редуцированный корневой чехлик.

Заключение

Фундаментальные изменения, происходящие в функционально-структурной организации зародыша и проростка *S. glandulosissimus*, нашли отражение в необычном развитии побеговой и корневой систем растения; в особенностях формирования его жизненной формы. Биполярные апикальные области у зародыша и проростка отсутствуют, что компенсируется развитием основных вегетативных органов исключительно из адвентивных меристем. Базой для них являются гипокотиль и семядоли. Первоначально обе семядоли по форме, размерам, анатомии не отличаются друг от друга, но уже имеют микроструктуру, весьма сходную с таковой типичного гигроморфного дефинитивного листа первого адвентивного побега.

Анизокотилия проявляется на 7—10-й день от начала прорастания семян. Доминирование в росте и развитии макросемядоли индуцирует заложение на начинающем разрастаться черешке меристематических очагов адвентивных почек; первая из них, компенсируя отсутствие почки зародыша, образует олистивный генеративный побег. Способность к формированию адвентивных побеговых зачатков присуща и черешку отстающей в росте второй семядоли, но они далеко не всегда реализуются и лишь в единичных случаях образуют небольшие вегетативные побеги.

Гипокотиль, появляющийся при прорастании первым, в утолщенной базальной части имеющий длинные поглощающие волоски, берет на себя функцию отсутствующего главного корня. Возникающий здесь эндогенно первый адвентивный корень, как и последующие, резко ограничен от гипокотилия своим малым диаметром, связанным с сохранением первичного строения и наличием на кончике 1—2-слойного длительно сохраняющегося корневого кармашка. Корнеобразовательная способность присуща не только гипокотиллю, но и метамерам олистивного побега; в случае его полегания при благоприятных условиях увлажнения она обеспечивает вегетативное размножение и продление жизненного цикла растения, что сказывается в итоге на изменении характера его биоморфы: из вегетативно непо-

движного кистекорневого одно-двулетнего монокарпика он становится вегетативным малолетником. Таким образом, возможна дивариантность онтогенеза.

Из анатомических особенностей основных вегетативных органов взрослого растения следует отметить строение узла. Независимо от местоположения на побеге он 3-лакунный 5-пучковый. В целом анатомическое строение семядолей, листьев, стебля, а также макро- и микроструктура корней, весьма сходные у изученных видов *Streptocarpus*, выражают их адаптацию к жизни в гумидном климате, в условиях сильного затенения и скудного почвенного покрова.

Значительный интерес представляет случай нетипичного развития из адвентивной почки макросемядоли *S. glandulosissimus* сильно редуцированного цветоноса с одним терминальным неполным (без чашечки и гинецея) тычиночным цветком. Он появляется вслед за первым адвентивным олиственным генеративным побегом, который имеет протяженную флоральную зону с пазушными малоцветковыми цимозными соцветиями. Возникает естественный вопрос: является ли образование такого нетипичного цветоноса отражением другой реализующейся, генетически заложенной, программы морфогенеза соцветия (адвентивного одноцветкового), а также какой структурный тип соцветия ближе к анцестральной форме *Streptocarpus*? С позиций эволюционных морфогенетических преобразований в роде *Streptocarpus* остается неясным до сих пор и вопрос об особенностях жизни его представителей в прошлом, индуцирующих процесс структурной редукции зародыша, потерю меристематической активности его апикального и базального полюсов, и как следствие этого своеобразие морфо-, органо-, гистогенеза проростков и взрослых особей. Видимо, только разностороннее комплексное изучение растений, сопоставление данных онтогенетических, сравнительно-морфогенетических, физиологических, молекулярно-филогенетических и палеоботанических исследований поможет восстановить реальный ход их исторического развития, раскрыть причины своеобразных наследственно закреплённых морфогенетических адаптивных преобразований.

Благодарности

Автор глубоко признателен С. Е. Петровой за техническую помощь при подготовке рукописи.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алимова Г. К., Яковлев М. С. Эмбриология *Streptocarpus rexii* (Gesneriaceae) // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 4. С. 470—479.
- Воронин Н. С. Об эволюции корней у растений. 2. Эволюция корнерождения // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1957. Т. 62. Вып. 3. С. 34—49.
- Иванина Л. И. Семейство геснериевых (*Gesneriaceae*) // Жизнь растений / Под ред. А. Л. Тахтаджяна. М., 1981. Т. 5(2). С. 436—439.
- Кренке Н. П. Хирургия растений (Травматология). М., 1928. 657 с.
- Терехин Э. С. Паразитные цветковые растения: эволюция онтогенеза и образ жизни. Л., 1977. 220 с.
- Blundell M. Wild Flowers of East Africa. London, 1987. 464 p.
- Hielscher T. Anatomie und Biologie der Gattung *Streptocarpus* // Beitr. Biol. Pflanzen. 1879. Bd 3. Hf 1. S. 1—24.
- Hill A. W. The monocotylous seedlings of certain dicotyledons, with special reference to the *Gesneriaceae* // Ann. Bot. N. S. 1939. Vol. 2. N 5. P 127—145.
- Imachi R., Nagumo S., Kato M. Ontogenetic anatomy of *Streptocarpus grandis* (*Gesneriaceae*) with implications for Evolution of Monophylly // Ann. Bot. 2000. Vol. 86. N 1. P 37—46.

- Jong K., Burt B. The evolution of morphological novelty exemplified in the growth patterns of some Gesneriaceae // *New Phytol.* 1975. Vol. 75. N 2. P. 297—311.
- Mabberley D. J. *The plant book.* New York, 1987. 706 p.
- Möller M., Cronk Q. C. B. Evolution of morphological novelty: a phylogenetic analysis of growth patterns in *Streptocarpus* (*Gesneriaceae*) // *Evolution.* 2001. Vol. 55. N 5. P. 918—929.
- Nishii K., Kuwabara A., Nagata T. Characterization of anisocotylous leaf formation in *Streptocarpus wendlandii* (*Gesneriaceae*): significance of plant growth regulators // *Ann. Bot.* 2004. Vol. 94. N 3. P. 457—467
- Noel A. R. A., Van Staden J. Phylломorph senescence in *Streptocarpus molweniensis* // *Ann. Bot.* 1975. N. S. Vol. 39. N 163. P. 921—929.
- Rosenblum I. M., Basile D. V. Hormonal regulation of morphogenesis in *Streptocarpus* and its relevance to evolutionary history of the *Gesneriaceae* // *Amer. J. Bot.* 1984. Vol. 71. N 1. P. 52—64.
- Van Tieghem Ph., Douliot H. Recherches comparatives sur l'origine des membres endogènes les plantes vasculaires // *Ann. Sci. Natur. Bot.* 7 Sér. Paris, 1888. Vol. 8. 660 p.
- Velenovský J. *Vergleichende Morphologie der Pflanzen.* Praga, 1907. II Teil. 731 S.

SUMMARY

Onto-, organo- and histogenesis of an anisocotylous long-shooted *Streptocarpus glandulosissimus* were studied. The embryo shoot and root apical meristems are absent. The primary vegetative organs develop from adventitious meristematic zones formed in the cotyledon petioles and the hypocotyl. Predominantly expanding macrocotyledon induces early formation of adventitious buds at its base, the first of them producing and elongated leafy reproductive shoot that takes the functions of the primary shoot. The primary root is absent, being replaced functionally by the broadened basal part of the hypocotyls, covered with absorptive trichomes. The first root has an endogenous hypocotylous origin, a clear evidence of this being the presence of *bursicula radicalis* on its tip as well as on the tips of the other roots. The cause of reduction of the embryo apical meristems in anisocotylous *Streptocarpus* species is not yet clear.

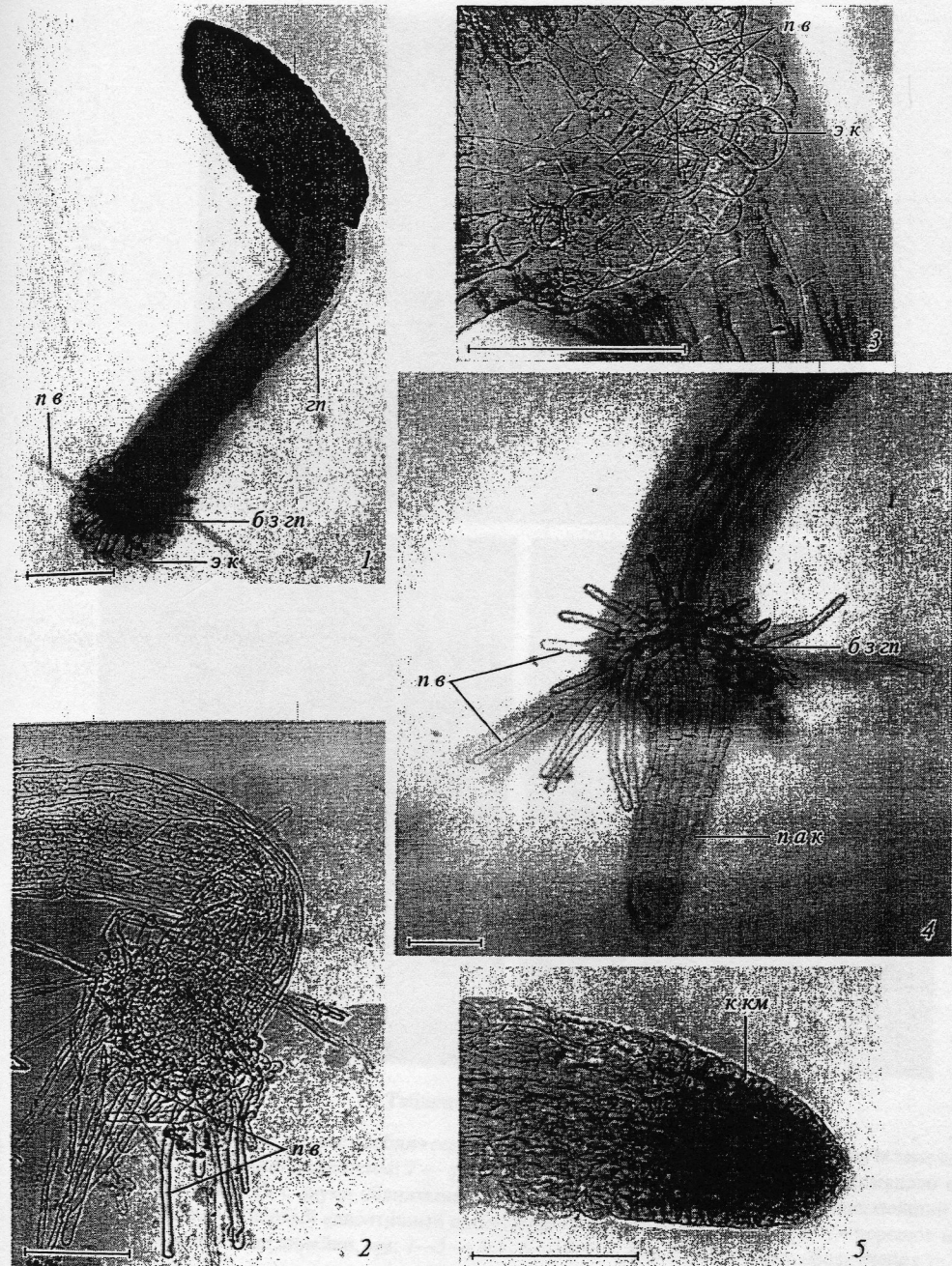


Таблица I. Некоторые особенности ранних этапов онтогенеза *Streptocarpus glandulosissimus* (тотальные препараты).

1 — внешний вид проростка на ранней стадии развития, иллюстрирующий заметное расширение базальной зоны гипокотыля с крупными пузыревидными эпидермальными клетками и первыми поглощающими волосками; 2 — массовое образование волосков; 3 — часть базальной зоны гипокотыля; видны эпидермальные клетки с сильно выпуклой внешней стенкой и их производные — поглощающие волоски; 4 — первый адвентивный корень проростка, развившийся из заложившегося эндогенно в базальной зоне гипокотыля меристематического зачатка; 5 — кончик адвентивного корня, снаружи апикальной меристемы выражен крупноклеточный слой корневого кармашка;

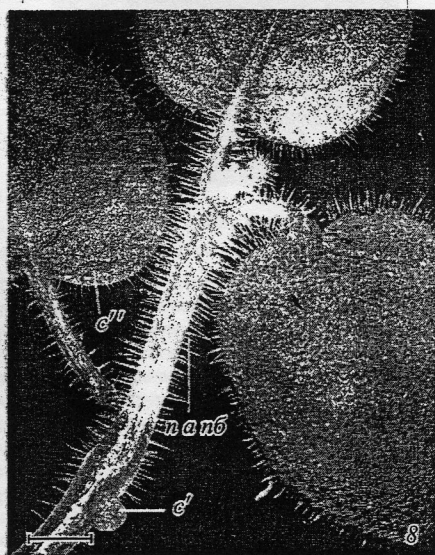
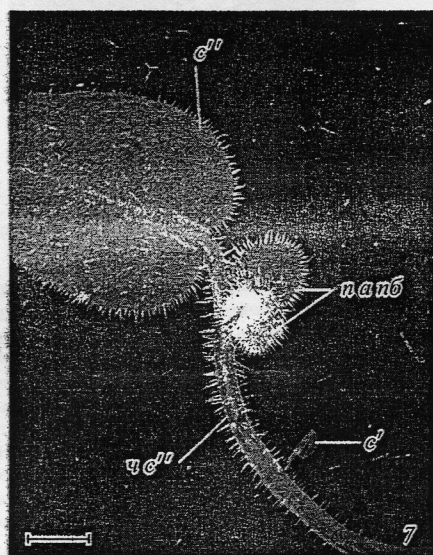
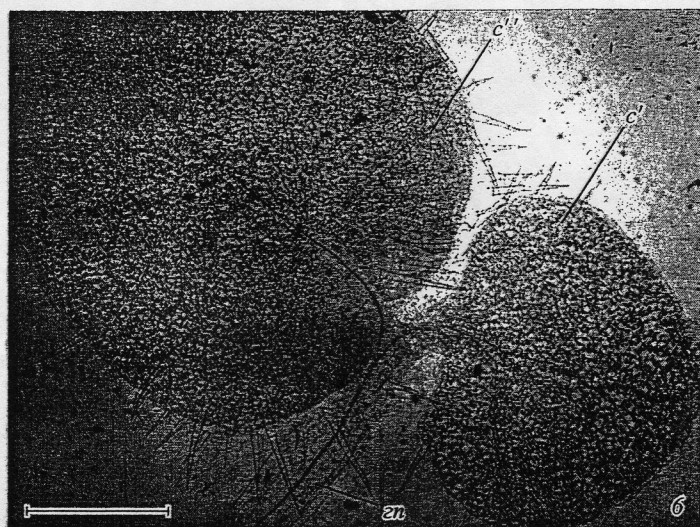


Таблица I (продолжение).

6 — верхушка гипокотыля проростка близ семядольного узла, видна анизокотыля и отсутствие между семядолями апикальной меристемы; 7 — ранняя стадия развития на черешке макросемядоли первого адвентивного побега с двумя сближенными супротивными листьями; 8 — его дальнейший открытый рост. *n a n b* — первый адвентивный побег, *к к м* — корневой кармашек, *ч c''* — черешок макросемядоли. Масштабные линейки, мм: 1—5 — 0.1; 6 — 0.5; 7, 8 — 1. Остальные обозначения те же, что и на рисунке.

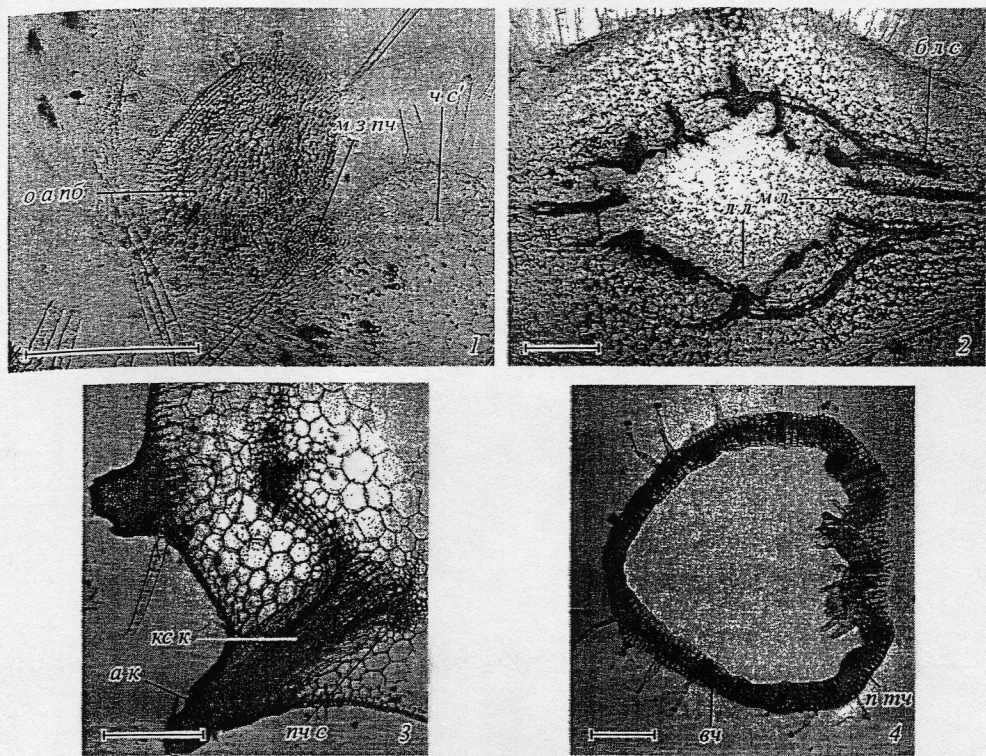


Таблица II. Поперечные разрезы осевой части всхода (близ места отхождения семядолей) и стебля адвентивных побегов *Streptocarpus glandulosissimus*.

1 — срез, иллюстрирующий образование на адаксиальной стороне черешка микросемядоли меристематического зачатка адвентивной почки и расположенного выше основания первого адвентивного побега, развившегося на черешке макросемядоли; 2 — срез стебля в области узла, узел пятиследовой трехлакунный: медианная лакуна с тремя дискретными следами — одним средним и двумя боковыми, латеральные лакуны с синтетическими боковыми следами супротивных листьев; 3 — срез в месте отхождения кладогенного адвентивного корня; видна связь его васкулярной системы с двумя проводящими пучками стебля; 4 — поперечный разрез редуцированного, развившегося из адвентивной почки макросемядоли неполного тычиночного цветка на уровне прикрепленных к разросшейся в толщину трубке венчика основания тычиночных нитей двух тычинок, видна стенка венчика в месте слияния краев лепестков с многочисленными коллатеральными и двумя более крупными амфикрибральными пучками тычинок. *б л с* — боковой листовой след, *в ч* — венчик, *л л* — латеральная лакуна, *м з п ч* — меристематический зачаток почки, *м л* — медианная лакуна, *к с к* — продольный тяж ксилемы корня, *о а п б* — основание первого адвентивного побега, *п т ч* — проводящий пучок тычинки. Остальные обозначения те же, что и в табл. I. Масштабные линейки, мм: 1 — 0,1, 2—4 — 1.