

Литература

1. Пименов М. Г., Томкович Л. П. Изменчивость в европейской части СССР и таксономия *Ferulago galbanifera* (Miller) Koch. — Биол. науки, 1978, № 10, с. 84.
2. Турков В. Д., Шелепина Г. А. и др. Исследование кариотипов некоторых видов рода *Ferula* L. (Ariaceae) — Ботан. журн., 1978, т. 63, вып. 8, с. 1212.
3. Хромосомные числа цветковых растений. — Л.: Наука, 1969.
4. Levan A., Frenga K., Sandberg A. Nomenclature for centromeric position on chromosomes. — Hereditas, 1964, t. 52, № 2, p. 201.

Рекомендована Ботаническим садом Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 3 октября 1980 г.

УДК 581.821:582.663

БОТАНИКА

ТИПИЧНОЕ СТРОЕНИЕ УСТЬИЧНОГО АППАРАТА СТЕБЛЕЙ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ *AMARANTHUS* L.

А. К. Тимонин, Л. И. Лотова

Изучено строение и развитие устьичного аппарата стебля у девяти видов из двух секций рода *Amaranthus*. Стеблевые устьичные аппараты мезоэпигенного типа (латероцитные, не вполне энциклоцитные и энциклоцитные) и сильно отличаются от устьичных аппаратов листьев тех же видов. Преобладающий тип устьичного аппарата и характер расположения замыкающих клеток относительно поверхности эпидермы неодинаковы у видов из разных секций. *A. graecizans* ssp. *sylvestris* по строению устьичного аппарата сходен с видами из секции *Amaranthus* и резко отличается от других видов из секции *Blitopsis*. Признаки ксероморфизма, проявляющиеся в расположении устьиц в бороздах, можно рассматривать как выражение общих закономерностей в строении устьичного аппарата стебля или считать их унаследованными от предков, обитавших в засушливых условиях. Отмечено сходство с устьичными аппаратами некоторых *Polycarpaceae* и *Cenchraceae*, которое, возможно, указывает на родственные связи этих таксонов.

Изучению строения и развития устьичного аппарата у представителей семейства *Amaranthaceae* посвящено много работ [16—18, 22, 24, 27]. Однако исследователи обращали внимание главным образом на особенности устьичного аппарата листьев. Сведений о строении устьичного аппарата стеблей у представителей этого семейства очень мало, а для видов рода *Amaranthus* в известной нам литературе вообще нет.

Изучая анатомию побегов разных видов этого рода, мы обратили внимание на некоторые особенности строения устьичного аппарата стебля, которые могут иметь систематическое значение.

Было исследовано девять видов из двух секций рода. Характеристика материала дана в таблице. Номенклатура, объем и систематическое положение видов приведены по Ю. Д. Гусеву [6].

Строение и развитие устьичного аппарата изучали на заключенных в глицерин кусочках эпидермы, снятых с фиксированных в спирте стеблей, а также на поперечных срезах стеблей, которые перед заключением в глицерин были обработаны раствором судана IV. Рисунки сделаны с помощью рисовального аппарата РА-1.

У всех исследованных видов стебель в поперечном сечении бороздчатый. В эпидерме борозд над хлоренхимой расположены устьица. Замыкающие клетки полностью сформировавшихся устьичных аппаратов у видов из секции *Blitopsis* (кроме *A. graecizans* ssp. *sylvestris*) расположены на одном уровне с другими клетками эпидермы или сла-

Характеристика исследованного материала

Вид	Место сбора	Время сбора	Фаза развития
Секция <i>Amaranthus</i>			
<i>A. caudatus</i> L.	Болгария, Велико Тырново	IX.1979	Цветение
<i>A. cruentus</i> L*	Ботанический сад Московского университета Выращен из семян, полученных из Никитского ботанического сада	IX.1978, IX.1980 VII—IX. 1979, IX. 1980	Плодоношение Во всех фазах
<i>A. powellii</i> S. Watson*	Болгария, Балчик	IX.1979	Плодоношение
<i>A. retroflexus</i> L.	Ростовская область, Сальская степь Близ Серпухова Московской области Близ Дмитрова Московской области Москва, станция Бирюлево (сбор. А. В. Чичева)	VII.1978 VIII.1978 IX.1978 VII.1978	Цветение » Созревание плодов Цветение
Секция <i>Blitopsis</i> Dumort.			
<i>A. albus</i> L.	Ростовская область, Сальская степь Москва, станция Бирюлево (сбор А. В. Чичева)	VII.1978 То же	Цветение и плодоношение То же
	Касимов Рязанской области	VIII.1978	»
<i>A. blitoides</i> S. Watson	Ростовская область, Сальская степь Волгоград	VII.1978 VIII.1978	Цветение Цветение и плодоношение
<i>A. deflexus</i> L.**	Болгария, Пловдив и Горно-Оряховец	IX.1979	То же
<i>A. graecizans</i> L. ssp. <i>sylvestris</i> (Vill.) Brenan*	Болгария, Варна	IX.1979	Плодоношение
<i>A. lividus</i> L.	Болгария, Устие-на-Камчия, южнее Варны	То же	»

* Определение подтверждено Ю. Д. Гусевым.

** Определение подтверждено В. И. Тихомировым.

бо приподняты над ними (рис. 1, А, Б), а у видов из секции *Amaranthus* и у *A. graecizans* ssp. *sylvestris* они находятся на выступах, поднимающихся со дна и краев борозд (рис. 1, В). По классификации Н. А. Анели [1], такие устьичные аппараты можно отнести к столбчатому типу. У *A. graecizans* ssp. *sylvestris* выступы, несущие устьица, цилиндрические (рис. 1, Г), у видов из секции *Amaranthus* — конические (рис. 1, Д), причем у *A. caudatus* и *A. retroflexus* выступы ниже, чем у *A. cruentus* и *A. powellii*, и замыкающие клетки находятся на одном уровне с примыкающими к устьищу эпидермальными клетками (рис. 1, Е) Возможно, что различия в степени приподнятости устьиц у видов из секции *Amaranthus* связаны с фазой развития растения, так как при исследовании *A. cruentus* наиболее приподнятые устьица отмечены у плодоносящих экземпляров.

Сравнение строения устьичного аппарата стеблей *A. retroflexus* и *A. albus*, собранных в полупустынных степях Ростовской области и в Средней России, где лето 1978 г было холодным и влажным, показало, что степень приподнятости устьиц над уровнем эпидермы оставалась постоянной у каждого из этих видов. Таким образом, у *A. retroflexus*, *A. albus* и, вероятно, у других исследованных видов степень при-

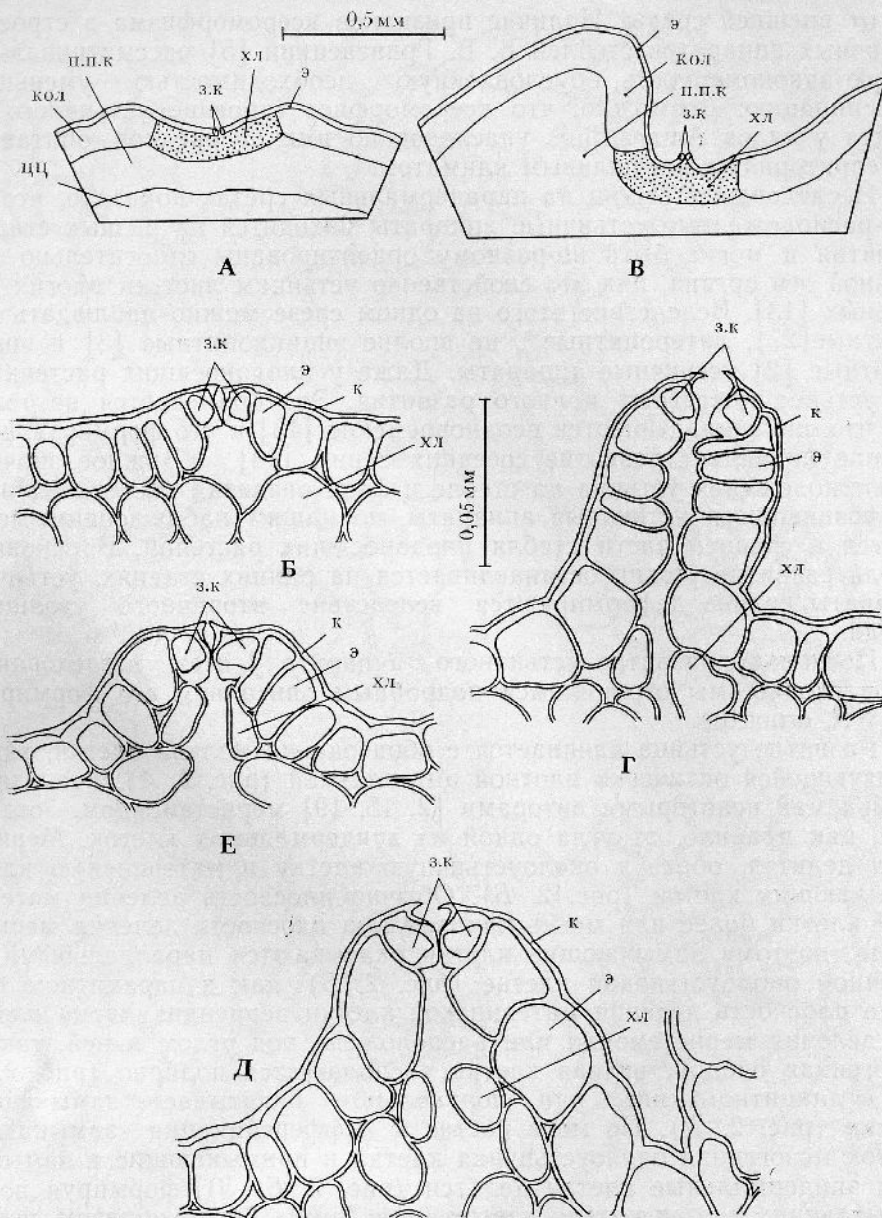


Рис. 1. Стросние и расположение устьичных аппаратов. А, В — схемы поперечных срезов периферической зоны стебля; Б, Г, Д, Е — устьица в разрезе (А, Б — *Amaranthus lividus*; В, Д — *A. cruentus*; Г — *A. graecizans* ssp. *sylvestris*; Е — *A. retroflexus*):

з. к — замыкающие клетки, к — кутикула, кол — колленхима, л. п. к — паренхима первичной коры, хл — хлоренхима, ц. ц — центральный цилиндр, э — эпидерма

поднятости устьиц не обусловлена непосредственным воздействием окружающей среды, а представляет собой наследственно закрепленный признак, как и у некоторых других центросеменных [12].

Расположение устьиц в бороздах мы рассматриваем как черту ксероморфизма в строении стеблей исследованных видов. Развитие у некоторых из них выступов, выносящих замыкающие клетки над уровнем эпидермы, не противоречит нашему предположению, поскольку значительная приподнятость устьиц, расположенных в углублениях, свойственна многим ксерофитам [8, 11]. На приспособление к ксерофитизму указывает, на наш взгляд, и то, что при высыхании растений края борозд сближаются и иногда смыкаются и изолируют таким образом усть-

ица от внешней среды. Наличие признаков ксероморфизма в строении устьичных аппаратов стеблей *B. B. Гриневецкий* [5] рассматривал как общую закономерность, обусловленную необходимостью уменьшить транспирацию. Возможно, что ксероморфное строение устьичного аппарата у видов *Amaranthus* унаследовано ими от предков, обитавших на территориях с засушливым климатом.

Исследование устьиц на парадермальных срезах показало, что рядом расположенные устьичные аппараты находятся на разных стадиях развития и могут быть по-разному ориентированы относительно продольной оси органа, как это свойственно устьицам листьев многих двудольных [13]. Вследствие этого на одном срезе можно наблюдать гаплоцитные [27], латероцитные*, не вполне энциклоцитные [3] и энциклоцитные [2] устьичные аппараты. Даже у плодоносящих растений не все устьица достигают полного развития. Это объясняется не только тем, что они закладываются неодновременно [13] и что формирующееся устьице подавляет развитие соседних с ним [14]. Важное значение имеют положение устьица на стебле и фаза развития растения. Наиболее развитые устьичные аппараты, по нашим наблюдениям, встречаются в средней части стебля плодоносящих растений. В основании стебля развитие устьиц останавливается на ранних стадиях, устьичные аппараты сильно деформируются вследствие вторичного утолщения стебля.

Поскольку развитие устьичного аппарата у всех исследованных видов сходно, мы ограничимся подробным описанием его формирования у *A. cruentus*.

Развитие устьица начинается с образования мелкой клетки, характеризующейся оптически плотной цитоплазмой (рис. 2, А). Эта клетка, называемая некоторыми авторами [2, 15, 19] меристемоидом, отделяется, как правило, от угла одной из эпидермальных клеток. Меристемоид делится, образуя околоустьичную клетку и материнскую клетку замыкающих клеток (рис. 2, Б). Обычно плоскость деления материнской клетки более или менее параллельна плоскости деления меристемоида, поэтому замыкающие клетки оказываются параллельными мезогенной околоустьичной клетке (рис. 2, В), как в парацитном типе. Реже плоскость деления материнской клетки перпендикулярна плоскости деления меристемоида или расположена под углом к ней, так что мезогенная околоустьичная клетка располагается полярно (рис. 2, Г), как в диацитном типе, или полукольцом охватывает замыкающие клетки (рис. 2, Д). По мере роста и дифференциации замыкающих клеток мезогенная околоустьичная клетка и примыкающие к замыкающим эпидермальные клетки делятся (рис. 2, Е—З), формируя вокруг замыкающих клеток кольцо клеток (рис. 2, И). Таким образом, устьичный аппарат у *A. cruentus* можно отнести к цикло-мезоперигенному типу [15]. Вследствие этих делений и разрастания околоустьичных клеток замыкающие клетки выносятся над уровнем эпидермы (см. рис. 1, Д).

У видов из секции *Blitopsis* развитие устьичного аппарата обычно останавливается на стадии гаплоцитного или латероцитного типа, реже возникают не вполне энциклоцитные и энциклоцитные устьичные аппараты.

Строение и развитие устьичных аппаратов у исследованных видов *Amaranthus* до деталей сходны с таковыми у *Basella alba* (*Basellaceae*) [25], а на отдельных стадиях развития они обнаруживают сходство со сформировавшимися устьицами некоторых представителей *Illiciaceae*, *Schizandraceae* [10], *Cactaceae* [9, 21, 25] и стеблевыми устьицами

* Мы считаем возможным отнести к этому типу устьичные аппараты не только с околоустьичными клетками, расположенными по обеим сторонам от замыкающих клеток, но и с расположенными с одной стороны от них.

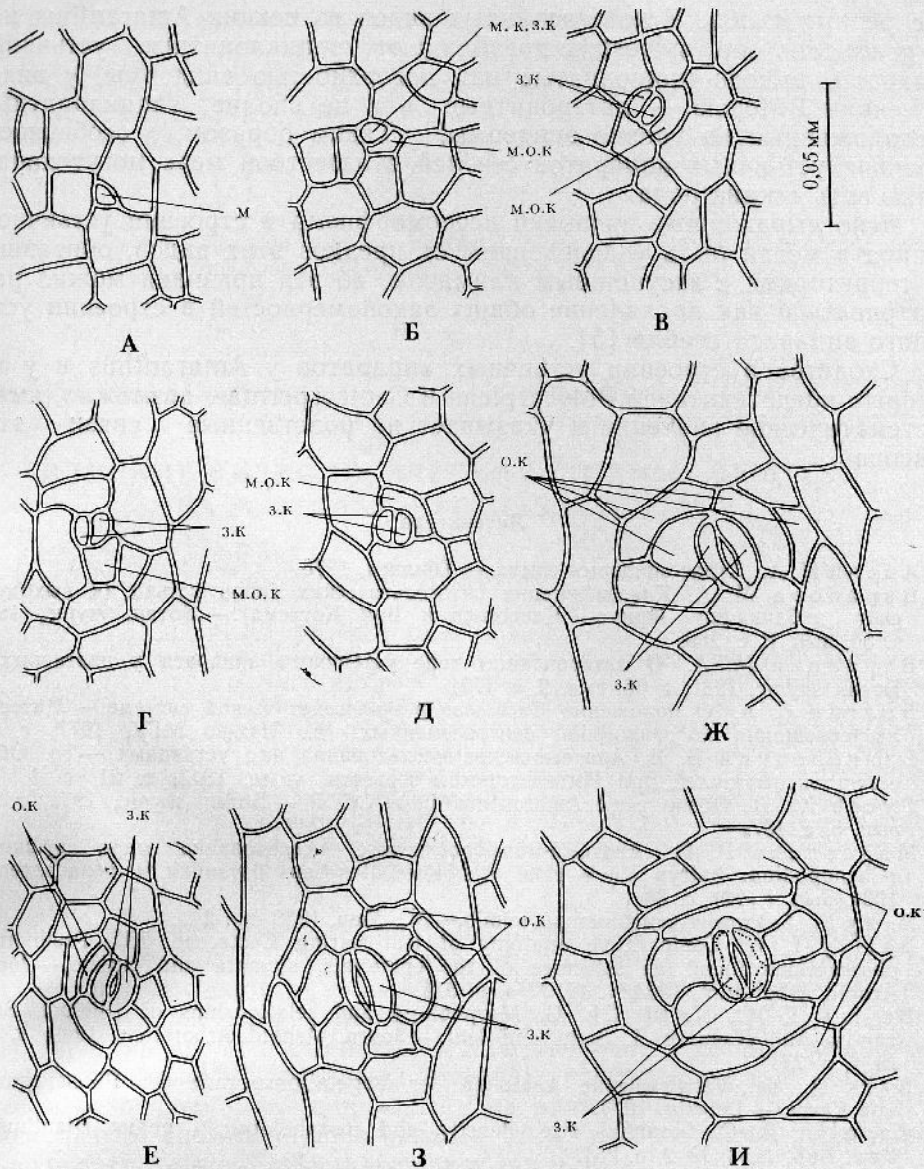


Рис. 2. Последовательные стадии развития цикло-мезоперигенного устьичного аппарата у *Amaranthus cruentus*. А — образование меристемоида; В — первое деление меристемоида; В—Д — разные типы ориентации замыкающих клеток относительно мезогенной околоустьичной клетки; Е — деление мезогенной околоустьичной клетки и примыкающих эпидермальных клеток, ведущее к образованию латероцитного устьица; Ж — устьице промежуточного типа между латероцитным и не вполне энциклоцитным; З — не вполне энциклоцитное устьице; И — энциклоцитное устьице:

з. к — замыкающие клетки, м — меристемоид, м. к. з. к — материнская клетка замыкающих клеток, м. о. к. — мезогенная околоустьичная клетка, о. к — околоустьичные клетки

Chenopodium botrys (Chenopodiaceae) [7] Хотя сходство в строении устьичных аппаратов у представителей разных семейств и таксонов более высокого ранга может быть результатом параллельного или конвергентного развития [20], в данном случае оно, возможно, отражает родственные связи этих семейств, на филогенетическую близость которых указывают и другие авторы [4, 26]

Результаты нашего исследования подтвердили мнение о существовании различий в строении устьичных аппаратов на разных органах одного растения [23]. Так, у видов *Amaranthus* устьичные аппараты на листьях аперигенные [16—18, 22, 24, 27], на стеблях — мезопериген-

ные разных типов. У исследованных видов из секции *Amaranthus* и у *A. graecizans* ssp. *sylvestris* преобладают энциклоцитные устьичные аппараты, высоко приподнятые над поверхностью эпидермы, у видов из секции *Blitopsis* — латероцитные или не вполне энциклоцитные, расположенные на уровне эпидермы. Таким образом, особенности строения устьичных аппаратов стеблей в известной мере могут характеризовать секции рода.

Ясно выраженные признаки ксероморфизма в строении устьичного аппарата могли быть унаследованы от предков этих видов, обитавших на территориях с засушливым климатом, но эти признаки можно рассматривать и как проявление общих закономерностей в строении устьичного аппарата стебля [5].

Сходство в строении устьичных аппаратов у *Amaranthus* и у некоторых представителей *Polycarpicae* и *Centrospermae*, возможно, имеет систематическое значение и указывает на родственные связи этих таксонов.

Литература

1. Апели Н. А. Атлас эпидермы листа. — Тбилиси, 1975.
2. Баранова М. А. Классификация онтогенетических типов устьиц (к выходу в свет публикации Фринс—Класенса и Ван Коттема) — Ботан. журн., 1975, т. 60, вып. 2, с. 280.
3. Баранова М. А. О латероцитном типе устьичного аппарата у цветковых. — Ботан. журн., 1981, т. 66, вып. 2, с. 179.
4. Волгин С. А. О положении Састасеае в филогенетической системе. — Материалы совещания по филогении центросеменных. М.: Изд-во МГУ, 1977, с. 11.
5. Гриневецкий Б. Б. Анатомические исследования над устьицами. — Тр. Об-ва естествоиспытателей при Императорском юрьевск. ун-те, 1913, т. 21, с. 1.
6. Гусев Ю. Д. Обзор рода *Amaranthus* L. в СССР — Ботан. журн., 1972, т. 57, вып. 5, с. 457.
7. Медведева Р. Г. Анатомо-морфологическое исследование мари душистой (*Chenopodium botrys* L.). — Изв. АН КазССР. Сер. ботаники и почвоведения, 1961, вып. 1 (10), с. 80.
8. Эзау К. Анатомия семенных растений. — М.: Мир, 1980, кн. 2.
9. Bailey I. W. Comparative anatomy of leaf-bearing Cactaceae. XII. Preliminary observations upon the structure of the epidermis, stomata and cuticle. — Journ. Arnold Arboretum, 1964, v. 45, № 4, p. 374.
10. Bailey I. W., Nast Ch. G. Morphology and relationships of *Illicium*, *Schizandra* and *Kadsura*. I. Stem and leaf. — Journ. Arnold Arboretum, 1948, v. 29, № 1, p. 77.
11. Bary A., de. Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. — Leipzig, 1877.
12. Carolin R. C. Stomatal size, density and morphology in genus *Dianthus*. — Kew. Bul., 1954, № 2, p. 251.
13. Dunn D. B., Sharma G. K., Campbell Ch. C. Stomatal patterns of Dicotyledons and Monocotyledons. — Amer. Midland Naturalist, 1965, v. 74, № 1, p. 185.
14. Farooqui P. (Kidwai N.) On the occurrence of abnormal stomata in plants. — Cur. Sci. (India), 1979, v. 48, № 19, p. 841.
15. Fryns-Classens E., Cotthem W. van. A new classification of the ontogenetic types of stomata. — Bot. Rev., 1973, v. 39, № 1, p. 71.
16. Inamdar J. A. Epidermal structure and stomatal ontogeny in some Polygonales and Centrospermae. — Ann. Bot., 1969, v. 33, № 131, p. 541.
17. Inamdar J. A., Gangadhara M. et al. Epidermal structure and ontogeny of stomata in some Centrospermae. — Fedde's Repertorium, 1977, Bd. 88, H. 7—8, S. 465.
18. Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. — Oxford, 1950, v. 2.
19. Neischlová E., Kaplan J. Stomatálne typy a stomatálny komplex. — Biológia. Ser. A — Botanica, 1975, ročník 30, № 4, p. 315.
20. Paliwal G. S., Harjal N. Evolution of stomatal complex in Embryobionta. — Cur. Sci. (India), 1977, v. 46, № 14, p. 481.
21. Penkert D. E. Zur Anatomie von *Epiphyllum chrysocardium* Alexander (Cactaceae) — Epidermis und Stomatogenese. — Flora, 1980, Bd. 169, H. 1, S. 1.
22. Sen S. Stomatal types in Centrospermae. — Cur. Sci. (India), 1958, v. 27, № 2, p. 65.
23. Shah G. L., Parabia M. H., Purnimadevi T. Observations on the number, morphology and ontogeny of cotyledonary stomata of *Crotalaria juncea* L. grown in different environmental conditions. — Flora, 1974, Bd. 163, H. 5, S. 443.

24. Solereder H. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. — Stuttgart, 1899.
25. Strasburger E. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. — Jahrbüch. wissenschaft. Bot., 1866—1867, Bd. 5, S. 297
26. Takhtajan A. L. Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta). — Bot. Rev., 1980, v. 46, № 3, p. 225.
27. Yunus M., Rastogi K. et al. Epidermal studies in *Amaranthus caudatus* L., *A. hypochondriacus* L. and their F₁ hybrid. — Flora, 1978, Abt. B, Bd. 167, H. 2, S. 141.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 31 марта 1981 г.

УДК 635.63:581.143.28.04

ФИЗИОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

ВЛИЯНИЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИ АКТИВНЫХ ВЕЩЕСТВ НА РОСТОВЫЕ ПРОЦЕССЫ ОГУРЦА

В. И. Сутулова

Изучали влияние регуляторов роста на растения огурца разных половых типов. Различия между обработанными и необработанными растениями по интенсивности ростовых процессов проявляются на 5—8-й дни после обработки. Эффективность влияния регуляторов роста зависит от полового типа растения. Гиббереллин сильнее воздействует на растения гинодицидного типа, этрел — на растения типа моноиксты. Наблюдается обратная зависимость между длиной растений и числом пестичных цветков. Регуляторы роста непосредственно воздействуют на ростовые процессы междоузлий.

Для повышения продуктивности растений с раздельнополоыми цветками часто необходимо регулировать численное соотношение между цветками разных половых форм. В настоящее время для повышения продуктивности растений применяют регуляторы роста [1, 2]. У тыквенных культур число пестичных цветков увеличивается под влиянием 2-хлорэтанфосфоновой кислоты (этрела), ингибирующей ростовые процессы некоторых осевых органов. Для получения тычиночных цветков используют гибберелловую кислоту ГА₃ (гиббереллин), усиливающую рост части междоузлий и черешков листьев.

Влияние регуляторов роста на формирование растений с раздельнополоыми цветками в процессе органогенеза вегетативных органов изучено мало. Это побудило нас исследовать влияние гиббереллина и этрела на ростовые процессы огурца на различных этапах органогенеза.

Использовали разные половые типы огурца, различающиеся по наличию тычиночных пестичных или гермафродитных цветков, а также по численному соотношению между ними. Из растений полового типа моноиксты, к которому принадлежит большинство современных сортов огурца, был выбран сорт Изящный; на растениях этого сорта тычиночных цветков в несколько раз больше, чем пестичных. Представителем гинодицидного типа был сорт Плодовитый 147. У одних растений этого сорта образуются в основном пестичные цветки, у других — тычиночные, а некоторые растения представляют собой переходные формы между этими двумя крайними группами. В качестве полового типа андромоноикстов использовали гермафродитноцветковую форму Г-61, у которой преобладают цветки с полунижней завязью и нормально развитыми тычинками. На отдельных растениях изредка встречаются одиночные тычиночные цветки.

Растения, выращенные в условиях теплицы и вегетационного домика, трехкратно опрыскивали водными растворами 0,2 %-ного гиббереллина и 0,015, 0,03 и 0,06 %-ного этрела. Первое опрыскивание проводили на IV этапе органогенеза, когда у единичных цветков начали закладываться чашелистики, а у остальных были только цветковые булочки. Обычно это совпадало с фазой развертывания первого настоящего листа. Последующие обработки проводили через 5—7 суток.