

УДК 582.4/9-18+582.4/9-114+582.4/9-141.2

Р. П. Барыкина, Н. В. Чубатова, Г. О. Алгадаева

**СТРУКТУРНАЯ АДАПТАЦИЯ ПОДУШКОВИДНЫХ РАСТЕНИЙ
К УСЛОВИЯМ ВЫСОКОГОРЬЯ НА ПРИМЕРЕ *PARAQUILEGIA
GRANDIFLORA* (RANUNCULACEAE)**

Крайне суровые и своеобразные условия высокогорий обусловили возникновение уникальной жизненной формы — подушки. Подушковидные растения приурочены к открытым сообществам скальных и каменистоссыпных комплексов альпийского и субнивального поясов. Слабая изученность особенностей роста и формирования их побеговой и корневой систем, анатомического строения вегетативных органов стала причиной предпринятого нами детального изучения онтоморфогенеза, возрастных структурных изменений на макро- и микроскопическом уровнях, их адаптивной направленности у одного из представителей высокогорной флоры Киргизии — *Paraquilegia grandiflora* (Fisch.) Drum. et Hutch. — лжеводосбора крупноцветкового, имеющего во взрослом состоянии, в соответствии с классификацией Рау (Rau, 1939), форму компактной заполненной шаровидной моноподиальной подушки. Этот вид распространен в Западной Сибири, на Алтае, в Средней Азии, за пределами СССР — в Иране, Западной Монголии, на Тибете, в Гималаях. На территории Киргизии он встречается в высокогорьях Центрального Тянь-Шаня, на северном склоне Киргизского и Алайского хребтов, Кунгей- и Терскей-Алатау. Произрастает только в альпийском поясе гор, предпочитает трещины скал, каменистые субстраты, обнажения и осыпи (Шипчинский, 1937; Шпота, 1955; Зиман, 1979), сохраняя при этом постоянными форму роста и основные черты организации.

Зрелые семена опадают с материнского растения в июле — августе. Они имеют маленький (0,2 длины эндосперма) зародыш, морфологически расчлененный на корешок, гипокотиль, семедольный узел с двумя семедолями, не превышающими длину осевой части. Недифференцированной остается лишь почечка. Обильный эндосперм содержит жиры и белок. В природе проростки в небольшом числе обнаруживаются внутри материнской подушки, субстратом для их развития служит заполняющая торфянистая масса. В лаборатории при комнатной температуре свежесобранные семена прорастают единично. Посев в грунт после 10-месячного хранения дает более высокие результаты: семена прорастают через 11 мес., всхожесть составляет 13%. Не исключено, что на процесс прорастания стимулирующее действие оказывают отрицательные температуры и присутствующие в почве грибы. Прорастание надземное, гипокотиллярное (рис. 1, А). Первым разрастается главный корень, затем гипокотиль, с помощью которого семедоли высвобождаются из семенной кожуры и выносятся на поверхность. Главный корень проростка удлиняется до 2 см и на всем протяжении несет корневые волоски. Гипокотиль достигает 1,5 см длины. Семедоли короткочерешковые (до 0,2 см); черешки в основании сростаются в очень короткую трубку. Пластинки семедолей ланцетные с перистосетчатым жилкованием и гидатодой на верхушке. Вслед за семедолями относительно быстро разворачивается один тройчаторассеченный лист. Сезонное развитие побега завершается формированием терминальной открытой (без чешуй) почки возобновления, защищенной расширенным основанием

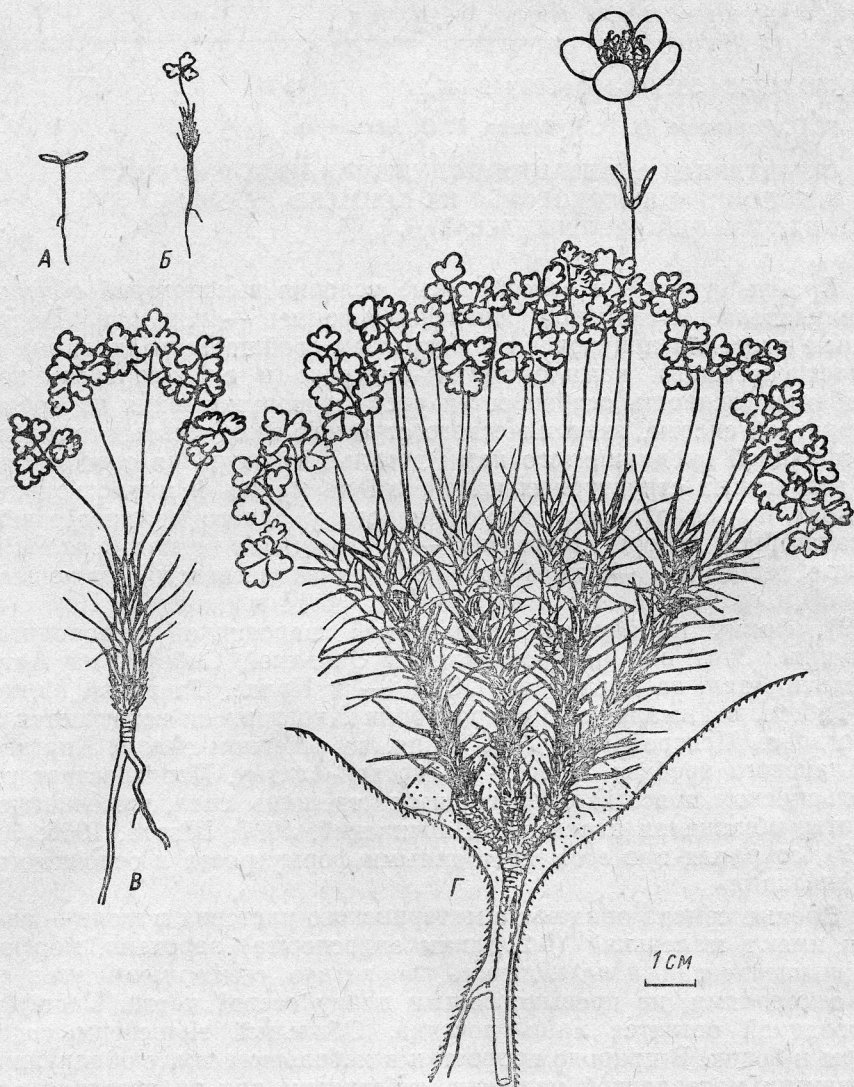


Рис. 1. Возрастные состояния *Paraquilegia grandiflora*: А — проросток, Б — ювенильное, В — имматурное, Г — генеративное растения

единственного листа. В таком состоянии растение зимует.

На следующий год развивается побег с 2—3 сближенными в прикорневую розетку более крупными (0,2—0,4×0,3—0,5 см) тройчаторасчеченными листьями (рис. 1, Б), имеющими длинный черешок (до 1 см), переходящий во влагалищное основание. Главный корень углубляется в почву на 2—3 см, ветвится до корней третьего порядка. В конце вегетационного сезона формируется новая верхушечная почка возобновления, а базальная часть оси вследствие контрактильности корней вытягивается в почву.

Имматурные особи, как и ювенильные, одноосные. Побег остается розеточным, моноподиально нарастающим; годичные приросты его ничтожно малы, каждый из них несет от 3 до 5 длинночерешковых вла-

галищных листьев (рис. 1, В). Листовые пластинки тройчато- и дважды тройчатосложные с мелкими тройчаторассеченными конечными листочками. Корневая система стержневая, включает до 5 порядков ветвления.

При переходе растения во взрослое вегетативное состояние на верхушке ортотропного главного побега раскрываются 1—2 пазушные почки, образуя боковые скелетные побеги. При этом почки семедолей и нижних листьев остаются, как правило, в покоящемся состоянии и в дальнейшем отмирают. Каждый боковой побег подобно главной оси длительное время нарастает моноподиально и характеризуется своим эндогенным ритмом ветвления. Все побеги одного порядка растут и ветвятся синхронно, их верхушки располагаются на одном уровне, образуя общую слегка выпуклую поверхность подушки. Благодаря способности главного корня, проникающего на глубину 5—6 см, к сокращению, а также установленной нами впервые контрактильности побега нижние метамеры последнего с боковыми ответвлениями погружаются в субстрат, в связи с чем создается впечатление существования своеобразной «зоны кущения». Уже в этом возрастном состоянии в области гипокотыля, а затем и надсемедольной зоны главного побега отмечается партикуляция.

У генеративных особей (рис. 1, Г) насчитывается до 10 скелетных осей (главной и боковых), разветвленных до 4—5 порядков. Подушки достигают 10—15 см в диаметре при высоте 10 см. В розетке отдельного годовичного побега развивается от 3 до 9 листьев. Они длинночерешковые (2—5 см), влагалищные, листовые пластинки дважды-трижды тройчатосложные. В пазухе самого нижнего ассимилирующего листа годовичного вегетативного прироста образуется силлептический (Späth, 1912) удлинённый генеративный побег, несущий 2 небольших пленчатых прицветника и терминальный цветок. К концу вегетационного сезона листья подсыхают, пластинки их опадают; черешки и влагалища сохраняются на стеблях долгое время, выполняя защитную функцию, а впоследствии, разрушаясь, участвуют в образовании торфянистой заполняющей массы подушки, в которой размещаются тонкие поглощающие придаточные корни. Подземная часть взрослых генеративных особей представлена мощным главным корнем, погруженным в субстрат на глубину до 16 см, и отходящими от заглубленных участков скелетных осей ростовыми придаточными корнями, тонкие ответвления которых эфемерные, поглощающие, микоризные.

Отмеченные особенности роста и формирования побеговой системы, образование наряду с главным корнем мощной системы разветвленных придаточных корней, контрактильная способность осевых вегетативных органов, ранняя их партикуляция, наличие заполняющей торфянистой массы, пронизанной поглощающими корнями, в совокупности с ритмологическими, метаболическими и другими приспособительными механизмами определяют долголетие подушек, выживание растений в экстремальных местообитаниях, нормальную жизнедеятельность и устойчивость популяций.

Немаловажное значение в выработке подушковидной формы имели, как показали результаты наших исследований, также особенности микроструктуры вегетативных органов и ее преобразования в ходе их органогенеза. Установлено, что формирование общей слегка выпуклой поверхности подушки достигается как синхронным ростом и ветвлением одновозрастных побегов, о чем было сказано выше, так и присущей им контрактильностью, своеобразием анатомического строения, возникающим в ходе вторичного утолщения центрального цилиндра.

Последний сохраняет пучковое строение (рис. 2, А). Камбий откладывает преимущественно вторичную флоэму. Она характеризуется радиальным расположением входящих в ее состав элементов. Ситовидные трубки с клетками-спутницами образуют небольшие компактные группы среди клеток обильно развитой флоэмной паренхимы. Камбиальная зона широкая, в августе 5—6-слойная. Границы годичных приростов вторичной ксилемы в пучках неразличимы. Она, как и флоэма, сильно паренхиматизирована, ксилемные волокна отсутствуют, клеточные оболочки лучевой и осевой паренхимы сохраняются нелигнифицированными. Сердцевина крупноклеточная, в центре с небольшими рекси-лизигенными полостями.

Онтогенетические изменения в микроструктуре укороченных междоузлий проявляются также в замещении первичной покровной ткани пробкой эпидермального происхождения, возникновении добавочных вторичных проводящих пучков в области широких первичных сердцевинных лучей, дальнейшем усилении паренхиматизации центрального цилиндра, раннем формировании васкулярным камбием вторичных лучей. Интенсивное вторичное утолщение при отсутствии процесса дилатации приводит к облитерации части элементов непроводящей флоэмы и возникновению в сердцевинных лучах обширных полостей. Расхождение растением запасных питательных веществ, преимущественно растворимых форм углеводов, обуславливает сокращение объема части паренхимных клеток и, как следствие этих возрастных изменений, уменьшение общей длины побегов. Контрактильность усиливается благодаря заложению в камбиальной зоне междоузлий многочисленных придаточных корней, которые нередко до выхода на поверхность развиваются по типу «внутрифлоэмных», т. е. растут некоторое время вертикально вниз по вторичной флоэме. Их последующее утолщение вызывает при прохождении через ткани стебля раздвигание и искривление примакающих к ним тяжёлых проводящих элементов, а отсюда и укорочение соответствующего участка побега. Присущая корням контрактильная способность в свою очередь вызывает растяжение стебля в горизонтальном направлении, что сопровождается более резким сокращением его в длину. В результате всего этого поверхность побега приобретает ярко выраженную поперечную складчатость. Отсутствие специализированных опорных тканей, относительно слабая лигнификация оболочек трахеальных элементов, среди которых преобладает спиральный тип утолщения боковых стенок (рис. 2, Б, В), способствуют более резкому проявлению этой особенности. Выявленный механизм укорочения побегов и корней обеспечивает активное погружение скелетных осей в субстрат и уплотнение подушки.

Главный, боковые и придаточные корни диархные. Ризодерма в зоне поглощения с хорошо развитыми корневыми волосками, в зоне же проведения наружные стенки ее клеток утолщаются и суберинизируются. Такая ризодерма вместе с экзодермой выступает в качестве первичной покровной ткани органа. Первичная кора 4-слойная. В мезодерме тонких боковых и придаточных корней, имеющих первичное строение, обнаружены гифы грибов. Эндотрофная микориза везикулярно-арбускулярного типа. Главный и ростовые придаточные корни относительно быстро переходят к вторичному утолщению (рис. 2, Г). С возрастом во вторичной ксилеме и флоэме их, кроме проводящих элементов, дифференцируются многочисленные клетки запасующей паренхимы, механические волокна отсутствуют. Межпучковый камбий производит широкие секторы лучевой паренхимы. В конце первого года функционирования корня в перицикле закладывается феллоген, обра-

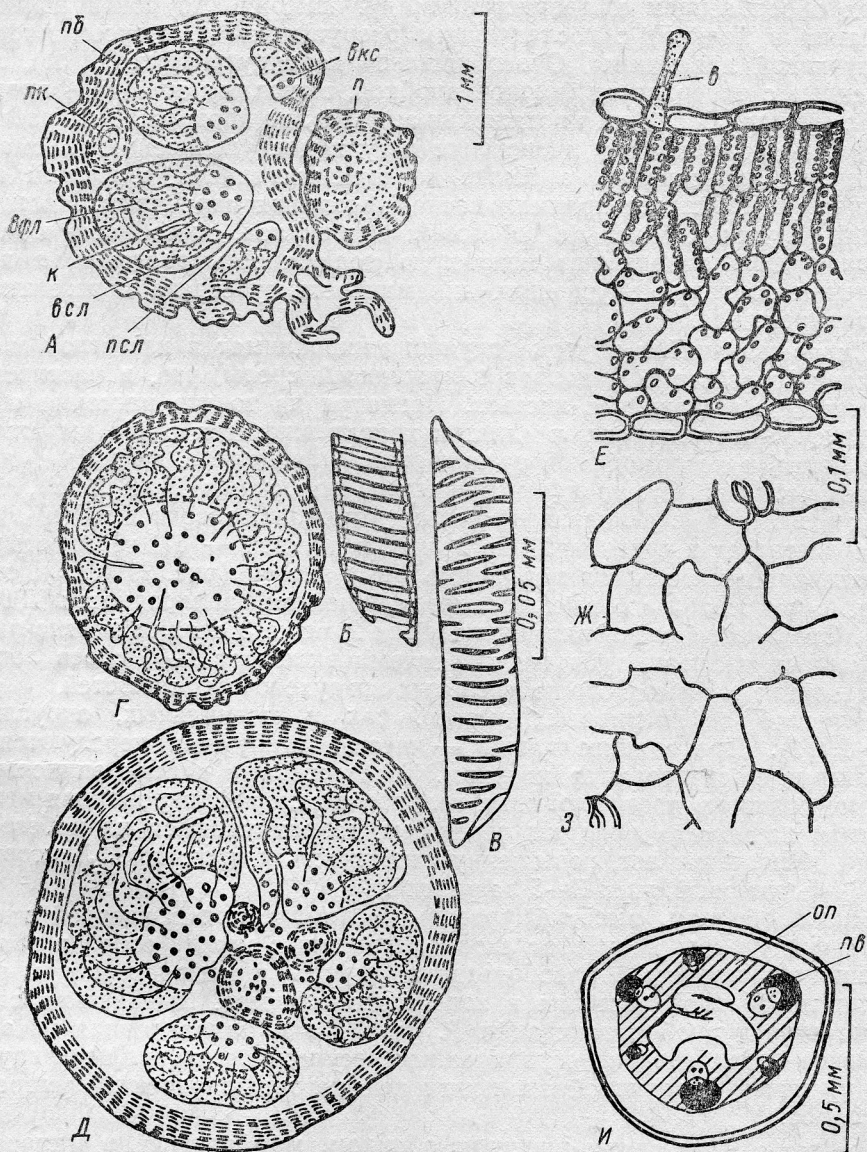


Рис. 2. Анатомическое строение вегетативных органов: А — партикулирующий стебель с зачатком придаточного корня (пк) и отделившейся партикулой (п), Б, В — членики сосудов ксилемы, Г — вторичноутолщенный диархный корень, Д — начало его партикуляции, Е — фрагмент поперечного среза листовой пластинки, Ж, З — соответственно ее верхняя и нижняя эпидерма с поверхности, И — схема поперечного среза черешка; пб — пробка, вкс — вторичная ксилема, вфл — вторичная флоэма, к — камбий, псл — первичный и всл — вторичный сердцевинные лучи, в — волосок, оп — одревесневшая паренхима, пв — протофлоэмные волокна

зующий 2—3 слоя пробки. В дальнейшем толщина последней заметно возрастает.

Партикуляция, свойственная скелетным побегам и главному корню (рис. 2, Д) и проявляющаяся с самых ранних фаз онтогенеза растения, обусловлена сильной паренхиматизацией этих органов. Она сопровож-

дается обособлением и разрастанием дуг камбия (до почти полного смыкания в кольцо) с последующим разрушением и лизисом клеток межпучковой паренхимы. Обособившиеся партикулы (рис. 2, А), защищенные с поверхности мощной пробкой, включают от 1 до 4 проводящих пучков. В них на протяжении многих лет продолжается работа камбия, благодаря чему происходят регулярное увеличение объема и обновление запасующих, а также проводящих тканей, при этом по-прежнему преобладает крахмалоносная флоэмная паренхима. Наличие спящих пазушных почек на побеговых партикулах, способность к корнеобразованию определяют некоторую подвижность растения, а при отдалении партикул в условиях динамичности субстрата и вегетативное размножение.

Складывающийся внутри подушки микроклимат в известной мере смягчает воздействие факторов окружающей среды, что, в частности, отражается на структуре листьев. Несмотря на то что растения обитают в суровых условиях, их листья характеризуются слабо выраженными чертами ксероморфной организации. Они мелкие, мясистые, опушенные редкими булавовидными живыми волосками (рис. 2, Е), амфистоматические, с небольшим числом устьиц, которое в верхней эпидерме достигает в среднем 97 на 1 мм², в нижней — 67, извилистыми антиклинальными стенками эпидермальных клеток (рис. 2, Ж, З), световые, с относительно высоким коэффициентом палисадности (30—35%). Столбчатый мезофилл представлен 2, реже 3 слоями плотно расположенных палисад, губчатая паренхима включает 4—5 слоев лопатных клеток с сетью хорошо развитых воздухоносных полостей.

Черешки дефинитивных листьев, как и ювенильных, округлые (рис. 2, И). Проводящих пучков — шесть: 3 крупных чередуются с 3 мелкими, располагаются кольцом. Толстостенные клетки эпидермы, мощные колпачки протофлоэмных волокон и склерифицированная межпучковая паренхима придают черешкам, сохраняющимся на побеге в течение нескольких лет, повышенную жесткость и прочность. Листовой след 3—5-пучковый, узел 3—5-лакунный.

Таким образом, высокий уровень специализации изученной жизненной формы есть результат коррелированных между собой и взаимозависимых процессов преобразований макро- и микроструктуры вегетативных органов растения в ходе его онтогенеза. Выявленная специфика структурной организации *P. grandiflora*, направленная на эффективное использование ограниченных ресурсов среды, иллюстрирует один из путей адаптивной эволюции высокогорных растений умеренных широт.

Вместе с этим своим внешним обликом, морфологией и микроструктурой *P. grandiflora* весьма сходна с некоторыми мягкоствольными «розеточными деревьями» (Warming, 1923, цит. по: Гатцук, 1976), характеризующимися «травянистым» анатомическим строением, или так называемыми «мегафитами» (Cotton, 1944), тропических высокогорий (виды *Senecio*, *Microdracoides squamosus* Hua и др.) (Вальтер, 1968; Kruse, 1973; Егорова, 1982). В побеговой системе *P. grandiflora*, как и у них, прослеживается четкая дифференциация на специализированные однолетние удлиненные генеративные боковые побеги и многолетние укороченные моноподиально нарастающие скелетные. Последние похожи друг на друга по мощности, длительности жизни, структуре, эндогенному ритму развития и характеру ветвления. Они слабоветвящиеся, с ограниченным числом активных точек роста, относительно крупными листьями, сближенными на концах ветвей (акрофилльных) и в целом создающими просвечивающую «крону», открытыми почками,

защищенными широкими основаниями листьев, которые вместе с черешками образуют на поверхности стебля мощный «щетинистый» покров (шубу).

Осевые органы *P. grandiflora* сильно паренхиматизированы, слабо одревесневшие, с мягкой рассеянно-сосудистой ксилемой, маноксилические (по определению Яценко-Хмелевского, 1958). Стебли, как и у двудольных мегафитов, имеют хорошо развитую крахмалоносную сердцевину, кольцо открытых проводящих пучков, разделенных широкими лучами паренхимы. Преобладает произведенная камбием вторичная флоэма. Годичные кольца во вторичной ксилеме отсутствуют. Основную массу в пучках составляет паренхима. Сосуды единичные или сближены в небольшие группы по 2—3, ксилемные волокна отсутствуют, клеточные оболочки как осевой, так и лучевой паренхимы нелигнифицированы. Покровной тканью служит пробка. Кроме этого, снаружи многолетние стебли защищены мощным покровом из оснований листьев и черешков.

Важная биологическая особенность *P. grandiflora*, обитающей в более суровых условиях, чем «розеточные деревья», — это свойственная ее осевым органам (побегу и корню) контрактильность, благодаря которой почки возобновления и розетки ассимилирующих листьев удерживаются близ поверхности субстрата.

Наличие ряда общих черт организации позволяет рассматривать «розеточные деревья» тропических высокогорий и более миниатюрные подушки альпийского и субнивального поясов умеренной зоны (типа исследованной нами *P. grandiflora*) как один из примеров морфологической конвергенции разных по происхождению групп высокогорных растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вальтер Г. 1968. Растительность земного шара. 1. Тропические и субтропические зоны. М. Гатцук Л. Е. 1976. Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения//Проблемы экологической морфологии растений. М. Егорова Т. В. 1982. Порядок осоковые (Cyperales)//Жизнь растений. Т. 6. Цветковые растения. М. Зиман С. Н. 1979. Жизненные формы высокогорных лютиковых (Ranunculaceae)//Проблемы ботаники. Новосибирск. 14, № 2. Шипчинский Н. В. 1937. Род *Paraquilegia* Drumm. et Hutch.//Флора СССР. Т. 7 М.; Л. Шпота Е. И. 1955. Род *Paraquilegia* Drumm. et Hutch.//Флора Киргизской ССР. Т. 6. Фрунзе. Яценко-Хмелевский А. А. 1958. Происхождение покрытосеменных по данным внутренней морфологии их вегетативных органов//Бот. журн. 43, № 3. Cotton A. D. 1944. The megaphytic habit in the tree *Senecios* and other genera//Proc. Linnean Soc. London. Sess. N 156, p. 2. Kruse J. 1973. Familie Cyperaceae//Urania Pflanzenreich. Höhere Pflanzen 2. Leipzig; Berlin. Rauh W. 1939. Über polsterförmigen Wuchs. Ein Beitrag zur Kenntnis der Wuchsformen der höheren Pflanzen//Nova Acta Leopoldina, N. F. 7, N 49. Späth H. L. 1912. Der Johannistrieb. Berlin.

Поступила в редакцию
10.04.90

R. P. Barykina, N. V. Chubatova, G. O. Algadaeva

THE STRUCTURAL ADAPTATION OF THE CUSHIONSHAPED PLANTS TO HIGH-MOUNTAIN CONDITIONS WITH SPECIAL REFERENCE TO *PARAQUILEGIA GRANDIFLORA* (RANUNCULACEAE)

The ontomorphogenesis and anatomical structure of vegetative organs of a high-mountain species *Paraquilegia grandiflora* are studied. Revealed regularities of structural transformations illustrate one of the modes of the extremely specialized life form forming-cushion. For the first time the contractility of shoots is described by the authors as its important biological peculiar feature. The structural similarity of the

cushionshaped plants such as *P. grandiflora* to the rosette trees «Roset lignoser» from tropical high-mountains demonstrates the classical case of the morphological convergence.

УДК 581.14:582.736:635.651

В. А. Ахундова, Е. В. Туркова

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ БУТОНИЗАЦИИ И ЦВЕТЕНИЯ БОБОВ И НУТА В СВЯЗИ С ПЛОДООБРАЗОВАНИЕМ

Несмотря на большое народнохозяйственное значение и широкое распространение однолетних бобовых растений, биологические особенности их генеративного развития изучены недостаточно. Между тем эта проблема имеет важное теоретическое и практическое значение в связи с большими потерями бутонов, цветков и завязей, снижающими продуктивность растений. Исследования особенностей генеративного развития, потенциальной продуктивности и ее реализации важны и тем, что они дают новый материал к познанию типов регуляторных механизмов поддержания устойчивости растения как биологической системы к неблагоприятным условиям.

Решение задачи повышения продуктивности плодо- и семяобразования затрудняется множественностью причин редукции репродуктивных органов. Потери зависят как от внешних факторов, так и от внутренних корреляций развития. Влияние внешних условий на продуктивность однолетних бобовых изучали многие авторы (Пашенко, 1964; Шумилин, 1965; Kambal, 1969; Андреева, Персанов, 1970; Ахундова, 1979; Ведышева, 1979; Демина, 1980; Балашов, 1982; Туркова, Ахундова, 1987; и др.). Меньше исследовано влияние внутренних факторов на продуктивность и редукцию генеративных органов этих растений. Так, установлена зависимость абортивности семян в плоде от расположения плодов на растении (Бебин, 1967); изучены некоторые аномалии у бобов в развитии зародышевых мешков, возникающие до опыления и оплодотворения, ведущие к дегенерации семечек в завязи, а также эмбриологические отклонения при развитии плодов и семян (Атабекова, Ермакова, 1970; Семенова, 1988); описаны нарушения гаметогенеза, приводящие к стерильности пыльцы (Поддубная-Арнольди, 1964).

Следует отметить, что процесс от опыления до оплодотворения у бобовых культур изучен еще недостаточно, многие вопросы лишены ясности и нуждаются в дальнейшей разработке. Описанные в литературе аномалии развития, влияющие на снижение продуктивности плодо- и семяобразования, редко связываются с фазами развития и этапами органогенеза растения или отдельных генеративных органов. Лишь отдельные публикации посвящены динамике процессов, происходящих на фазах бутонизации, цветения и плодообразования (Поддубная-Арнольди, 1982; Malik, Setia, 1984; King, Heyes, 1986; Герасимова-Навашина, 1986). До настоящего времени уделяется мало внимания выявлению онтогенезе растений наиболее уязвимых моментов, влияющих на снижение продуктивности.

Задачами нашей работы были изучение биологических особенностей генеративного развития бобов и нута в период бутонизации, цветения и формирования плодов с целью определения фаз, оказывающих