

УДК 581.8

**МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ
НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *ACONITUM* L.
СЕКЦИИ *ACONITUM* И *ANTHORA* DC.
В ОНТОГЕНЕЗЕ¹**

Р. П. Барыкина, Т. А. Гуланян, Н. В. Чубатова

**A MORPHOLOGICAL-ANATOMICAL INVESTIGATION
OF SOME REPRESENTATIVES OF THE GENUS
ACONITUM L. (SECTIONS *ACONITUM* AND *ANTHORA* DC.)
IN ONTOGENESIS.**

R. P. Barykina, T. A. Gulanyan, N. V. Chubatova

В настоящем сообщении приводятся результаты изучения онтоморфогенеза и анатомической структуры вегетативных органов четырех представителей рода *Aconitum* L.: *A. nasutum* Fisch., *A. variegatum* L., *A. szukini* Turcz. (секц. *Aconitum-Napellus* DC.) и *A. confertiflorum* (DC.) Worosch. (1945, «Бот. журн.», рго. *A. confertiflorum* DC.) из секции *Anthora* DC.

В отличие от ранее исследованных видов секции *Lycostonum* DC. (Барыкина и др., 1976), являющихся короткостержнекорневыми или вертикально-корневищными травянистыми многолетниками, рассматриваемые акониты — растения клубнеобразующие.

Во внешнем облике и структуре вегетативных органов представителей секции *Lycostonum* наблюдается определенное единообразие. В виргинильный и ранний генеративный периоды в подземной части у них имеются партикулирующие вертикальное корневище и короткий стержневой корень («стеблекорень»). У взрослых генеративных и стареющих растений в связи с отмиранием системы главного корня и усиливающейся партикуляцией подземный орган представлен коротким сетчатым вертикальным корневищем с резервом почек возобновления и немногочисленными придаточными корнями, одни из которых запасные, другие, развивающиеся в основании монокарпических надземных побегов, — эфемерные, поглощающие. Надземные побеги полициклические, полурозеточные.

Секции *Aconitum* и *Anthora* характеризуются большим разнообразием жизненных форм. Они включают преимущественно растения клубнеобразующие. Лишь как исключение встречаются виды (*A. moschatum* Stapf, секц. *Anthora*), имеющие подземные органы типа *Lycosto-*

¹ Материал, изложенный в статье, доложен на заседании ботанической секции МОИП в мае 1974 г.

num, либо обладающие симподиально нарастающим горизонтальным корневищем (*A. decipiens* Worosch. et Anfalov, *A. saposhnikovii* B. Fedtsch., секц. *Aconitum*) (Ворошилов, 1973).

A. nasutum — эндем Кавказа, обитает на лугах, в кустарниках, по лесным опушкам в верхнем лесном и субальпийском поясах. *A. variegatum* растет по лесным оврагам, берегам ручьев, во влажных горных лесах, на пастбищах в Средней и Южной Европе, широко введен в культуру. *A. sczukini* в СССР широко распространен в широколиственных лесах по Амуру и всему Приморью. *A. confertiflorum* произрастает в Средней Европе и Средиземноморье; в СССР встречается от верхнего лесного до альпийского пояса Кавказа, на лугах, каменистых склонах, в кустарниках и сосновых лесах (Гроссгейм, 1949; Ворошилов, 1952, 1964; Кемуллария-Натадзе, 1966).

Наблюдения за ростом и развитием растений, сбор гербария, материала для морфологического и анатомического анализа проводились в природе в Тебердинском государственном заповеднике (район Домбая), Ахалкалакском р-не Грузинской ССР, Кавалеровском р-не Приморского края, а также в культуре (альпинарий, участок систематики Ботанического сада МГУ) в течение вегетационных сезонов 1972—1974 гг. Изучались разновозрастные растения (от проростков до взрослых плодоносящих).

Семена видов секций *Aconitum* и *Anthora*, как и секции *Lycostium*, принадлежат к числу медленно прорастающих (Штейнберг, 1945; Монтеверде, 1945; и др.). Период от фазы рассеивания их до прорастания, по имеющимся сведениям (Сацыперова, 1972; Штейнберг, 1945; и др.), колеблется от 6 месяцев до 2—3 лет. Первые этапы онтогенеза у всех 4 исследованных видов протекают сходно. Прорастание надземное. Семядоли с длинными черешками, свободными или срастающимися на большем или меньшем протяжении с образованием семядольной трубки (секц. *Anthora*). Крайне короткий гипокотиль проростка незаметно переходит в главный корень. Семядоли часто остаются единственными ассимилирующими органами в течение первого года вегетации, а почечка пробуждается на втором году жизни. Реже у однолетних сеянцев развивается один ассимилирующий лист.

Рассмотрим особенности онтогенеза *A. nasutum*. За счет накопления ассимилятов, выработанных семядолями, гипокотиль и основание главного корня к концу вегетационного сезона несколько разрастаются в толщину, формируя небольшой (1—1,5 мм в толщину, 3—4 мм в длину) округло-конусовидный клубень. Он сохраняется живым в течение ряда последующих лет, являясь органом запасаения (рис. 1, а, б).

Главный корень обычно триархный, но число тяжей первичной ксилемы на протяжении его может варьировать от 3 до 5. Эпиблема с редкими корневыми волосками. Экзодерма однорядная. Первичная кора включает 6—12 рядов клеток, в тонких корневых окончаниях они содержат гифы и везикулы эндотрофной микоризы. На поверхности корней встречаются бурые септированные гифы, дающие ответвления в клетки эпіблемы. Эндодерма с поясками Каспари. При вторичном утолщении корней происходит интенсивное деление клеток перицикла преимущественно периклинальными перегородками, приводящее к образованию примыкающего к первичной флоэме широкого периферического слоя паренхимы. Вторичная ксилема развита слабо. Трахеальные элементы представлены сосудами. Членики их короткие, широкие, без клювиков или с небольшими клювиками, поровость лестничная или сетчатая, перфорации простые. В центре корня дифференцируется узкий тяж паренхимной ткани.

Образование клубня обусловлено возрастающей паренхиматизацией центрального цилиндра гипокотыля и главного корня, связанной с деятельностью камбия, который откладывает преимущественно элемен-

ты вторичной флоэмы. Во флоэме преобладает тонкостенная запасо-
 щая тяжевая и лучевая паренхима. Ситовидные трубки с сопровож-
 дающими клетками рассеяны небольшими радиальными группами.
 В результате вторичной меристематизации и деления клеток заметно
 расширяется центральный паренхимный тяж. Обильная паренхима
 центрального цилиндра служит основным местом накопления запасно-

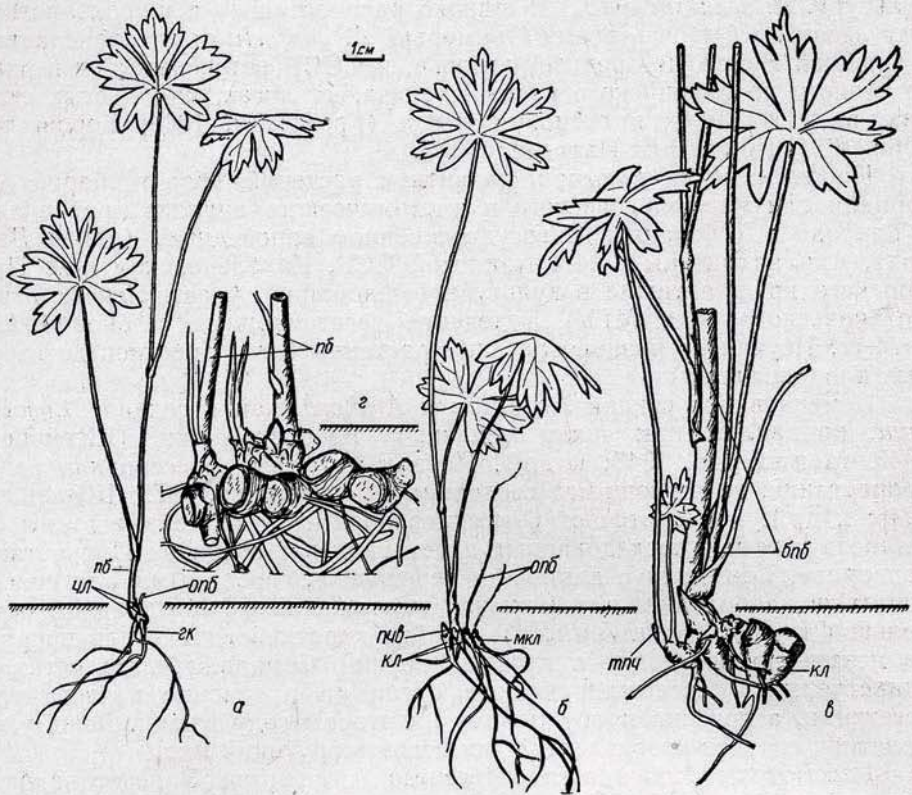


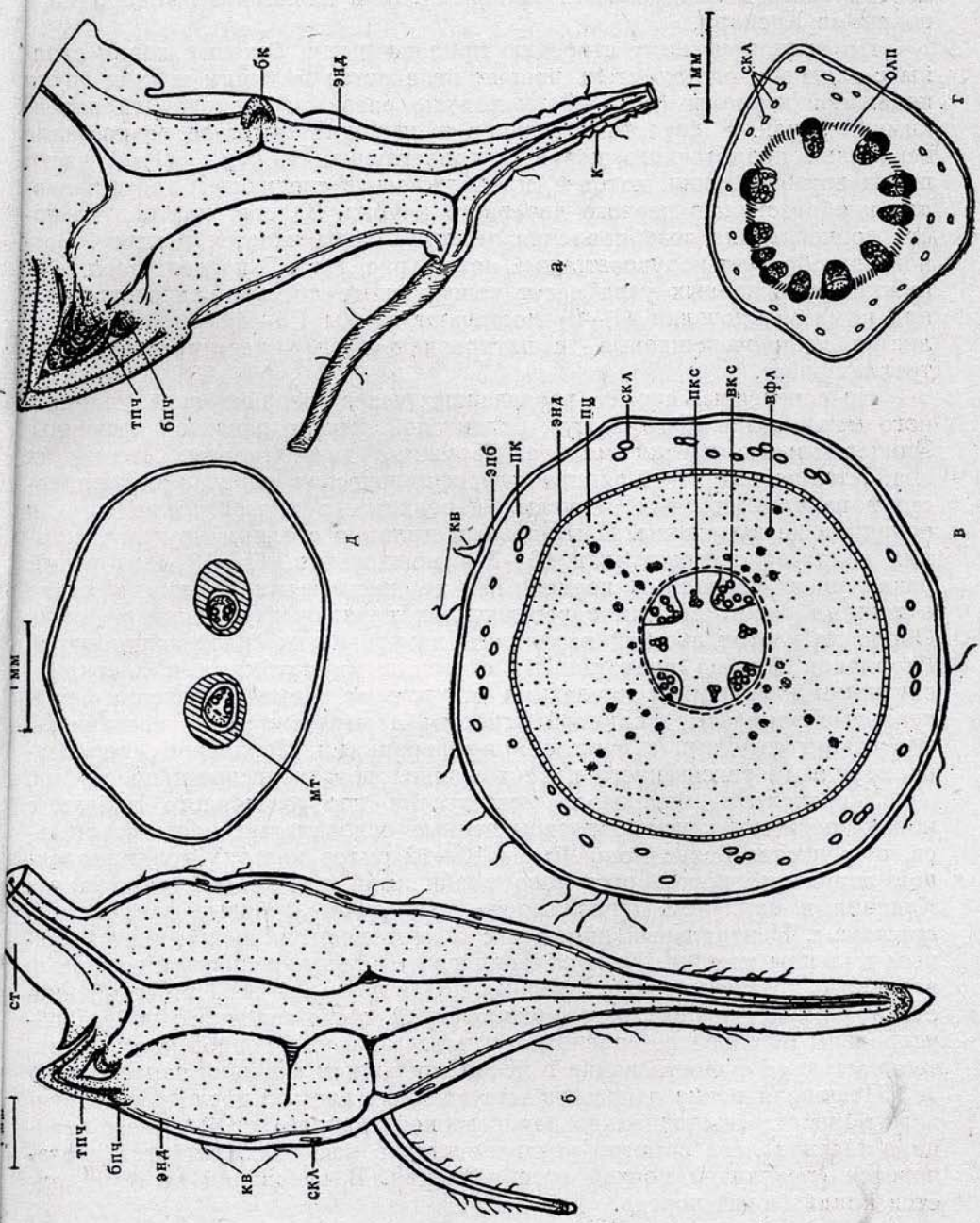
Рис. 1. *A. nasutum* (июль):

а — 3-летнее; *б* — 5-летнее; *в* — многолетнее растение; *г* — участок цепочковидного корневища взрослого цветущего экземпляра; *чл* — чешуевидные листья; *пб* — надземный побег; *опб* — остатки отмершего побега; *пчв* — почка возобновления; *гк* — главный корень; *кл* — клубень; *мкл* — материнский клубень; *бпб* — боковые побеги, образовавшиеся при повреждении верхушки цветоносного побега; *тпч* — терминальная почка бокового побега

го крахмала. Крахмальные зерна сложные, из 2—4, реже 6—7 зернышек. Разрастание клубня сопровождается интенсивным делением клеток эндодермы радиальными перегородками. Паренхима первичной коры сохраняется без заметных изменений. В ней в сравнении с центральным цилиндром крахмала содержится меньше. Оболочки клеток эпibleмы и экзодермы метакутинизируются, протопласты отмирают, полости заполняются бурым содержимым.

Весной 2-го года вегетации почечка образует розеточный побег с одним, реже двумя пятираздельными черешковыми листьями, в пазухах которых закладываются боковые почки. На этом моноподиальный рост главной оси сеянца прекращается, дальнейшее возобновление происходит симподиально. Почкой возобновления становится пазушная почка первого ассимилирующего листа. Она имеет 1—2 чешуи, защищающие конус нарастания с 2—3 зачатками срединных листьев; отме-

Рис. 2. Продольные разрезы почки возобновления со сформированным в ее основании клубнем:
 а — *A. pasitum*; б — *A. sczikini* (июль); в — поперечные срезы клубня (корневая часть) *A. sczikini*; г — нижнего междоузлия побега ювенильного растения; д — столона; тпч — терминальная и блч — боковая почки; ст — стolon; энд — эндодерма; кв — корневые волоски; скл — склериды; мт — механическая ткань; эпб — эпителиальная ткань; пк — первичная кора; пц — поделившийся перичикл; пкс — первичная ксилема; вкс — вторичная ксилема; вфл — вторичная флоэма; бк — зачаток бокового корня; к — придаточный корень с признаками контрактильности; олп — одревесневшая лучевая па-
 ренхима



чается ее раннее внутрипочечное ветвление — в пазухах чешуевидных листьев закладываются боковые почки. При формировании почки возобновления верхушка ее вследствие интеркалярного разрастания одного, реже двух базальных междоузлий (гипоподия и мезоподия) сначала несколько смещается горизонтально, после чего принимает вертикальное положение. Удлиненная плагиотропная осевая часть почки возобновления имеет два коллатеральных пучка с ксилемой, обращенных навстречу друг другу, широкую крахмалоносную первичную кору и сравнительно узкую сердцевину. В месте изгиба почки развивается придаточный корень, часто с зачатками боковых ответвлений (рис. 2, а). На уровне отхождения придаточного корня число пучков в осевой части почки увеличивается до 6, расширяется сердцевина, на поверхности центрального цилиндра отчетливо различимы перицикл и эндодерма с поясками Каспари.

По анатомическому строению придаточные и боковые корни сходны с главным, однако стель первых отличается бóльшим числом групп первичной ксилемы (до 5—7) и хорошо развитой центральной паренхимной зоной. У двулетних сеянцев происходит заметное разрастание основания придаточного корня и прилегающей к нему осевой части почки возобновления, которое, продолжаясь в следующем году, приводит к образованию первого дочернего клубня. За счет контрактильности корней почка возобновления несколько погружается в почву. Весной она образует полурозеточный побег (рис. 1, а). В пределах его 1—2 нижних сближенных узла несут чешуевидные листья; расположенные над ними междоузлия (1—2) достигают длины 1,5—4,5 см, срединные листья длинночерешковые с пятираздельными пластинками. Узлы трехлакунные.

На поперечных срезах, проведенных через среднюю часть удлиненного междоузлия (2-го снизу), виден слой хорошо развитой кутикулы. Эпидермальные клетки мелкие, наружные тангентальные стенки их слабоутолщенные, 4—7-рядная хлорофиллоносная первичная кора состоит из тонкостенных округлых паренхимных клеток. Эндодерма и перицикл не выражены. Центральный цилиндр с одним кругом открытых коллатеральных пучков (6—7 в междоузлии, 11—13 близ узла), разделенных широкими первичными сердцевинными лучами. Флоэма с тяжами толстостенных одревесневших первичных лубяных волокон. Оболочки клеток лучевой паренхимы на уровне их склерифицируются. Вторичная флоэма представлена ситовидными трубками и клетками-спутницами, флоэмная паренхима отсутствует. Немногочисленные трахеальные элементы вторичной ксилемы и метаксилемы представлены пористыми сосудами с простыми перфорациями. Сердцевина пронизана крупными рексигенного происхождения воздухоносными полостями.

Укороченные, базальные междоузлия полурозеточного побега, с поверхности дополнительно защищенные основаниями низовых листьев, отличаются более мощной (из 10—12 рядов клеток) крахмалоносной первичной корой, отчетливо различимой эндодермой с поясками Каспари и наличием паренхимного перицикла. Лубяные волокна отсутствуют. Центральный цилиндр с 6 проводящими пучками и сплошным кольцом камбия. Клетки сердцевинки с многочисленными зернами запасного крахмала, воздухоносных полостей в ней нет. Эти особенности анатомической структуры укороченной части годичного побега обусловлены бóльшей по сравнению с надземной удлиненной частью длительностью ее существования и превалированием функции запасаения.

Пазушная почка одного из чешуевидных листьев последнего годичного прироста симподиально нарастающей главной оси 3-летнего сеянца в течение лета заметно увеличивается в размерах, ветвится и становится следующей почкой возобновления. В основании ее формируется придаточный корень.

Осенью удлиненная часть полурозеточного годовичного побега отмирает. В основании отмирающей части стебля отмечается закупорка сосудов ксилемы, усиливается лигнификация. Изоляция остающихся живыми базальных укороченных междоузлий происходит благодаря метакутинизации клеточных стенок преимущественно основной паренхимы. Боковые почки нижних узлов, обладая слабым внутривушечным ростом, остаются спящими. Отмирание надземной части годовичного побега не вызывает заметных изменений в клубне, находящемся в его основании. Запасы питательных веществ, израсходованные в период весеннего интенсивного роста, вновь восполняются в клубне к концу вегетации.

3-летние растения имеют наряду с двумя хорошо развитыми клубнями зачаток третьего, формирующегося в основании почки возобновления. Как материнский, так и дочерние клубни сложной морфологической природы. Наряду с корнем в образовании их принимает участие гипокотиль или осевая часть пазушной почки.

Описанная выше морфологическая структура вегетативных органов, особенности возобновления и развития растения наблюдаются и в последующие годы (рис. 1, б). Из сохраняющихся живыми укороченных базальных междоузлий годовичных побегов симподиально нарастающей главной оси постепенно формируется своеобразное гипогоегенное цепочковидное корневище (рис. 1, в, г) с многолетними клубнями, служащими основными запасными органами растения. С возрастом увеличиваются длина надземных годовичных побегов, число листьев (в 5-летнем возрасте может быть 3—4 чешуевидных и 6—8 срединных), размеры пластинок. Увеличение фотосинтезирующей поверхности побега приводит к развитию более крупных почек возобновления, обладающих большей емкостью. Это, в свою очередь, коррелирует с постепенным увеличением размеров вновь образующихся клубней и годовичных приростов корневища. Хотя клубни и остаются запасными органами в течение нескольких лет, деятельность камбия в них ограничена лишь двумя вегетационными сезонами.

В анатомическом строении осевой части надземных вегетативных побегов наблюдаются небольшие возрастные изменения: увеличиваются размеры клеток, число пучков, усиливается степень лигнификации тканей. Узлы остаются 3-лакунными. Листовые пластинки тонкие, дорсовентральные. Эпидермальные клетки крупные, с извилистыми антиклинальными стенками, хлоропластами. Устьица мелкие, развиваются в небольшом числе (таблица) в нижнем эпидермисе. Мезофилл включает один ряд ветвистых клеток, имеющих 1, реже 2 складки, вдающиеся с верхней стороны в полость клетки, и 4—6 слоев губчатой паренхимы, клетки которой лопастные, вытянутые вдоль пластинки; межклетники крупные. Пучки мелкие, с паренхимными обкладками. Черешки округло-седловидные, с недоразвитой адаксиальной стороной. Хорошо развита кутикула. Эпидермис и субэпидермальные слои состоят из клеток с неравномерно утолщенными стенками. 8—14 коллатеральных пучков располагаются по кругу, крупные (4—5) чередуются с мелкими. Первичные лубяные волокна отсутствуют или развиваются в небольшом числе. В паренхиме центральной части черешка образуется несколько респигенных воздухоносных полостей.

Корневище обычно простое или слабоветвистое. Первые признаки отмирания его базальных участков появляются не ранее 8—10-го года жизни.

В природе растение зацветает в 7—8-летнем возрасте. В культуре виргинильный чериод сокращается до 4—5 лет. Генеративные побеги терминальные, моноциклические, неспециализированные, удлиненные, со следами слабой розеточности в основании, где расположено 3—5 чешуевидных листьев. Соцветию, простой рыхлой многоцветковой кисти, предшествует 10—25 пятираздельных срединных листьев. Стебель

Вид	Лист	Листовая пластинка				Черешок	
		число устьиц в нижнем эпидермисе на 1 мм ²	протяженность жилки на 1 см ² в мм	толщина пластинки, мкм	число слоев мезофилла	число пучков в средней части	число лакун в узле
<i>A. nasutum</i>	ювенильного (5—6-летнего) растения	50	288	206	5—7	7	3
	взрослого растения	76	326	279	6—10	15—16	3
<i>A. confertiflorum</i>	взрослого растения	64	321	198	5—6	10	3
<i>A. sczukini</i>	ювенильного (5—6-летнего) растения	69	288	189	5	6	3
	взрослого растения	89	323	252	5—7	14—15	3

цветоносного побега (рис. 3, а) в поперечном сечении округлый с пятью неявно выраженными ребрами. Тангентальные стенки эпидермальных клеток слабоутолщенные. Первичная кора 4—5-рядная, в ребрах число слоев ее возрастает до 7—8. Около 20 пучков, иногда попарно сближенных, располагаются кольцом. Пучки с крупными колпачками склеренхимы над флоэмой и паренхимными обкладками. В период цветения клеточные оболочки внутренних слоев первичной коры и межпучковой паренхимы лигнифицируются, в сердцевине появляются небольшие воздухоносные полости. Пластинки срединных листьев цветоносного побега (рис. 4, а, б, в) в анатомическом строении сходны с таковыми листьев ювенильных растений (таблица), но отличаются от них большим числом рядов губчатого мезофилла и наличием в верхнем эпидермисе многочисленных простых одноклеточных шиловидных волосков. Черешки в основании крылатые, в средней части округлые, адаксиальная сторона слабоогнутая (рис. 3, б); пучков 15—16. В сердцевине образуется большая воздухоносная полость. Эпидермис с небольшим числом простых одноклеточных волосков. Наряду с крупными тяжами первичных лубяных волокон отмечается слабое одревеснение оболочек и у клеток межпучковой паренхимы.

Продолжительность полного жизненного цикла *A. nasutum* в связи с отмиранием наиболее старых участков корневища определить трудно. Относительный возраст исследованных нами растений, судя по числу сохраняющихся годичных приростов корневища и клубней, не превышал 8—10 лет. В природе случаи вегетативного размножения *A. nasutum* встречаются редко. Отделение участков корневища и образование самостоятельных парциалей чаще в сенильном периоде.

A. sczukini, *A. variegatum*, *A. confertiflorum* представляют собой травянистые многолетники с двулетними замещающими клубнями. Морфогенез их протекает однотипно. Более подробно рассмотрим его у *A. sczukini*.

В зависимости от времени прорастания семян почечка зародыша пробуждается либо на первом году, либо весной второго года вегетации. К этому времени она содержит 3—4 листовых зачатка, в пазухах которых формируются боковые почки. Нижняя из них в дальнейшем станет первой почкой возобновления. Почечка образует укороченный главный побег с 1 чешуевидным и 1 ассимилирующим листом. Остальные листовые зачатки становятся защитными чешуями формирующей-

ся терминальной почки. В результате утолщения гипокотыля и базальной части главного корня в основании укороченного главного побега 1—2-летнего сеянца развивается небольшой клубень с длинными бурыми корневыми волосками и немногочисленными боковыми корнями. Увеличиваются размеры почки возобновления, которая кроме 3—4 листовых примордиев имеет меристематические зачатки боковых почек.

В следующем году терминальная почка главной оси и почка возобновления разворачиваются почти одновременно. Из терминальной почки развивается удлиненный вегетативный побег с двумя листьями (чешуевидным и ассимилирующим). При прорастании почки возобновления

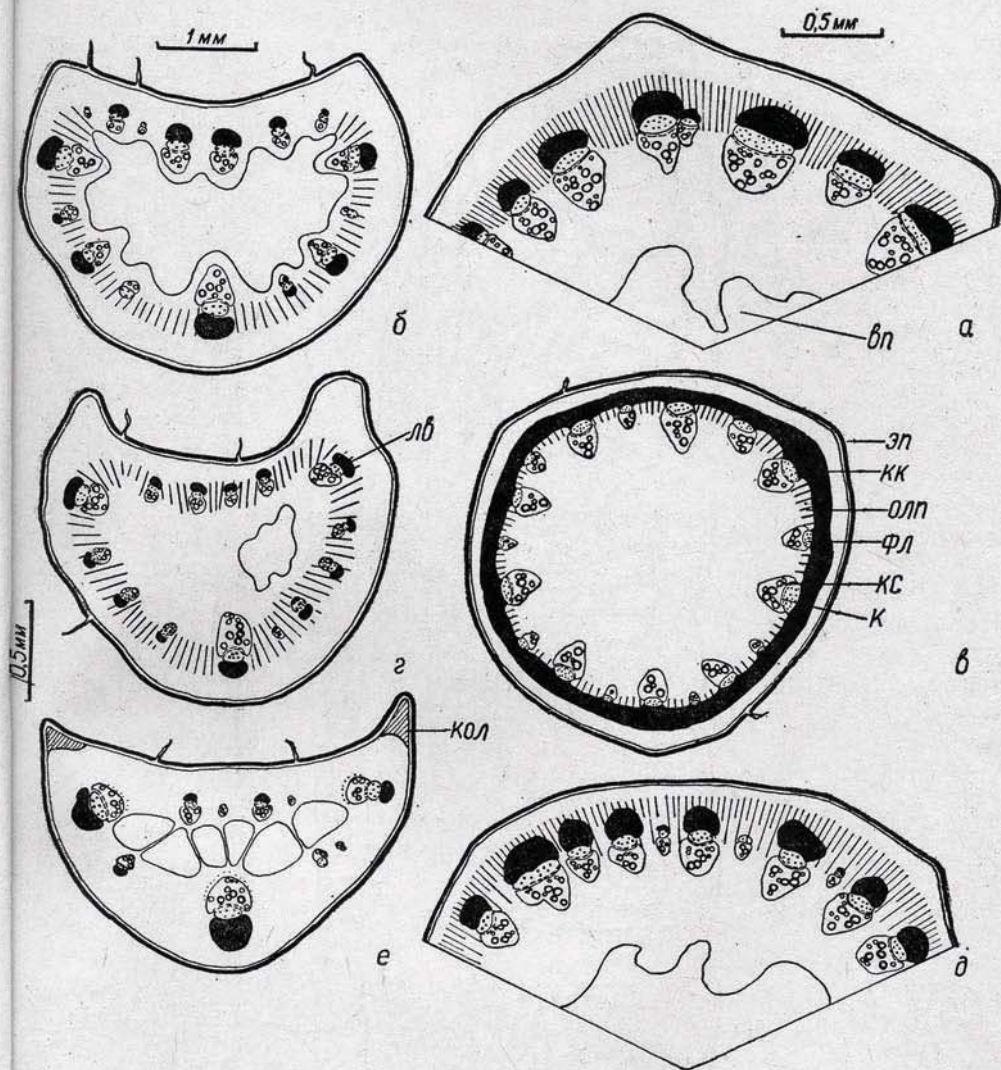


Рис. 3. Схемы поперечных срезов стеблей и черешков листьев цветоносных побегов: а, б — *A. nasutum*; в, г — *A. sczukini*; д, е — *A. confertiflorum*; эп — эпидермис; лв — лубяные волокна; фл — флоэма; к — камбий; кс — ксилема; олп — одревесневшая лучевая паренхима; вп — воздушная полость; кк — каменистые клетки; кол — колленхима

заметно удлиняются гипоподий и мезоподий, образуется тонкий стolon, удаляющий конус нарастания почки от материнского побега (рис. 5, а, а'). На уровне эпиподия вскоре появляется короткий придаточный корень, за счет их совместного разрастания в толщину в течение лета

0,1 мм

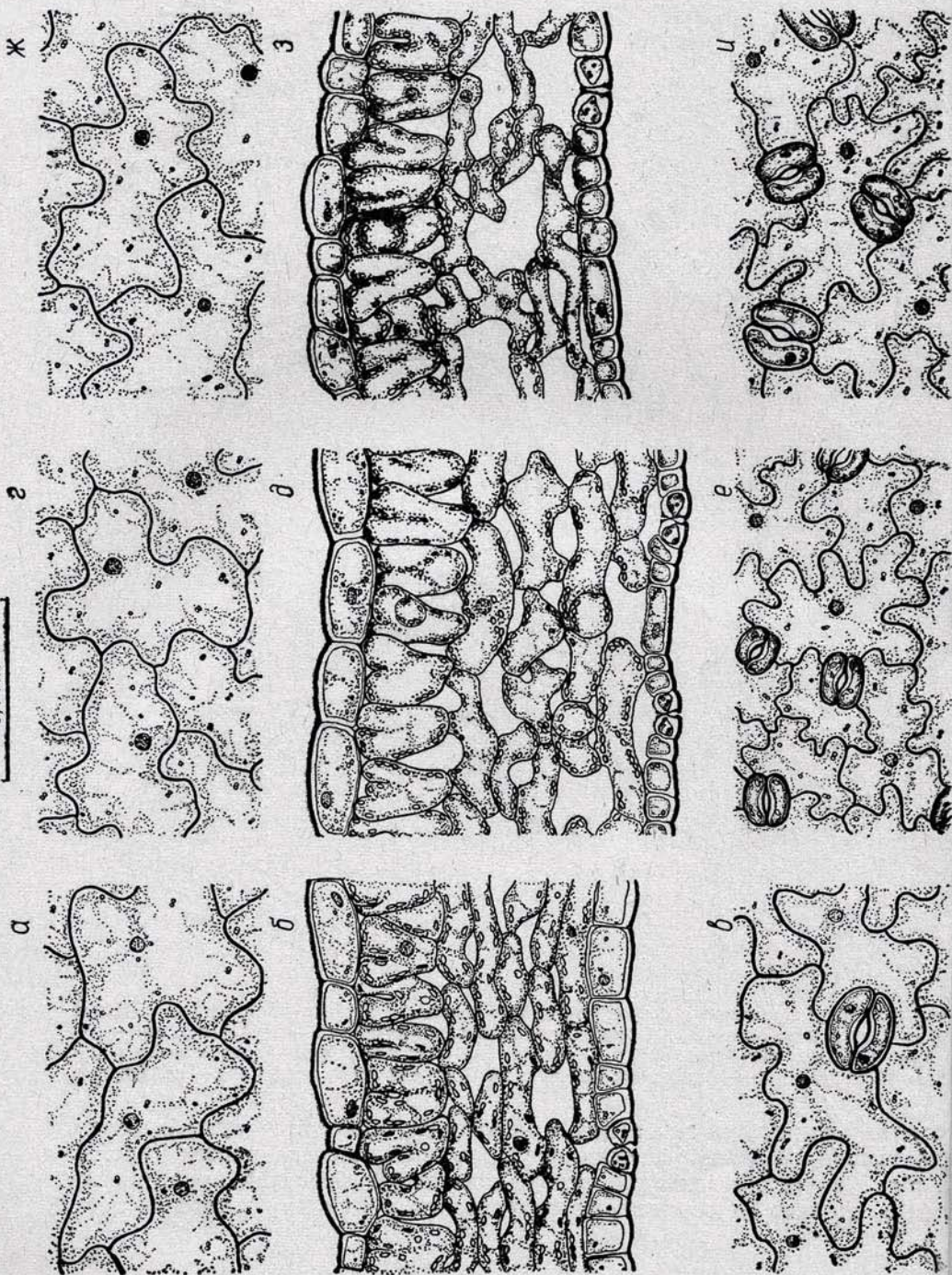


Рис. 4. Анатомическое строение листьев взрослых растений *A. paszutinii* (а, б, в), *A. sczukini* (д, е, ж), *A. confertiflo-gum* (з, з, у); а, з, ж — верхний эпидермис с поверхности; б, д, з — поперечные срезы пластинок; в, е, у — нижний эпидермис

образуется новый (дочерний) клубень. Меристематический зачаток, находящийся в пазухе нижнего листового примордия развивающейся почки, дифференцируется в следующую почку возобновления.

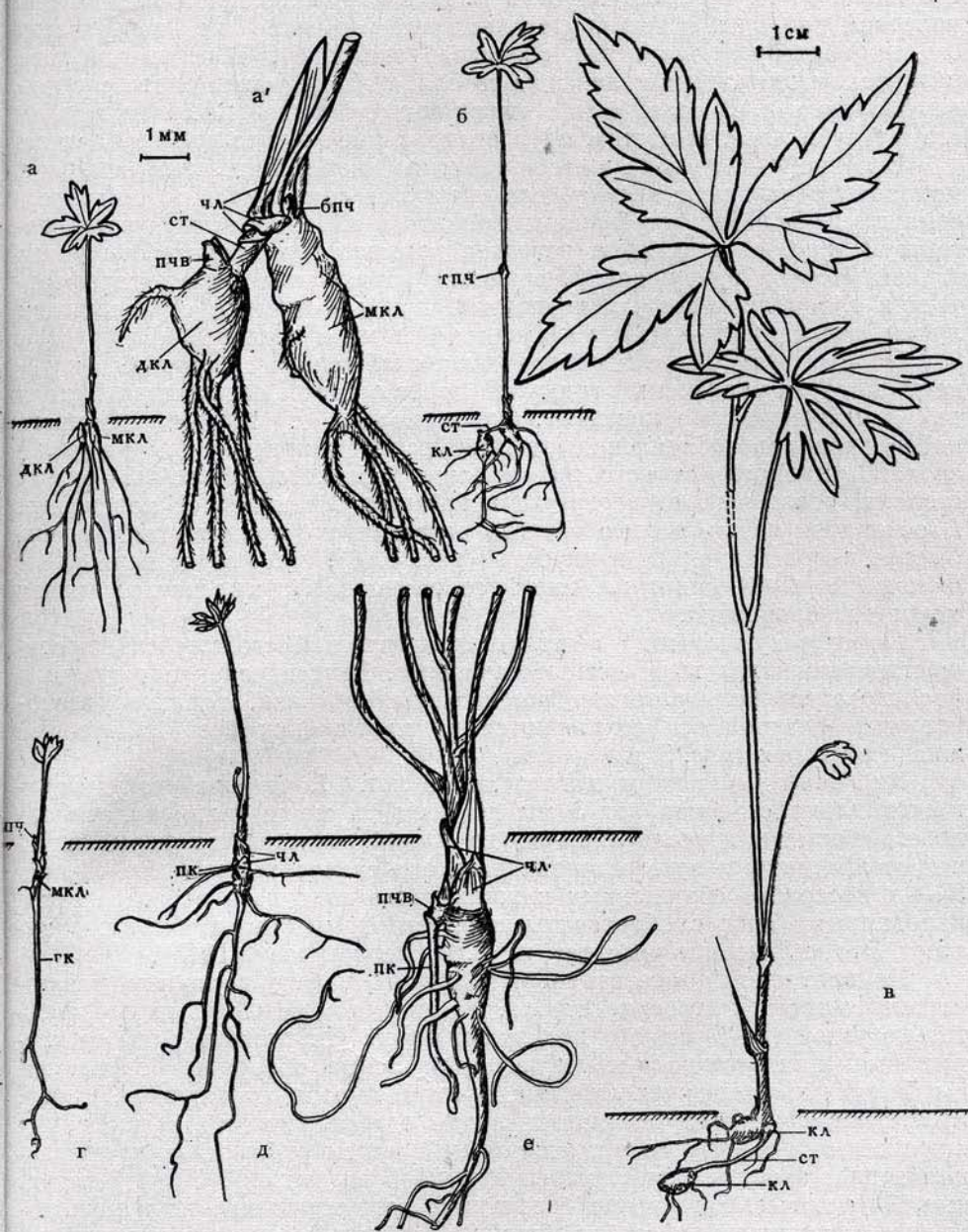


Рис. 5. *A. sczukini* (а, а' — 3-летнее, б — 4-летнее, в — 8-9-летнее растения, июль) и *A. variegatum* (г — 2-летнее, д — 3-летнее, е — 6-7-летнее растения, май): кк — клубни; мкл — материнский; дкл — дочерний; чл — чешуевидные листья; ст — ствол; пчв — почка возобновления; тпч — терминальная почка; бпч — боковая почка; гк — главный корень; пк — придаточный корень

Формирование клубня как материнского, так и дочернего протекает одинаково. Как и у *A. nasutum*, основной запасющей тканью их служит обильно развитая паренхима центрального цилиндра (рис. 2, б, в). Это преимущественно клетки флоэмной паренхимы, отложенные

камбием, и производные перидикла. Сосудов образуется мало, они лестничные, редко пористые, средняя длина члеников 191 мкм, ширина — 27 мкм, клювики короткие или их нет, перфорации простые. Но в отличие от *A. nasutum* клубень *A. sczukini* на большем протяжении корневой природы, о чем свидетельствует и наличие на поверхности его длинных бурых корневых волосков (рис. 2, б). В первичной коре разбросаны одиночные склереиды со слабоутолщенными одревесневшими оболочками. В содержимом клеток экзодермы и эпилеммы присутствуют дубильные вещества, обуславливающие бурю окраску органа.

В конце 2—3-го года жизни надземный побег полностью отмирает моноподиальный рост главной оси сменяется симподиальным, материнский клубень перестает функционировать в качестве запасающего органа. В клубне постепенно исчезает крахмал, происходит отмирание тканей. Первой разрушается первичная кора, затем клетки периферических слоев производных перидикла, примыкающие к сердцевинным лучам, последними — живые элементы флоэмы и ксилемы.

Перезимовав, почка возобновления, снабженная собственным клубнем, образует удлиненный годичный побег с одним ассимилирующим и двумя чешуевидными листьями. Одновременно с ростом надземного побега почка возобновления, заложившаяся в предыдущем году, несколько удаляется от него при помощи короткого (длиной 3—5 мм) столона, после чего ее верхушка принимает вертикальное положение. В основании почки, в свою очередь развивается придаточный корень, быстро разрастающийся в клубень (рис. 5, б), а в пазухе верхней из имеющихся 2—3 защитных чешуй ее начинает формироваться новая почка возобновления.

Побег текущего года вегетации и питающий его клубень, просуществовавший два года, осенью отмирают. Вышеописанная ритмика и последовательность развития вегетативных органов, характер возобновления главной оси сохраняются на протяжении всей дальнейшей жизни растения (рис. 5, в).

Виргинильный период длится до 10 лет. В течение его увеличивается длина столонов (от 3 мм до 3 см) и междоузлий надземного побега, размеры и число листьев (до 10—14), изменяется форма клубней от яйцевидных до веретеновидных, они становятся крупнее. Листья 3—4-х несколько сближенных нижних узлов годичного побега с редуцированными либо слаборазвитыми пластинками обычно быстро отмирают. Это «эфемерная розетка», по В. Н. Ворошилову (1945).

На протяжении вегетативного годичного побега несколько меняется анатомическое строение стебля. Удлиненные междоузлия с относительно узкой (3—5-рядной) первичной корой. Внутренние ряды ее клеток, имеющих утолщенные лигнифицированные оболочки, сливаются с колпачками первичных лубяных волокон проводящих пучков, стенки клеток первичных сердцевинных лучей одревесневают, в паренхиме широкой сердцевины содержатся в небольшом количестве крахмальные зерна, простые или сложные (из 2—5 зернышек). Узлы 3-лакунные, 3-пучковые. На уровне базальных, погруженных в почву, укороченных междоузлий в стебле (рис. 2, г) более мощного развития достигает первичная кора с одиночными склереидами, уменьшается число проводящих пучков с 11 до 6—7, исчезает кольцо механических элементов, но сохраняется слабая лигнификация оболочек лубяных волокон и клеток лучевой паренхимы. Становится различима эндодерма с поясками Каспари, возрастает содержание крахмала в паренхиме первичной коры и сердцевины.

Анатомическое строение листьев ювенильных растений *A. sczukini* напоминает таковое *A. nasutum*, но листовые пластинки их отличаются несколько большей частотой устьиц на единицу поверхности и меньшим числом слоев мезофилла (таблица).

Растения семенного происхождения зацветают на 8—10-м году жизни. Генеративные побеги моноциклические удлинённые с большим числом листьев (до 30), в области соцветия вьющиеся. В случае весеннего повреждения верхушечной почки растущего генеративного побега раскрываются пазушные почки нижних метаморфизированных листьев. Боковые побеги быстро растут и в отдельных случаях успевают до окончания вегетационного периода не только сформировать соцветие, но и зацвести. Подобное ветвление надземного побега наблюдалось и у *A. nasutum* (рис. 1, в). Стебель генеративного побега (рис. 3, в) тонкий, слабобристый, опушенный редкими длинными заостренными волосками. Кутикула волнистая. Эпидермальные клетки толстостенные с небольшим числом хлоропластов. Верхняя вьющаяся часть стебля растущего генеративного побега имеет 7—13 пучков, к которым прилегают тяжёлые первичных лубяных волокон, широкие (5—8-рядные) сердцевинные лучи. По мере развития соцветия на всем протяжении побега наблюдается превращение клеток внутренних слоев первичной коры в каменные и склерификация клеточных оболочек лучевой паренхимы. В результате этого снаружи от пучков, число которых в средней части побега достигает 20—25, появляется широкое кольцо склеренхимной ткани, отличающее стебель *A. sczukini* от других рассмотренных видов аконитов.

В анатомическом строении срединные листья взрослых особей *A. sczukini* имеют много общего с листьями *A. nasutum* (рис. 4, г, д, е). Однако они отличаются меньшими размерами клеток эпидермиса, большей извилистостью их антиклинальных стенок и большей частотой устьиц (таблица). Листовые пластинки *A. sczukini* с небольшим числом слоев мезофилла (таблица). Дланевидные клетки имеют 1—2 неглубокие складки. Межклетники крупные. Пластинки листьев «эфмерной розетки» сходны с ювенильными листьями. В строении черешков листьев у *A. sczukini* (рис. 3, г) по сравнению с *A. nasutum* не обнаружено заметных различий. Узлы 3-лакунные.

Столон у взрослых растений достигает длины 3—5 см при толщине 1,5—2,5 мм. Эпидермис его тонкостенный. В основании гипоподия видны два коллатеральных пучка (рис. 2, д) с ксилемой, обращенной навстречу друг другу, и окруженные почти сплошным футляром механической ткани, отчего пучки кажутся концентрическими. На протяжении stolона число пучков может увеличиваться до 3—4, что обусловлено вхождением следов пазушных почек. В клетках основной паренхимы молодого stolона содержатся многочисленные зерна крахмала. Небольшая толщина и относительно простое анатомическое строение stolонов связаны с их недолговечностью и спецификой функционирования. Клубни взрослых растений овальные или веретеновидные (длиной до 2 см, шириной около 1 см) с небольшим числом тонких боковых корней.

По особенностям онтоморфогенеза и структуре вегетативных органов к *A. sczukini* близок *A. variegatum*. В течение первых трех лет главный побег остается розеточным, моноподиальным (рис. 5, г, д). Как и у *A. sczukini*, формирование материнского клубня происходит за счет местного гипертрофированного разрастания короткого гипокотыля и основания главного корня. В отдельных случаях наряду с главным корнем утолщается базальная часть бокового корня, в результате чего образуется раздвоенный клубень. Почка возобновления до развития в надземный побег существует 2 года. В первый год на конусе нарастания ее закладываются листовые примордии. Весной следующего года в основании появляется придаточный корень, который пробивает кроющую чешую и быстро удлиняется (рис. 5, е), затем рост корня в длину замедляется, и заметно разрастаются его основание, а также осевая часть почки возобновления. Доля участия последней в образовании клубня у *A. variegatum* значительно больше, чем у *A. sczukini*. Дочер-

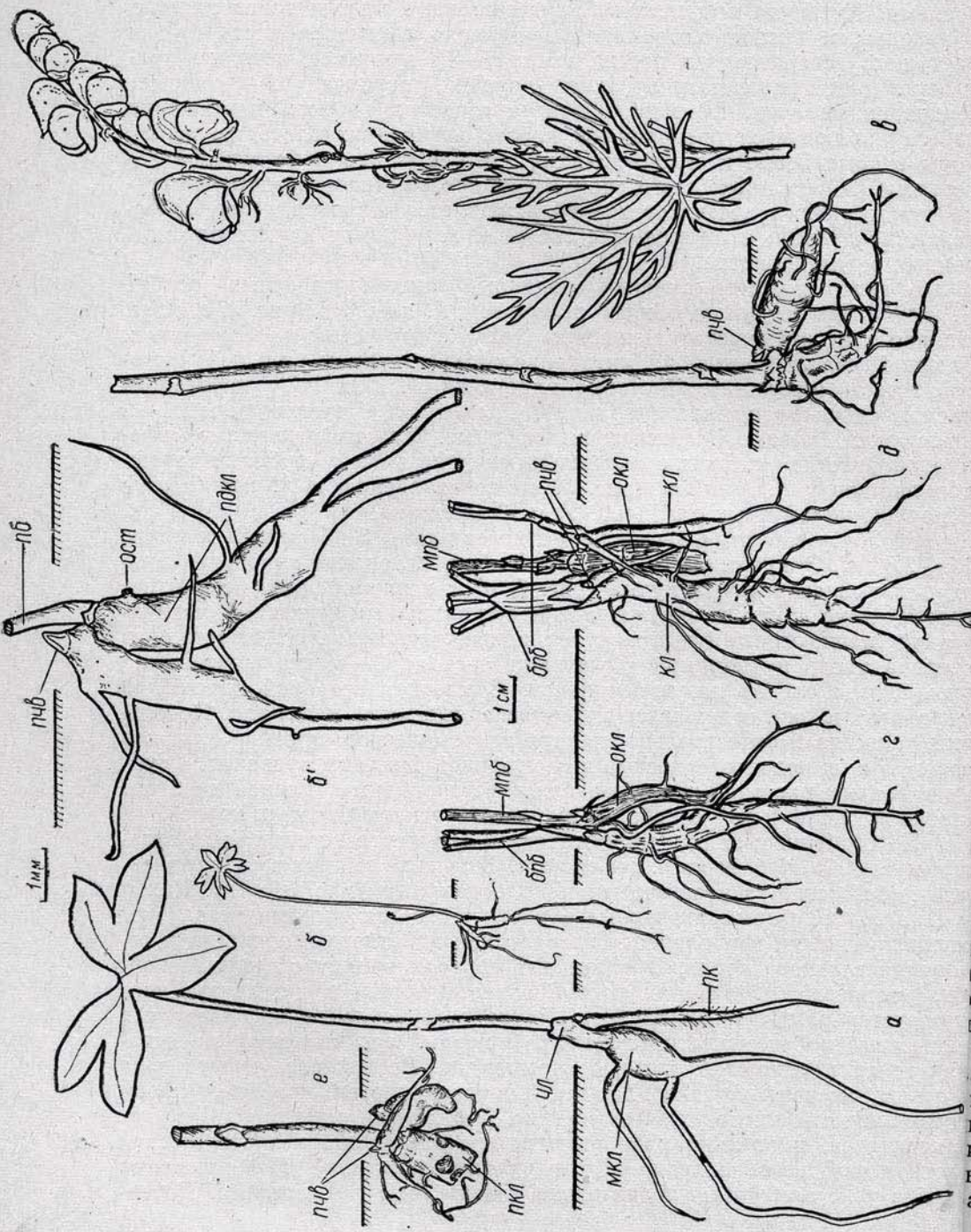


Рис. 6. *A. confertiflorum*.
 (а — 3-летнее, б, в' — 4-летнее, в, г, д, е — многолетние растения; пчб — почка возобновления; ж — чешуевидные листья; кл — клубни (мкл — материнский, пдкл — первый дочерний, пкл — поврежденный, окл — отмирающий); ост — остаток стебля, связывавшего первый дочерний клубень с материнским; пб — надземный побег (бпб — боковой, мпб — материнский); пк — придаточный корень; а, б, в', г, д — Ботанический сад МГУ (май).

Ахалкалаки (август)

ний клубень формируется в плотную к материнскому. Как и у *A. sczukini* материнский клубень существует 3 года, а каждый из последующих дочерних — 2 года. С третьего года жизни надземный побег развивается по типу полурозеточного, имея в основании 3—5 несколько сближенных, рано отмирающих листа. С четвертого года моноподиальный рост оси сменяется симподиальным.

Взрослые растения *A. variegatum* характеризуются большой высотой, толстыми стеблями, число пучков в которых достигает 60—70, крупными листьями и почками, короткими столонами. Черешки в основании имеют 18—21 пучок. Пучки расположены кольцом, листовые пластинки включают 9—10 слоев мезофилла. Редьковидные клубни достигают 3—4 см в длину, 2,5—3 см в ширину. В подземных органах отмечается более мощное по сравнению с *A. sczukini* развитие вторичной ксилемы, в которой наряду с трахеальными элементами и древесинной паренхимой формируются широкие вторичные сердцевинные лучи, тяжей первичной ксилемы 3—7.

У *A. confertiflorum* пластинки семядолей выносятся на поверхность почвы посредством интеркалярного роста семядольной трубки. Скрытая внутри ее почка в большинстве случаев пробуждается на второй год. В основании укороченного главного побега образуется материнский клубень, а в течение лета в пазухе листа закладывается почка возобновления. Первый клубень, как и у представителей секции *Aconitum*, существует 3 года (рис. 6, а), последующие — 2 года (рис. 6, б, б', г).

В виргинильный период наблюдаются некоторые возрастные изменения в структуре растения. Четко прослеживается листовая серия от первых тройчатолопастных листьев через пальчатораздельные к листьям пальчаторассеченным на многочисленные узколинейные доли (рис. 6, а, б, в). Увеличивающиеся размеры и число ежегодно разворачивающихся листьев коррелируют с образованием более крупных клубней. У взрослых экземпляров они достигают длины 5 см при диаметре 1—1,5 см. В природе (гора Тавшанка близ г. Ахалкалаки) у растений, произрастающих на щебенистом субстрате, где корни проникают сравнительно неглубоко, клубни обычно овальные (рис. 6, в). В культуре гипертрофированный рост, распространяясь на значительную часть придаточного корня, приводит к образованию вытянутых клубней продолговатой формы (рис. 6, г). У мощных экземпляров за вегетационный сезон раскрываются две почки возобновления (рис. 6, д), в результате чего увеличивается число особей и достигается некоторая вегетативная подвижность растения.

Главный и боковые корни при первичном строении тонкие (до 1 мм в диаметре). Клетки эпibleмы с длинными бурыми корневыми волосками. С потерей эпibleмой поглощающей функции тангентальные стенки ее клеток заметно утолщаются и метакутинизируются. Экзодерма не выражена. В первичной 5—8-рядной коре имеются крупные схизогенные межклетники. Эндодерма с поясками Каспари. Перцикл однослойный. Первичная ксилема ди-, реже триархная, сосуды мета-ксилемы смыкаются в центре. В сравнении с главным корнем вторичное утолщение в боковых корнях выражено слабо. Придаточные корни, развивающиеся в основании почек возобновления, обычно с 4—5, реже 6—7 лучами первичной ксилемы, в центре ее дифференцируется широкий тяж тонкостенной паренхимы.

В зоне гипертрофированного роста корня, приводящего к формированию клубня, отмечается активизация меристематической деятельности отдельных участков центрального цилиндра. Закладываясь обычным способом, пучковый камбий сначала откладывает сильно паренхиматизированную вторичную флоэму и небольшое число трахеальных элементов, межпучковый камбий — лучевую паренхиму (рис. 7, а). Затем камбий расчленяется на отдельные короткие дуги, каждая из ко-

торых разрастается вокруг групп трахеальных элементов вторичной ксилемы и тяжей первичной ксилемы, смыкаясь в кольцо. В результате этого возникает несколько центров локального вторичного утолщения. Каждое из появившихся вновь камбиальных колец образует по концентрическому пучку, в котором вторичные проводящие элементы и обильная паренхима располагаются правильными радиальными тяжами. Пучки разделены широкими лучами паренхимы. В камбиальной зоне некоторых пучков появляются зачатки боковых корней (рис. 7, б), вскоре пробивающихся на поверхность клубня. В первый год камбий

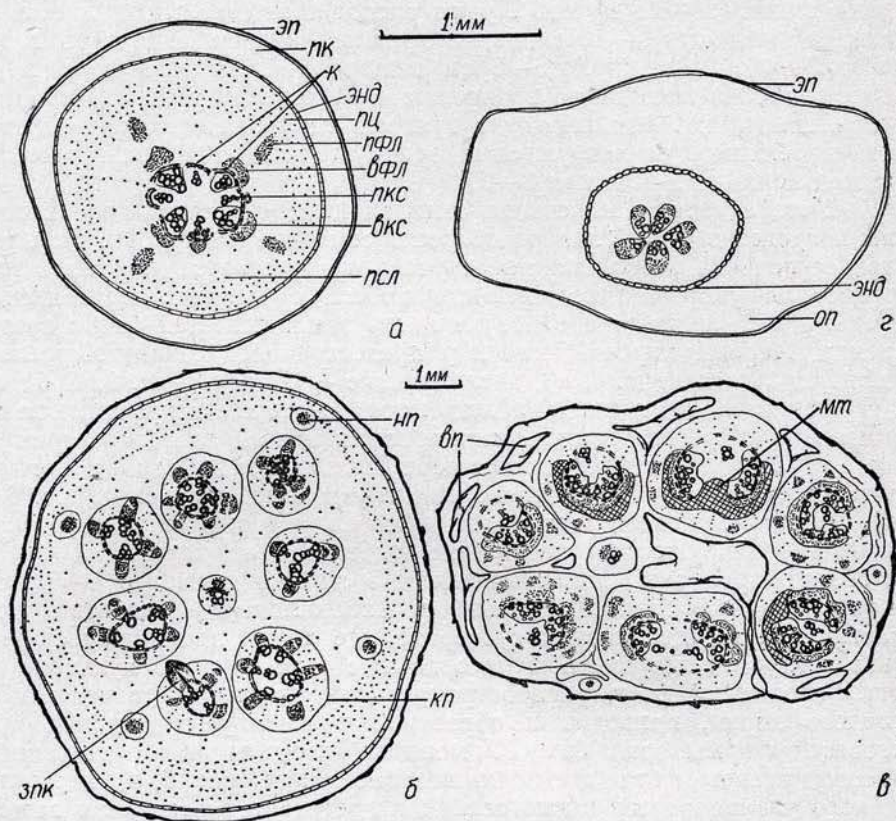


Рис. 7. *A. confertiflorum* (схемы поперечных срезов):

а — корневая часть клубня в самом начале его развития; б — 1-летний (май); в — 2-летний (август) клубень; г — столон (эп — эпидермис, пк — первичная кора, энд — эндодерма, пц — перицикл, пфл — первичная, вфл — вторичная флоэма, пкс — первичная ксилема, к — камбий, вкс — вторичная ксилема, псл — первичный сердцевинный луч, нп — неполный пучок, зпк — зачаток придаточного корня, кп — концентрический пучок, вп — воздушная полость, мт — механическая ткань, оп — основная паренхима)

производит преимущественно вторичную флоэму. С весны второго года число трахеальных элементов во вторичной ксилеме увеличивается, и в ней намечается граница годовичных приростов. Нередко меристематическими становятся группы тонкостенных клеток, находящиеся в центральной части корня. Делясь, они образуют один или несколько меристематических очагов, дифференцирующихся в коллатеральные или чаще концентрические пучки. Тяжи первичной флоэмы также стимулируют деление примыкающих к ним клеток. Вместе с возникающими паренхимными обкладками они создают впечатление неполных пучков. В клубне возрастает и число рядов клеток поделившегося перицикла (до 11—15). Своеобразное вторичное утолщение клубней, имеющее ме

сто и у других видов аконитов (Kumazawa, 1937; Metcalfe, Chalk, 1950), приводит к образованию обильной паренхимы и обеспечивает возможность запасаения большого количества крахмала. В результате локального роста отдельных пучков в толщину паренхимные клетки, разделяющие их, постепенно обедняются крахмалом, сдавливаются и частично разрушаются; первичная кора деформируется, клетки облитерируются, а их оболочки метакутинизируются. В старых двулетних клубнях проводящие пучки раззединяются (рис. 7, в). На поверхности клубней к этому времени бывает хорошо выражена продольная ребристость и небольшая поперечная исчерченность (рис. 6, в, г). Особенности анатомического строения клубней, в том числе наличие дискретных пучков и их корнеобразующая способность, свидетельствуют о скрытой тенденции к партикуляции. Это в известной мере сближает клубни *A. confertiflorum* с подземными органами представителей секции *Lycostonum*, особенно на первых этапах развития растения.

Короткий столон образован разросшимся гипоподием. Широкий слой крахмалоносной первичной коры (рис. 7, г) заканчивается суберинизированной эндодермой. Периферическая часть центрального цилиндра представлена 11—23 рядами мелких паренхимных клеток поделившегося перицикла. Число пучков в пределах stolона возрастает от основания к верхушке (с 2 до 7). Отмирание органа начинается с лигнификации клеток сердцевины, а затем лучевой паренхимы с последующим их разрушением.

Стебель надземного побега удлинённый, до соцветия имеет 12—20 листьев. Листья нижних более или менее сближенных узлов рано опадают. В пазухах низовых листьев закладываются боковые почки. В случае повреждения почки возобновления или ее клубня (рис. 6, е) одна из них трогается в рост, формируя в основании новый клубень. Эпидермис стебля толстостенный с волнистой кутикулой. Субэпидермальный однорядный слой имеет характер пластинчатой колленхимы, оболочки клеток внутренних слоев сравнительно узкой первичной коры лигнифицированы. Проводящие пучки (в числе до 30) с крупными тяжами первичных лубяных волокон (рис. 3, д), некоторые из них попарно сближены. Сердцевина имеет крупную воздухоносную полость.

Листовые пластинки тоньше пластинок всех других исследованных нами видов аконитов (рис. 4, з, таблица). Эпидермис крупноклеточный (рис. 4, ж, и) с заметно выпуклыми тонкими наружными стенками и редкими простыми шиловидными волосками. Немногочисленные устьица развиваются на нижней стороне. Мезофилл 5—6-рядный, плотно соединенные клетки столбчатого мезофилла с одной, реже двумя глубокими складками, губчатая хлоренхима представлена сравнительно узкими лопастными клетками, межклетники крупные. Протяженность жилок составляет 321 мм на 1 см². Пучки снабжены паренхимными хлорофиллоносными обкладками. Крупные жилки заметно выступают с нижней стороны пластинки и включают 1—2, реже 3 пучка. Черешок взрослого листа более уплощенный, чем у других клубненосных видов *Aconitum* (рис. 3, е). В крыльях под эпидермисом развиваются небольшие участки уголкового колленхимы. Пучки немногочисленны (10—11), из них дорсальный и 2 латеральных значительно крупнее остальных. Центральная часть черешка пронизана воздухоносными полостями.

На основании изучения онтоморфогенеза, анализа морфологической и анатомической структуры надземных и подземных органов *A. nasutum* может быть охарактеризован как симподиально возобновляющийся травянистый поликарпик с горизонтальным цепочковидным корневищем, составленным долго сохраняющимися живыми укороченными участками монокарпических побегов, столоновидными основаниями по-

чек возобновления и стеблевыми частями клубней. Надземные побеги моноциклические, удлинённые, олиственные, с чертами некоторой розеточности при основании; листья мезоморфные. Большая часть клубня образована разрастающейся стеблевой частью почки возобновления.

A. sczukini, *A. variegatum*, *A. confertiflorum* — травянистые симподиально нарастающие поликарпика с замещающими 2-летними клубнями. От момента заложения почки возобновления до отмирания развивающегося из нее надземного побега проходит 3 вегетационных сезона. Виды *Aconitum* с подземными органами, представленными ежегодно сменяющимися клубнями, каждый из которых живет 2 года, В. Н. Ворошилов (1960, 1973) называет «замещающими двулетниками». Такое название представляется нам неудачным. Хотя базальный участок каждого годичного побега и принадлежащий ему запасающий клубень сохраняются живыми всего лишь 2 года, главный побег, нарастая симподиально, развивается в течение многих лет. Кратковременность жизни подземных органов, постоянная их обновляемость в онтогенезе наблюдается также и у других жизненных форм в семействе лютиковых, например у кистекорневых (некоторые виды рода *Trollius* L.), у короткокорневищных (виды *Thalictrum* L.) поликарпиков. В связи с этим будет правильнее отнести клубненосные виды *Aconitum* к многолетникам. Клубни образуются при вторичном утолщении преимущественно придаточного корня, у разных видов доля участия основания почки возобновления в их формировании варьирует. Основной запасающей тканью клубня служит паренхима вторичной флоэмы. Отличительной особенностью подземных органов *A. confertiflorum* является образование дискретных концентрических пучков и скрытая способность к партикуляции. Надземные побеги моноциклические, полурозеточные или удлинённые с эфемерной розеткой. Листья у всех видов мезоморфные, с некоторыми чертами световой структуры у *A. confertiflorum*. Узлы 3-лакунные.

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р. П., Гуланян Т. А., Чубатова Н. В. 1976. Морфолого-анатомическое исследование некоторых представителей рода *Aconitum* L. секции *Lycostonum* DC. в онтогенезе. — «Бюл. МОИП, отд. биол.», т. 81, вып. 1.
- Ворошилов В. Н. 1945. Заметки по систематике видов аконита флоры СССР. — «Бот. журн.», т. 30, № 3.
- Ворошилов В. Н. 1952. К систематике дальневосточных аконитов. — «Бюл. ГБС», вып. 13.
- Ворошилов В. Н. 1960. Ритм развития у растений. М.
- Ворошилов В. Н. 1964. Дальневосточные виды рода *Aconitum* L. — «Бюл. ГБС», вып. 52.
- Ворошилов В. Н. 1973. Эволюция подземных органов у *Aconitum* L. — В кн.: Ритм роста и развития интродуцентов (тез. докл. всес. совещ.). М.
- Гроссгейм А. А. 1949. Определитель растений Кавказа. М.
- Кемудария-Натадзе Л. М. 1966. Раналиевые на Кавказе и их таксономия. Тбилиси.
- Монтеверде Н. Н. 1945. О сроках прорастания семян и развитии видов рода *Aconitum* L. — В кн.: Сб. науч. работ Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Л.
- Сацыперова И. Ф. 1972. Биологические особенности семян лютиковых. — «Тр. Бот. ин-та АН СССР», сер. 5, вып. 16.
- Штейнберг Е. И. 1945. К вопросу о биологии прорастания семян видов рода *Aconitum* L. — В кн.: Сб. науч. работ. Бот. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР. Л.
- Kumazawa M. 1937. Developmental history of the abnormal structure in the geophilous organ of *Aconitum*. — «Bot. Mag.», vol. 51. Tokyo.
- Metcalfe C. R., Chalk L. 1950. Anatomy of the Dicotyledons, vol. 1. Oxford.