

Вестник МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 1 — 1975

УДК 582.675.1:581.412:581.84

Р. П. БАРЫКИНА, Т. А. ГУЛАНЯН

МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ *ACTAEA SPICATA* L. И *A. ERYTHROCARPA* FISCH. В ПРОЦЕССЕ ИХ ИНДИВИДУАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ

Род *Actaea* L., включающий около 10 видов, был установлен Линнеем в 1753 г. Большинство систематиков относит его к подсемейству Hellebogoideae семейства Ranunculaceae и сближает с родом *Cimicifuga* (Gray, 1848; Bentham, Hooker, 1862; Huth, 1893; Тахтаджян, 1966 и др.). Галлир (Hallier, 1912) включал *Actaea* в трибу Paeoniae вместе с *Paeonia* и *Cimicifuga*, а Н. А. Жукова (1958) — в трибу Clematideae подсемейства Clematidoideae. Некоторые систематики (Jussieu, 1789; De Candolle, 1821; Baillon, 1867) сближают *Actaea* с родом *Podophyllum* из семейства Berberidaceae. В 1963 г. Л. М. Кемулария-Натадзе, основываясь главным образом на характере строения цветка, предложила выделить род *Actaea* из Ranunculaceae в ранг самостоятельного монотипного семейства Actaeaceae.

Род *Actaea* — реликт третичной мезофильной лесной флоры (Кемулария-Натадзе, 1963). Представители его распространены в Европе, Азии, Северной Америке, на Кавказе. Это многолетние корневищные растения с очередными дважды- или трижды-тройчатосложными листьями и терминальными цветоносными побегами, заканчивающимися кистью мелких белых цветков.

В СССР произрастают три вида *Actaea* (Шипчинский, 1937).

Род изучен сравнительно слабо. В существующей литературе приводятся краткие сведения о систематическом положении (Huth, 1893; Сајандер, 1900), распространении (Widder, 1949; Шиков, 1972), эмбриологии (Јапан, 1963), о морфологии и анатомии отдельных представителей рода (Wydlер, 1859; Schöffel, 1932; Серебряков, 1959; Куклина, 1961, 1970; Daumann, 1969 и др.). В ряде работ содержатся результаты биохимического анализа вегетативных органов, плодов и семян в связи с использованием видов *Actaea* в качестве алкалоидных лекарственных растений (Землинский, 1958; Оголовец, 1951; Никонов, Сыркина-Кругляк, 1963 и др.).

Мы исследовали особенности онтоморфогенеза, анатомического строения вегетативных органов и цветка у двух видов рода *Actaea* — *A. spicata* L. и *A. erythrocarpa* Fisch. *A. spicata* произрастает в тенистых лесах европейской части СССР, на Кавказе, Алтае, местами в

Западной Сибири. Ареал *A. erythrocarpa* шире: север европейской части, Западная и Восточная Сибирь, Дальний Восток.

Наблюдения за ростом и развитием растений, сбор материала для анатомического анализа мы проводили на территории Тебердинского Государственного заповедника (район Домбая), в Кавалеровском районе Приморского края, в Солнечногорском районе Московской обл. и Ботаническом саду МГУ на Ленинских горах в течение вегетационных сезонов 1970—1973 гг.; изучали семена, всходы, ювенильные и взрослые плодоносящие растения¹.

Морфологические исследования

Онторморфогенез у исследованных видов протекает сходно, поэтому мы приводим описание общих его закономерностей.

Плод *Actaea* — сочная голая однолистовка (Каден, 1965), содержащая от 5 до 14 семян. Семена ломтевидные, коричневые, крупные (у *A. spicata* 3—4 мм длиной, около 2 мм шириной, у *A. erythrocarpa* соответственно 2,5—3 и 2—2,5 мм); поверхность мелкоточечная. Обильный твердый эндосперм содержит жир и алейроновые зерна (Netolitzky, 1926). На микропилярном конце семени находится маленький слабо дифференцированный зародыш. Семедоли часто неодинаковых размеров. Для созревания семян необходимо, по А. Имсу (1964), около двух месяцев. С целью изучения особенностей прорастания часть свежесобранных семян была высеяна в грунт, другая — в чашки Петри с применением стратификации и обработки 0,06%-ным раствором гетероауксина. При проращивании семян в лаборатории были использованы разные температурные режимы.

Первые всходы появились не ранее четырех месяцев со дня посева. Всхожесть семян *A. spicata* низкая: при посеве в грунт она составляет 15%, в лаборатории при оптимальной температуре +15° и предварительной обработке семян гетероауксином — 38%. Семена *A. erythrocarpa* всходов не дали.

Прорастание семян у некоторых видов *Actaea* изучали И. А. Иванова (1966), Г. П. Рысина (1969, 1973), И. Ф. Сацыперова (1972) и др. Единого мнения о сроках прорастания и последовательности развития отдельных органов нет. Результаты наших исследований во многом совпадают с данными Г. П. Рысиной (1973).

В природе проростки обычно появляются весной. Прорастание надземное. Первым показывается зародышевый корешок с многочисленными длинными корневыми волосками (рис. 1). Пластинки семедолей извлекаются из семенной кожуры и выносятся на поверхность почвы вытягивающимся гипокотилем и частично — разрастающимися черешками, достигающими длины 10 мм. Пластинки семедолей яйцевидные или овальные, коротко заостренные, дуговидно-сетчатонервные, длиной до 10—12 мм у *A. spicata* и 8—10 мм у *A. erythrocarpa* (рис. 2, А). Черешки семедолей в основании плотно смыкаются краями, полностью охватывая почечку. Образование семедольной трубки, как это отмечал Кумазава (Kumazawa, 1932), мы не наблюдали. Главный корень тонкий, коричневый. С разворачиванием семедольных пластинок появляются первые боковые корни.

Обычно через 1,5—2 месяца с начала прорастания трогаются в рост почечка. Эпикотиль недоразвивается. Главный побег сильно укороченный. В течение вегетационного сезона на нем обычно образуются

¹ В исследовании *A. spicata* принимала участие студентка С. К. Александер.

один-два длинночерешковых ассимилирующих листа с простой тройчатолопастной, реже — тройчатосложной пластинкой. К концу первого года жизни гипокотиль достигает длины 7—12 мм, несет небольшое число придаточных корней. Главный корень уходит на глубину

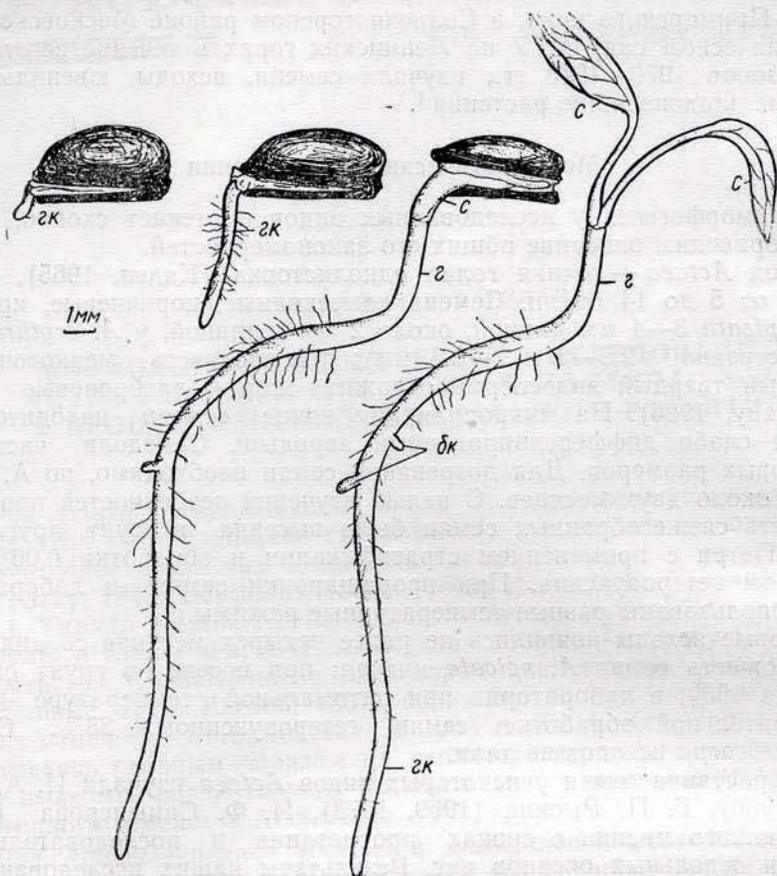


Рис. 1. Проращание семени и развитие проростка *A. spicata*: г — гипокотиль, гк — главный корень, бк — боковые корни, с — семедоли

5—7 см и ветвится до корней третьего порядка. Осенью в пазухах семедолей и ассимилирующих листьев главного побега закладываются слабо дифференцированные почки, остающиеся в последующие годы спящими. Терминальная почка имеет на конусе нарастания 1—2 листовых примordia, снаружи защищена одной почечной чешуей, в пазухе которой закладывается боковая почка.

Весной (конец апреля) перезимовавшая терминальная почка образует укороченный побег — продолжение главной оси — с одним у *A. spicata* и одним-двумя ассимилирующими листьями у *A. erythrocarpa*, которые характеризуются более крупными размерами листовых пластинок, чем у однолетнего сеянца, но сохраняющими тот же характер расчленения (рис. 2, Б). Этим листьям предшествует один чешуевидный лист.

Осенью осевая часть укороченного главного побега благодаря контрактивности корней оказывается заглубленной в почву на

1—1,5 см и вместе с гипокотилем принимает вид вертикального корневища, имеющего в толщину до 1—1,5 мм, защищенного с поверхности расширенными основаниями семедолей и листьев. Продолжается рост и ветвление главного корня, появляются придаточные корни на узлах главного побега.

Розеточная форма роста главного побега с моноподиальным возобновлением сохраняется в течение последующих 8—10 лет

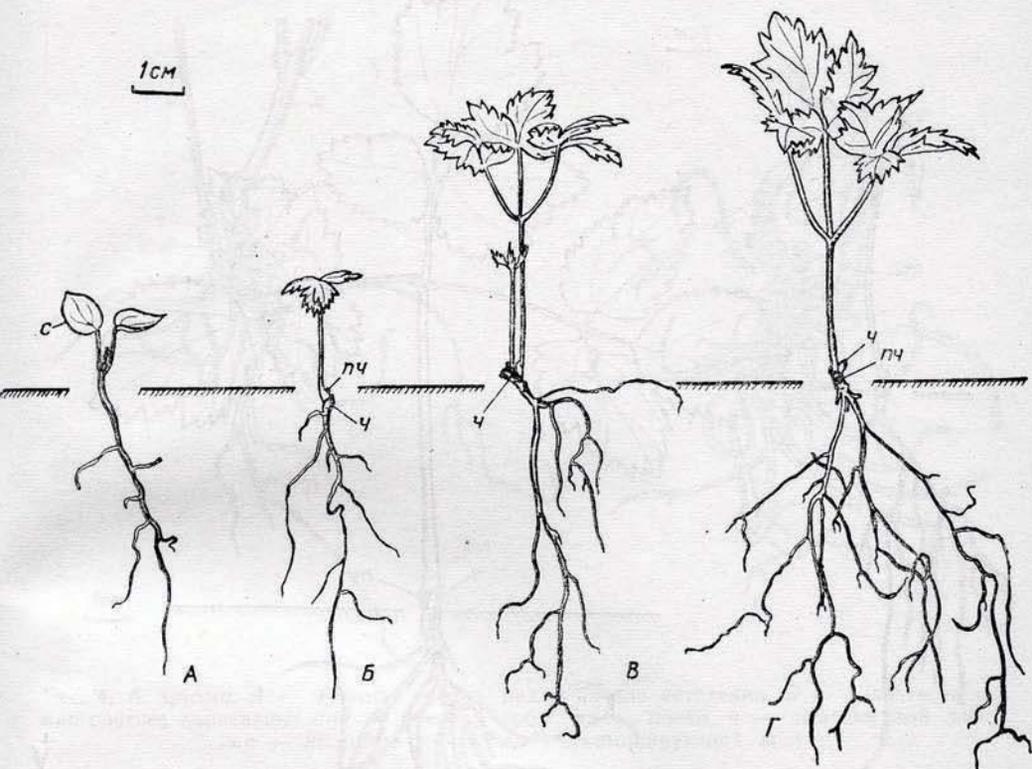


Рис. 2. *A. erythrocarpa*. А — однолетний, Б — 2-летний, В — 4-летний, Г — 5-летний сеянцы (май): с — семедоля, пч — почка, ч — чешуевидный лист

(рис. 2, В, Г; рис. 3, А, Б). В дальнейшем розеточный тип побега сменяется безрозеточным, что, по нашим наблюдениям, обычно связано с переходом растения в генеративную фазу развития. Однако В. Н. Голубев (1958) отмечает, что еще вегетирующие сеянцы *A. spicata* образуют удлиненные ортотропные олиственные надземные побеги.

С возрастом растения увеличиваются размеры почек, число чешуевидных листьев (с 1 до 3), размеры, степень расчленения пластинок ассимилирующих листьев. Система главного корня отмирает у *A. erythrocarpa* на седьмом году жизни, у *A. spicata* — у более молодых растений, нередко уже у 2—3-летних. Еще у ювенильных растений может начаться ветвление корневища, которое осуществляется в результате раскрытия спящих почек, находящихся близ поверхности почвы (рис. 4, А). Боковые побеги развиваются, подобно главному, по типу укороченных, но в течение первых лет (двух-трех) имеют только чешуевидные листья (рис. 5).

По нашим наблюдениям, семенные растения обоих видов *Actaea* зацветают, как уже было отмечено (Серебряков, 1952; Работнов, 1950), на 12—15-м году. В год, предшествующий цветению, терминальная почка оси формируется по типу смешанной. Генеративный побег удлиненный, олиственный. В основании он имеет 2—3 сближенных чешуевидных листа. Срединные листья с широкими стебле-

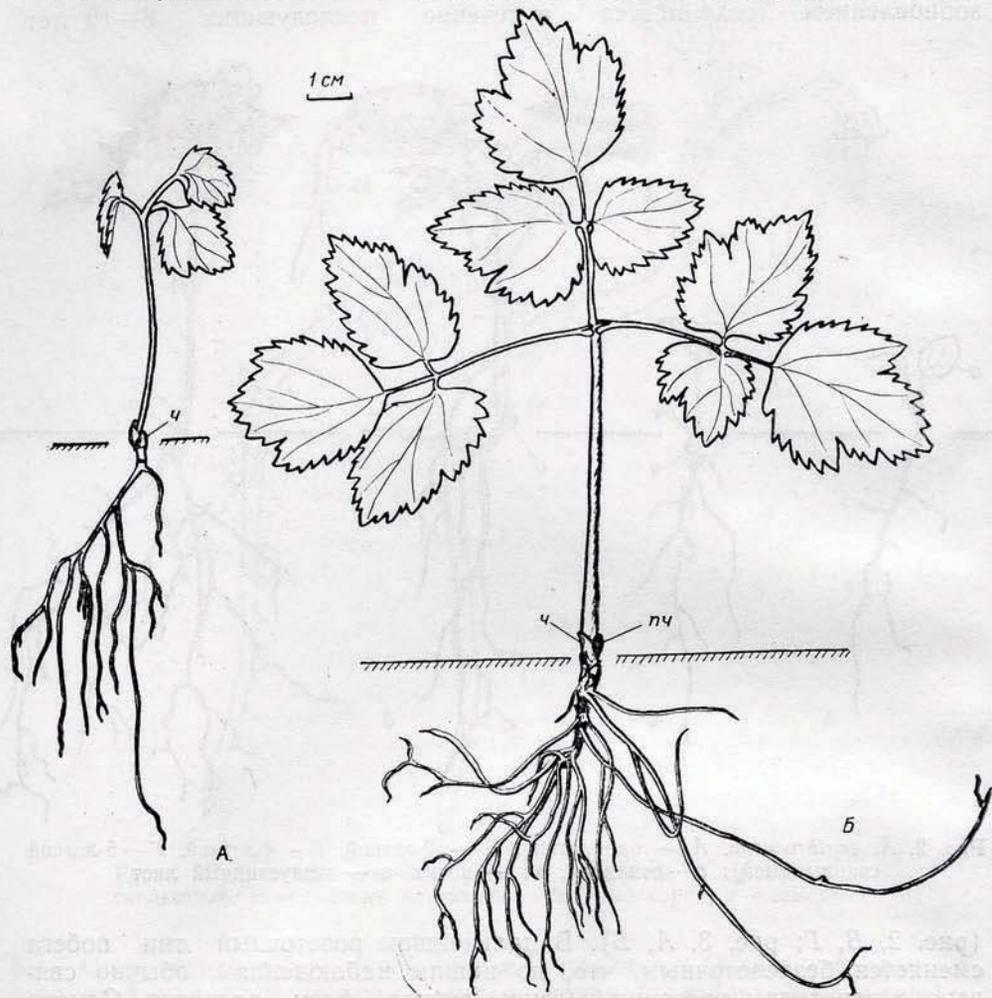


Рис. 3. *A. spicata*. А — 2-летний, Б — 7-летний сеянцы (июнь): ч — чешуевидный лист, пч — почка

объемлющими основаниями, длинными черешками и дважды-трижды-тройчатосложными листовыми пластинками. Степень расчленения пластинки и длина черешка уменьшаются снизу вверх. Цветоносный побег заканчивается короткой простой кистью белых цветков, более многоцветковой у *A. erythrocarpa*. Часто пазушные почки стеблевых листьев, вслед за терминальной, образуют боковые соцветия. Благодаря базипетальному развитию частных соцветий цветение растягивается на 3—4 месяца. Начало цветения приходится на середину мая. Зачатки соцветий в почках возобновления у *A. spicata* начинают раз-

виваться обычно в конце июля (Серебряков, 1947), мы же наблюдали и более раннее заложение соцветий. К зиме генеративный побег в почке возобновления вполне сформирован. Во второй половине апреля почки возобновления раскрываются, заложённые в них генеративные побеги быстро удлиняются (через 10 дней у *A. spicata* они достигают высоты 15—25 см), разворачивают листья и выносят терминальные соцветия.

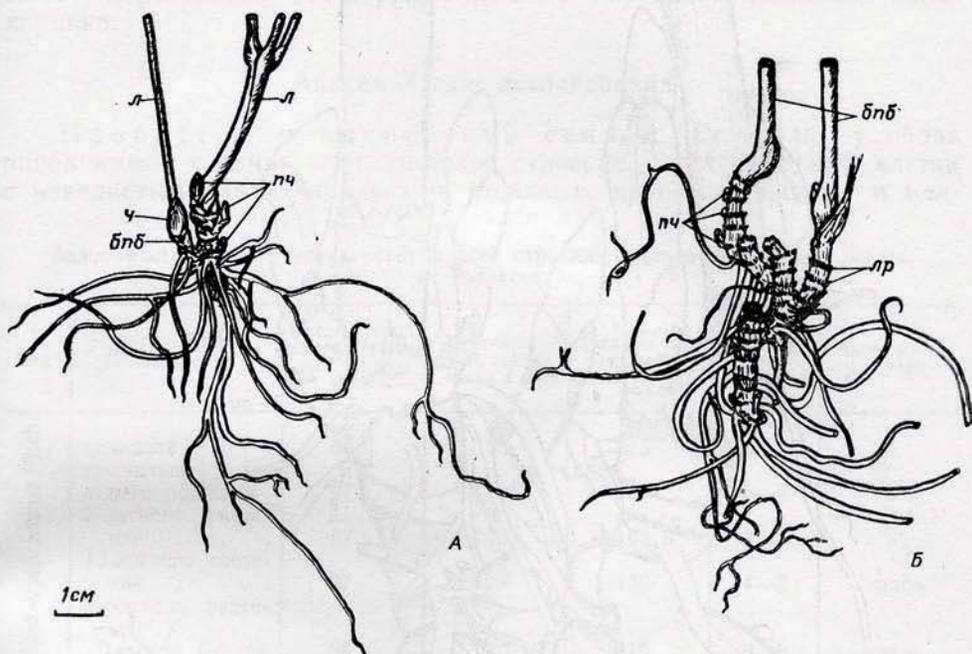


Рис. 4. *A. spicata*. А — 9-летний сеянец, видно начало ветвления, Б — разветвленное многолетнее корневище: блб — боковой побег, пч — почки, ч — чешуевидный лист, лр — листовые рубцы, л — ассимилирующий лист

Удлиненная надземная часть генеративного побега осенью отмирает. Живыми остаются 2—3 базальных укороченных междоузлия, которые из-за контрактильности отходящих от них придаточных корней погружаются в глубь почвы и составляют годичные приросты корневища. Боковые почки их остаются в течение ряда лет спящими.

Дальнейшее возобновление главной оси осуществляется симподиально. С переходом растения в генеративную фазу развития все надземные побеги его оказываются цветоносными. У взрослых растений одновременно обычно развивается несколько боковых генеративных побегов, что связано с наличием на корневище большого числа спящих почек. Генеративные побеги полициклические. Каждый из них прежде, чем стать надземным, в течение 2—3 лет проходит фазу подземного внутрипочечного роста и развития, о чем свидетельствует наличие в основании побега некоторого числа сближенных рубцов опавших чешуевидных листьев предыдущих лет вегетации (рис. 4, Б; рис. 5).

В связи с симподиальным возобновлением и ежегодным раскрытием большого числа боковых почек корневище у многолетних растений становится многоглавым. Оно мощное темно-бурое с коричневато-

черной бахромой в узлах, оставшейся от разрушившихся оснований листьев, с многочисленными придаточными корнями, ветвящимися до корней шестого порядка, спящими почками и хорошо заметными рубцами отмерших монокарпических надземных побегов. Длина годовых приростов корневища *A. spicata* может быть от 0,7 до 3 см, у

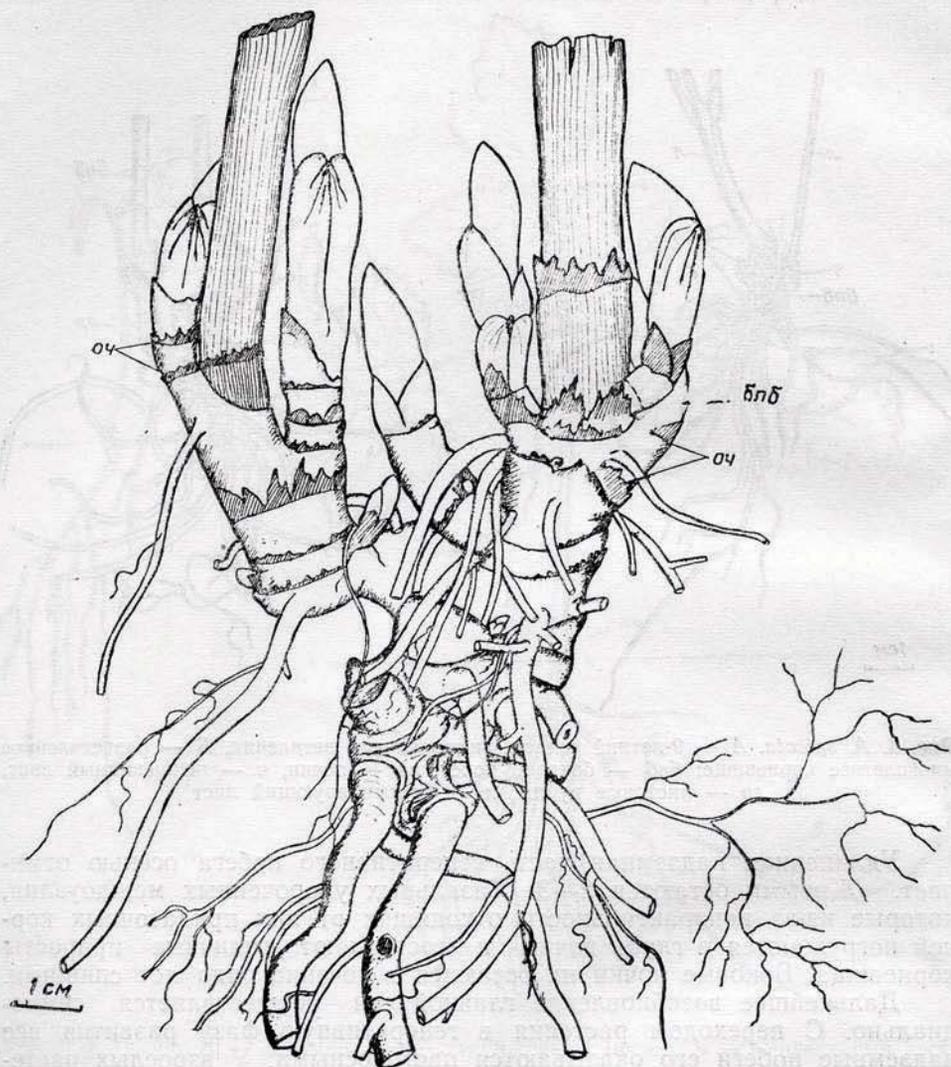


Рис. 5. Многолетнее растение *A. spicata* (март): блб — цветоносный боковой побег, оч — остатки чешуевидных листьев предыдущего года вегетации

A. erythrocarpa приросты более длинные. При механических повреждениях корневища отдельные отрезки его могут дать начало самостоятельным особям.

Сенильный период в развитии растения четко не выражен. По И. Г. Серебрякову (1952), у 25-летних экземпляров *A. spicata* каких-либо признаков отмирания подземных органов нет, и общая продолжительность жизни растения составляет не менее 70 лет. Однако

более точно определить продолжительность большого жизненного цикла, на наш взгляд, нельзя, так как более старые участки корневищ постепенно отмирают. Общая продолжительность жизни растения большая, так как отдельные участки корневищ могут сохраняться живыми в течение 20 и более лет.

Морфологические исследования свидетельствуют о том, что *A. spicata* и *A. erythrocarpa* представляют собой, по классификации И. Г. Серебрякова (1962), многоглавые короткорневищные поликарпики.

Анатомические исследования

Проросток и однолетний сеянец. *Семедоли* у обоих видов имеют сходное анатомическое строение. Эпидермальные клетки с извилистыми антиклинальными стенками, крупными ядрами и мел-

Зависимость анатомических особенностей строения листьев двух видов *Actaea* от возраста

Вид	Листья	Число устьиц на 1 мм ² (нижний эпидермис)	Протяженность жилок, мм на 1 см ²	Толщина листовой пластинки, мк	Число слоев мезофилла	Число лакун в узле
<i>Actaea erythrocarpa</i> Fisch.	семедоля	67,7	185	215	5	1
	ювенильный 2-летнего растения .	47	189,5	139	3—4	5
	5-летнего растения	57	206	163,5	4	9
	10-летнего растения	27	198	159	4—5	много
	взрослого растения					
	Дальний Восток Бот. сад МГУ	28,1 29	177 210	179 147	5—6 5—6	много много
<i>Actaea spicata</i> L.	семедоля	79,2	165	173	5—6	1
	ювенильный 2-летнего растения .	33,3	169	124	3—4	5
	5-летнего растения	23,3	192	134	4	9
	10-летнего растения	30	152	131	4—5	много
	взрослого растения					
	Домбай Подмосковье . .	25,6 30	191 166	116,5 126	4—6 5—6	много много

кими хлоропластами, но у *A. spicata* клетки эпидермиса крупнее и шов более извилист, чем у *A. erythrocarpa* (рис. 6, а, в, г, е). Кутикула тонкая. Немногочисленные устьица приурочены к нижнему эпидермису, замыкающие клетки слегка приподняты. В верхнем эпидермисе и по краю листа встречаются редкие мелкие заостренные и булавовидно расширенные на верхушке простые волоски.

Мезофилл 5—6-слойный, слабо дифференцированный, с крупными воздухоносными полостями со стороны нижнего эпидермиса (рис. 6, б, д). Все клетки его округло-лопастные, вытянутые параллельно поверхности. Хорошо выражена разветвленная сеть тонких жилок. Пучки с паренхимными обкладками, клетки которых содержат небольшое число хлоропластов.

Черешок в поперечном сечении широко седловидный. Основная тонкостенная паренхима пронизана одним, реже — у *A. spicata* — тремя пучками со слабо развитыми первичными лубяными волокнами. Семедольный узел однолакунный, однопучковый.

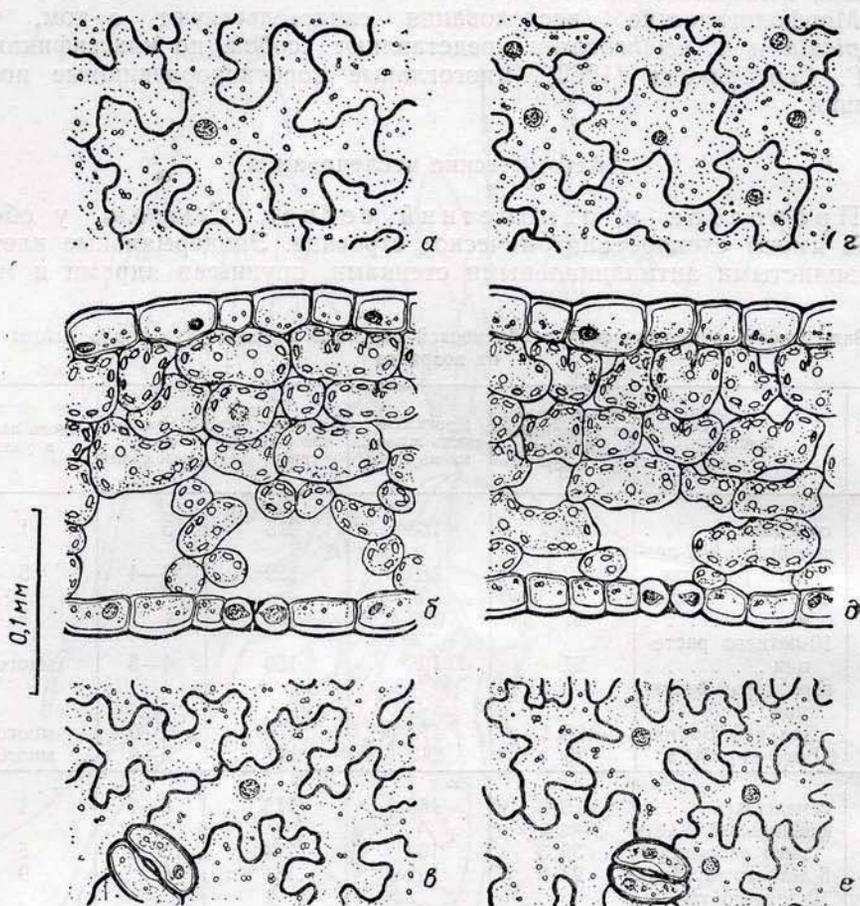


Рис. 6. Семедоли *A. spicata* (а, б, в) и *A. erythrocarpa* (г, д, е): а и г — верхний эпидермис, в и е — нижний эпидермис с поверхности, б и д — поперечные срезы через пластинки

Первые ассимилирующие листья, развивающиеся из почки, отличаются от семедолей более тонкой пластинкой, что связано с большими размерами клеток и уменьшением числа слоев мезофилла (с 5—6 до 3—4). Дифференциация мезофилла на столбчатую и губчатую хлоренхиму более четкая. Столбчатый мезофилл представлен дланелопастными клетками, губчатый — клетками округло-лопастными. Частота устьиц на единицу поверхности несколько возрастает, средняя протяженность жилок на 1 см² почти не меняется (таблица).

Черешок в средней части в очертании округло-треугольный с плоской или слегка вогнутой адаксиальной стороной, среднее число пучков — шесть. Пучки с колпачками склеренхимы со стороны флоэмы. В базальной части черешок уплощается, переходя в расширенное

незамкнутое основание, в пределах которого пучки попарно сливаются, число их уменьшается до трех. Узел трехлакунный.

Гипокотиль у обоих видов на большем протяжении имеет корневую структуру. Переход от экзархной ксилемы к эндархной происходит близ семедольного узла. В эпидермисе имеется небольшое число устьиц и простых булавовидных волосков.

Главный корень при первичном строении имеет на поверхности слой эпibleмы с длинными корневыми волосками (рис. 7, а). Однорядная экзодерма слабо выражена, антиклинальные стенки клеток несут утолщения, сходные с поясками Каспари. 5—9-слойная первичная кора состоит из крупных округлых паренхимных клеток, оболочек которых неравномерно утолщены. Эндодерма с поясками Каспари, в содержимом клеток действием раствора хлорного железа обнаруживаются дубильные вещества. Перикцикл однослойный. Число лучей первичной ксилемы у *A. spicata* 2—6, у *A. erythrocarpa* — 2—4 и часто меняется на протяжении одного и того же корня.

В гипокотиле и главном корне вторичное утолщение начинается с развитием первых листьев на стебле. Строение боковых и придаточных корней сходно с таковым главного корня.

Ювенильные и взрослые растения. Начиная со второго года жизни увеличиваются поверхность и толщина листовых пластинок, возрастают размеры клеток, проводящих пучков и число слоев мезофилла (до 5—6). Частота устьиц на единицу поверхности несколько уменьшается, протяженность жилок заметно не изменяется. Крупные жилки выдаются с нижней стороны листа, включают 2—3 сближенных пучка, окруженных общей паренхимной обкладкой и снабженных тяжами первичных лубяных волокон. В связи с увеличением размеров листьев и степени расчлененности листовых пластинок увеличивается число пучков в черешке (у 10-летних растений до 18—20). Пучки располагаются кольцом. Крупные пучки с отчетливо заметной камбиальной зоной. Хорошо выражены группы первичных лубяных волокон. Часто наблюдается лигнификация оболочек клеток межпучковой паренхимы. Увеличение числа пучков в черешке коррелирует с возрастанием лакунности узла. У 2-летних растений узел пятилакунный, у 5-летних — девятилакунный, у многолетних растений число лакун достигает 11.

Корневище ювенильных растений с поверхности защищено влажными отмершими листьями и эпидермисом. Паренхимная первичная кора включает 10—12 рядов плотно соединенных клеток, многие из которых делятся антиклинальными перегородками. Центральный цилиндр с одним кольцом широко расставленных открытых коллатеральных проводящих пучков (в числе 5—10 у *A. spicata* и 5—8 у *A. erythrocarpa*) и хорошо развитой тонкостенной сердцевинной. В клетках обильной паренхимы корневища накапливается крахмал и в небольшом количестве жир в виде мелких капель. Крахмальные зерна небольшие, наряду с простыми встречаются сложные, включающие от 2 до 8 зернышек.

Пучковое строение корневища сохраняется и у многолетних растений. Благодаря деятельности камбия центральный цилиндр значительно разрастается и в многолетних корневищах занимает большую часть их объема. Пучки (в числе 10—25 у *A. erythrocarpa* и 15—35 у *A. spicata*) разобцены широкими (у первого 9—50-, у второго 11—40-рядными) сердцевинными лучами. Камбиальная зона в июне 5—6-слойная в пучках и 2—3-слойная в межпучковых пространствах. Межпучковый камбий наряду с лучевой паренхимой места-

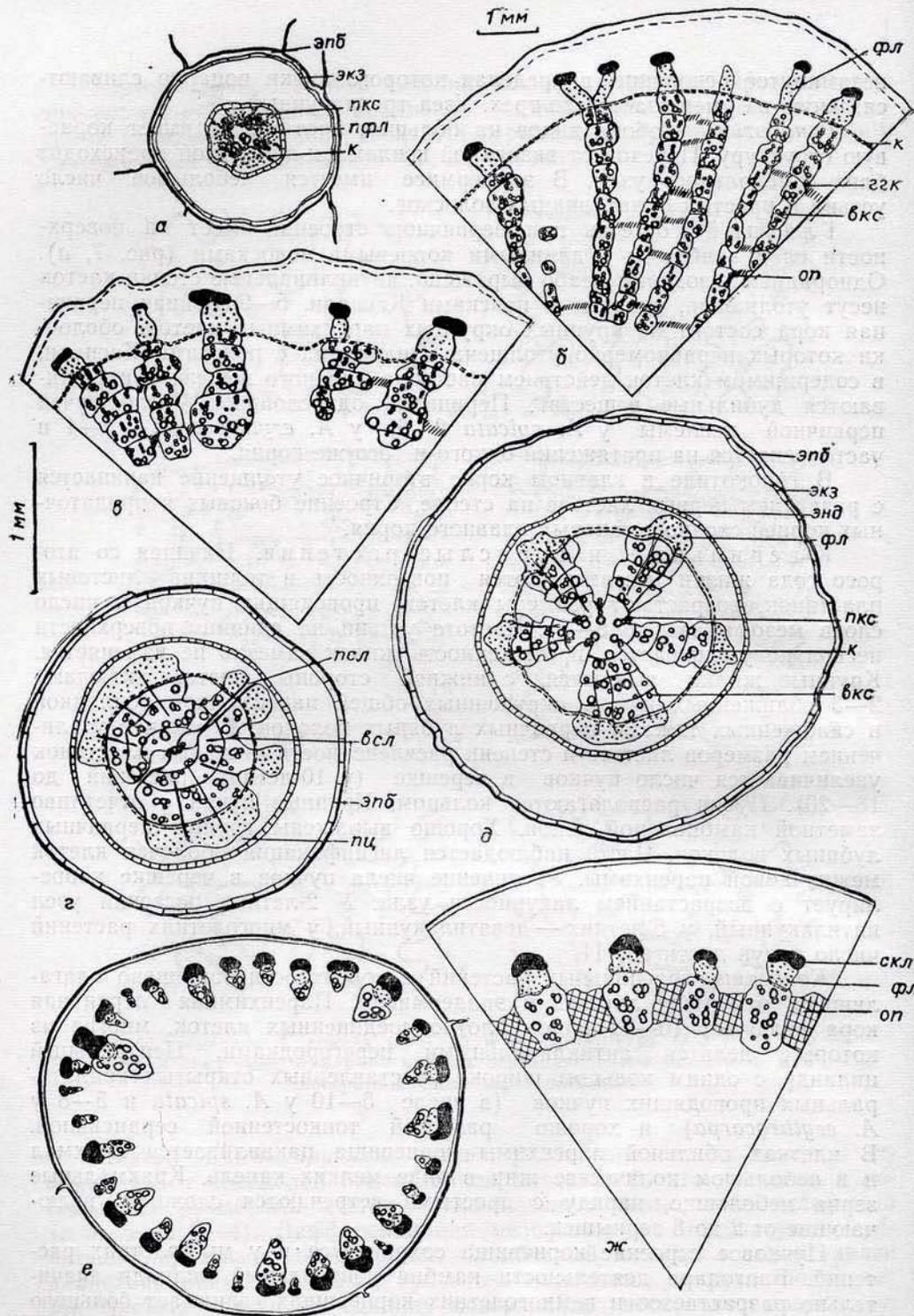


Рис. 7. Схемы поперечных срезов: а — главного корня *A. spicata* при первичном строении, б — 12-летнего корневища *A. spicata*, в — 5-летнего корневища *A. erythrocarpa*, г — 3-летнего корня *A. erythrocarpa*, д — 4-летнего корня *A. spicata*, е — ее цветоноса в верхней части и ж — в основании; эпб — эпibleма, экз — экзодерма, пкс — первичная ксилема, пфл — первичная флоэма, к — камбий, фл — флоэма, ггк — граница годичного кольца, вкс — вторичная ксилема, оп — одревесневшая паренхима, псл — первичный сердцевинный луч, всл — вторичный сердцевинный луч, пц — перицикл, энд — эндодерма, скл — склеренхима

ми производит неполные проводящие пучки, состоящие преимущественно из элементов вторичной ксилемы.

Вторичная кора в многолетних корневищах сравнительно с вторичной ксилемой занимает небольшой объем. В состав флоэмы входят узкие ситовидные трубки, клетки-спутницы, лубяная и обильная лучевая паренхима. Ситовидные трубки и лубяная паренхима на поперечном срезе имеют вид узких радиальных лент, разобщенных вторичными 8—18-рядными сердцевинными лучами. Членики ситовидных трубок небольших размеров, у *A. spicata* средняя длина их 154 мк, диаметр — 13 мк. Ситовидные пластинки чаще простые, реже сложные с 2—3 ситовидными участками. Кнаружи от вторичной флоэмы сохраняются следы облитерированной первичной флоэмы с небольшими тяжами сравнительно коротких (средняя длина у *A. spicata* 249,5 мк, у *A. erythrocarpa* 329,9 мк) лубяных волокон с лигнифицированными толстостенными оболочками.

Ксилема состоит из сосудов, волокон либриформа, ксилемной и лучевой паренхимы. Годичные приросты выражены слабо (рис. 7, б, в). У *A. spicata* они различимы на поперечном срезе благодаря четковидности ксилемных тяжей (рис. 7, б). В начале годичного прироста образуются тангентально расположенные группы контактирующих между собой широкопросветных сосудов. Во внешней части годичного прироста число сосудов уменьшается, они образуют радиальные цепочки, преобладают волокна, отмечается лигнификация клеточных оболочек межпучковой паренхимы. Близ узлов появляются поперечные анастомозы между пучками. Членики сосудов лестничные или пористые, с клювиками и без них, короткие (средняя длина у *A. erythrocarpa* 203,7 мк, у *A. spicata* — 184,9 мк), от бочонковидных до веретенообразно удлинённых (средняя ширина соответственно 28,8 мк и 39,3 мк). Перфорации простые, изредка встречаются членики с лестничными перфорационными пластинками на боковых стенках, с 1—2 парекладинами. Некоторые сосуды закупорены таннинообразными веществами. Древесинные волокна живые (средняя длина их у *A. spicata* 235,7 мк, ширина 25,2 мк, у *A. erythrocarpa* — 275,9 и 22,2 мк), с гладкими стенками, щелевидными порами, образующими пары крестовидных пор. Древесинная паренхима скудная, из веретеновидных клеток или в коротких тяжах из 2—3 клеток. Лучи гомогенные или слабо гетерогенные. Мощно развитая сердцевина состоит из крахмалоносных клеток, сохраняющих неодревесневшие оболочки.

Вслед за разрастанием центрального цилиндра в толщину клетки первичной коры делятся тангентальными и радиальными перегородками. В дальнейшем периферические слои ее вместе с эпидермисом постепенно отмирают и разрушаются, а стенки обнажающихся слоев клеток равномерно утолщаются и слабо метакутинизируются. Пробка не образуется.

Видовые различия в анатомии корневища преимущественно количественные. У *A. erythrocarpa* годичные приросты ксилемы более узкие, с меньшим числом сравнительно более длинных трахеальных элементов, а сердцевинные лучи более широкие, чем у *A. spicata*. В паренхиме первичной коры встречаются склереиды.

На поверхности вторично утолщенных корней сохраняется первичная кора (рис. 7, г, д). Как и в корневищах, клетки ее делятся по мере увеличения объема вторичных тканей центрального цилиндра. Стенки клеток коры неравномерно утолщаются, что придает ей сходство с уголкой колленхимой. В ксилеме слабо выражены годичные приросты. В структуре корней можно отметить некоторые видовые

различия: у *A. erythrocarpa* меньше групп первичной ксилемы и более узкие древесинные лучи, чем у *A. spicata*.

Листовые пластинки взрослых растений обоих видов мезоморфные, с некоторыми чертами теневой структуры. У *A. spicata* пластинка тоньше, чем у *A. erythrocarpa*, а клетки мельче (рис. 8, б, д). Эпидер-

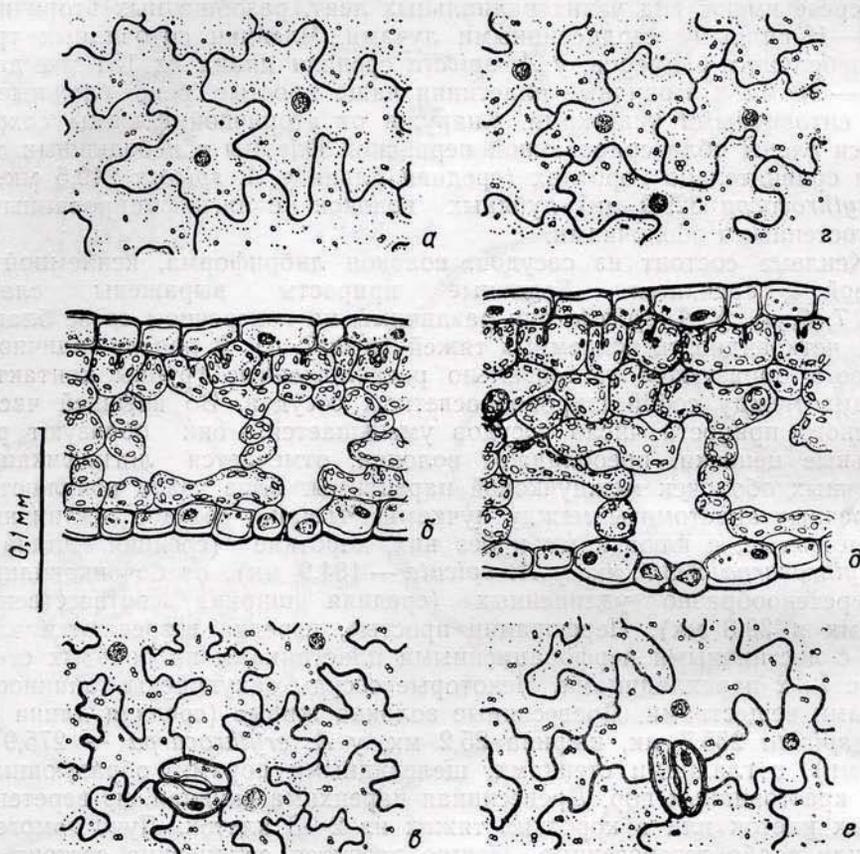


Рис. 8. Листья взрослых растений *A. spicata* (а, б, в) и *A. erythrocarpa* (г, д, е): а и г — верхний эпидермис, в и е — нижний эпидермис с поверхности, б и д — поперечные срезы пластинок

мальные клетки крупные, тонкостенные, с извилистыми антиклинальными стенками и хлоропластами, как и у ювенильных растений (рис. 8, а, в, г, е). Кутикула тонкая гладкая. Устьица в небольшом числе (таблица) на нижней стороне листовых пластинок. Однорядный плотный столбчатый мезофилл представлен ветвистыми клетками с небольшим числом складок, вдающихся со стороны верхнего эпидермиса, 4—5-слойный губчатый мезофилл — лопастными клетками с хорошо развитой системой межклетников. Жилкование сетчатое. Средняя протяженность жилок на 1 см² около 200 мм. Проводящие пучки с небольшими группами первичных лубяных волокон и паренхимными обкладками. Листья взрослых растений имеют рахис с отходящими от него черешками 1-, 2-, 3- и 4-го порядков.

Рахис в средней части округлый, с кольцом мелких периферических проводящих пучков (около 40) и 5—10 более крупными пучками, несколько смещенными к центру (рис. 9, а, б). Кроме этого имеются 1—2 медуллярных пучка, близких к амфивазальному типу. Все пучки с крупными склеренхимными тяжами над флоэмой. При основании рахис становится седловидным, число пучков уменьшается до 15—20, медуллярные пучки неразличимы.

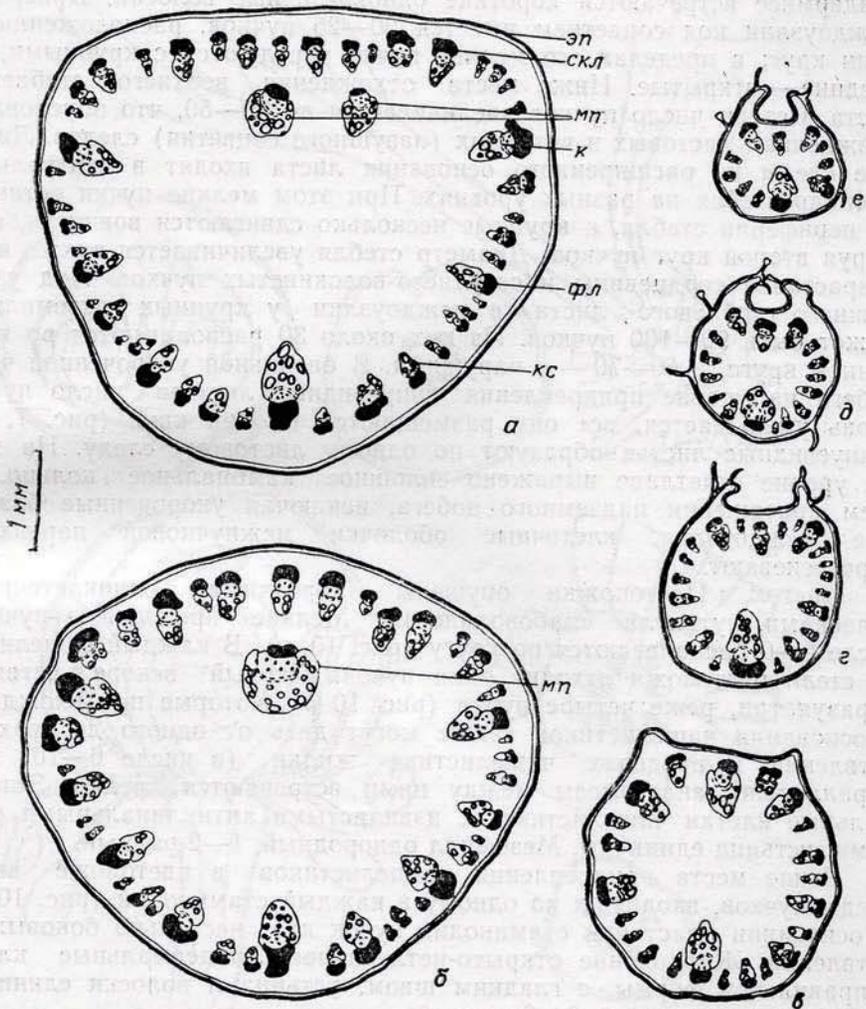


Рис. 9. Схемы поперечных срезов: а — рахиса *A. spicata*, б — рахиса *A. erythrocarpa*, в—е — черешков 1,2,3,4-го порядка *A. erythrocarpa*: эп — эпидермис, скл — склеренхима, кс — ксилема, фл — флоэма, к — камбий, мп — медуллярные пучки

Черешки первого и последующих порядков округлоседловидные и с меньшим, чем в рахисе, числом пучков. Медуллярные проводящие пучки в них не выражены (рис. 9, в, г, д, е). К середине лета клеточные стенки межпучковой паренхимы в рахисе и черешках одревесневают. Узлы многолакунные.

Значительных различий в анатомическом строении вегетативных органов у экземпляров из разных географических зон не обнаружено (таблица).

Цветоносный побег. Анатомическая структура стеблевой части генеративного побега формируется в тесной связи с закладывающимися и развивающимися на нем 2—3 крупными стеблевыми листьями, пазушными почками и терминальным соцветием.

Стебель цветоносного побега округлый (рис. 7, е), гладкий, в эпидермисе встречаются короткие одноклеточные волоски. В верхнем междоузлии под соцветием имеется 20—25 пучков, расположенных в один круг; в пределах его мелкие пучки чередуются с крупными, последние — открытые. Ниже места отхождения верхнего стеблевого листа в стели число пучков увеличивается до 40—50, что обусловлено вхождением листовых и веточных (пазушного соцветия) следов. Листовые следы из расширенного основания листа входят в центральный цилиндр стебля на разных уровнях. При этом мелкие пучки остаются на периферии стебля, а крупные несколько сдвигаются вовнутрь, формируя второй круг пучков. Диаметр стебля увеличивается также из-за разрастания сердцевины и сосудисто-волокнистых пучков. Под узлом нижнего стеблевого листа в междоузлии у крупных экземпляров может быть 90—100 пучков. Из них около 30 располагаются во внутреннем круге, а 60—70 — в наружном. В базальной укороченной части побега на уровне прикрепления чешуевидных листьев число пучков вновь уменьшается, все они размещаются в один круг (рис. 7, ж). Чешуевидные листья образуют по одному листовому следу. На этом же уровне отчетливо выражено сплошное камбиальное кольцо. На всем протяжении надземного побега, исключая укороченные базальные междоузлия, клеточные оболочки межпучковой паренхимы одревесневают.

Цветок. Цветоножки опушены короткими одноклеточными волосками, кутикула слабovolнистая. Мелкие проводящие пучки в числе 5—6 располагаются по кругу (рис. 10, а). В каждый чашелистик от стели цветоложа отходит один пучок, который вскоре ветвится, образуя три, реже четыре пучка (рис. 10 б), которые при вхождении в основания чашелистиков также могут дать от одного до трех ответвлений. В пределах чашелистика жилки (в числе 6—10) идут параллельно, анастомозы между ними встречаются редко. Эпидермальные клетки чашелистиков с извилистыми антиклинальными стенками; устьица единичны. Мезофилл однородный, 1—2-рядный.

Выше места прикрепления чашелистиков в цветоложе видны следы пучков, входящих по одному в каждый стаминодий (рис. 10, в). В основании пластинки стаминодия пучок дает несколько боковых ответвлений. Жилкование открыто-петлевидное. Эпидермальные клетки неправильной формы, с гладким швом; устьица и волоски единичны. Мезофилл однородный, 2—3-рядный.

Каждая тычинка снабжается одним пучком (рис. 10, в), который, пройдя сквозь тычиночную нить, заканчивается под надсвязником. В эпидермисе тычиночных нитей встречаются устьица.

После отхождения самой внутренней тычинки пучки цветоложа (в числе 5—6) объединяются в три расположенные дугой группы (рис. 10, г). В основании пестика пучки в пределах каждой группы сливаются, образуя три синтетических тяжа. Из них медианный становится дорзальным пучком, а два других — вентральными (рис. 10, д). Они в свою очередь образуют боковые пучки, идущие навстречу один другому (рис. 10, е). Вентральные пучки, кроме того, дают от-

ветвления, направляющиеся в анатропные семечки, сидящие двумя рядами вдоль брюшного шва плодolistика. Все пучки коллатераль-

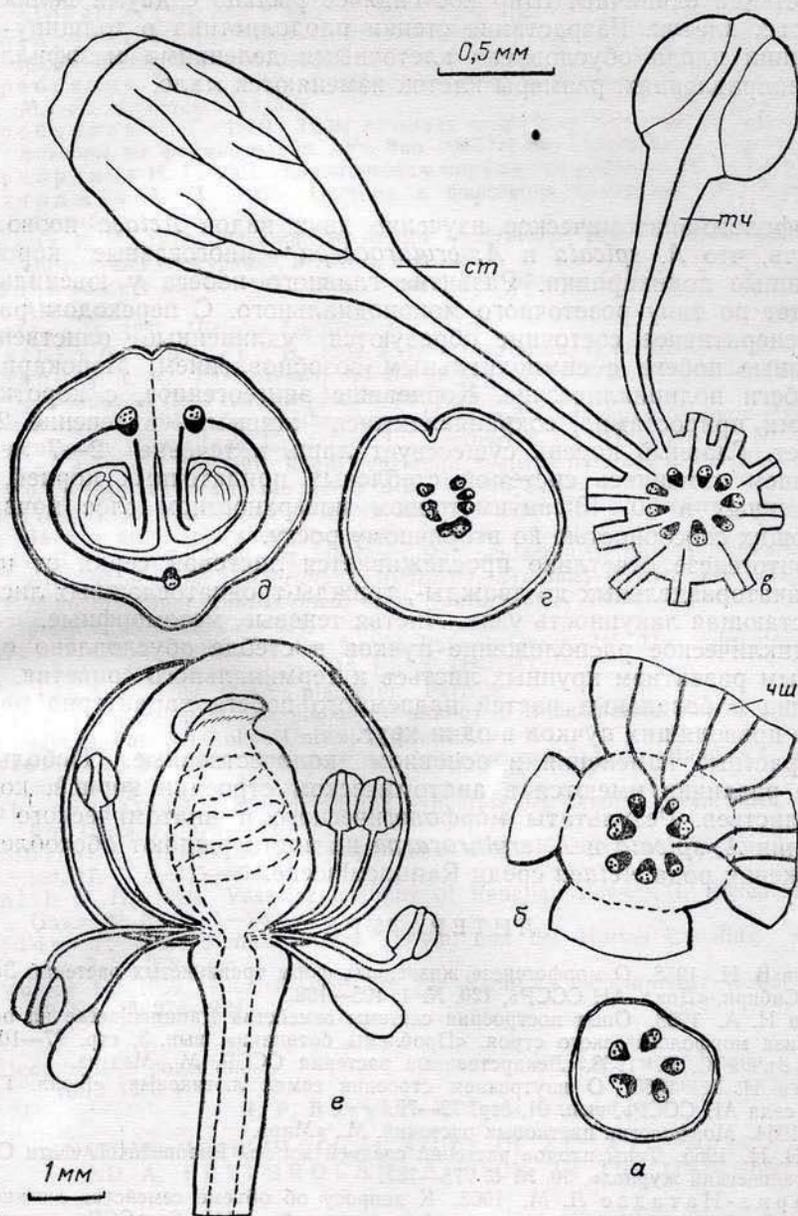


Рис.10. Васкулярная анатомия цветка *A. spicata*: а — цветоножка, б—д — поперечные срезы: через цветоложе на уровне прикрепления чашелистиков (б), последнего стаминдия и первой тычинки (в), под пестиком (г), пестика в средней части (д), е — продольный разрез цветка; чш — чашелистик, тч — тычинка, ст — стаминодий

ные за исключением дорзального, который близ верхушки пестика становится концентрическим, что было отмечено ранее (Rohweder, 1967). Аналогичное строение проводящей системы цветка описано у

A. alba (L.) Mill. и *A. rubra* (Ait.) Willd. (Smith, 1926). Эпидермальные клетки плодолистика мелкие, неправильной формы, с гладким швом; устьица единичны. Широкое сидячее рыльце с двумя валиками железистых клеток. Разрастание стенки плодолистика в толщину при образовании плода обусловлено клеточными делениями мезофилла в разных направлениях, размеры клеток изменяются мало.

* * *

Морфолого-анатомическое изучение двух видов *Actaea* позволяет заключить, что *A. spicata* и *A. erythrocarpa* — многоглавые короткокорневищные поликарпики. Развитие главного побега у ювенильных форм идет по типу розеточного моноподиального. С переходом растения в генеративное состояние образуются удлинённые олистённые ортотропные побеги с симподиальным возобновлением. Монокарпические побеги полициклические. Корневище эпигеогенное, с короткими годичными приростами, сохраняющимися живыми в течение 20 и более лет. Главный корень существует лишь в течение 2—7 лет, в дальнейшем заменяясь системой стеблевых придаточных корней, сосредоточенных в 30—40-сантиметровом поверхностном слое почвы и обладающих способностью ко вторичному росту.

В онтогенезе отчетливо прослеживается листовая серия от простых тройчатораздельных до дважды-, трижды-тройчатосложных листьев и возрастающая лакунность узла. Листья теневые, мезоморфные.

Дициклическое расположение пучков в стебле обусловлено одновременным развитием крупных листьев и терминального соцветия. Для корневища и базальных частей надземного побега характерно расположение проводящих пучков в один круг.

Возрастные изменения в основном количественные. Небольшие видовые различия имеются в анатомическом строении корней, корневищ и листьев. Результаты морфологического и анатомического исследования *A. spicata* и *A. erythrocarpa* не подтверждают обособленно положения рода *Actaea* среди *Ranunculaceae*.

ЛИТЕРАТУРА

- Голубев В. Н. 1958. О морфогенезе жизненных форм травянистых растений Западной Сибири. «Докл. АН СССР», 120, № 1, 195—198.
- Жукова Н. А. 1958. Опыт построения системы семейства *Ranunculaceae* на основе анализа морфологического строя. «Проблемы ботаники», вып. 3, стр. 97—107.
- Землинский С. Е. 1958. Лекарственные растения СССР. М., Медгиз.
- Иванова И. А. 1966. О внутреннем строении семян лютиковых. «Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР», вып. 61, стр. 72—79.
- Имс А. 1964. Морфология цветковых растений. М., «Мир».
- Каден Н. Н. 1965. Типы плодов растений средней полосы Европейской части СССР. «Ботанический журнал», 50, № 6, 775—787.
- Кемулариа-Натадзе Л. М. 1963. К вопросу об объеме семейства лютиковых. «Заметки по систематике и географии растений АН ГрузССР», вып. 23, стр. 43—54.
- Куклина Л. А. 1961. Сравнительная анатомия вегетативных органов растений семейства лютиковых. «Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР», вып. 42, стр. 66—75.
- Куклина Л. А. 1970. Анатомическое строение черешка у некоторых представителей семейства лютиковых. «Тр. Свердловск. с.-х. ин-та», вып. 19, стр. 262—268.
- Никонов Г. К., Сыркина-Кругляк С. А. 1963. Химическое изучение действующего вещества воронца колосистого. «Аптечное дело», 12, № 1, 36—39.
- Оголовец Г. С. 1951. Энциклопедический словарь лекарственных эфиромасличных и ядовитых растений. М., «Сельскохозяйственная литература».
- Работнов Т. А. 1950. Жизненный цикл многолетних травянистых растений. «Тр. БИН АН СССР», геоботаника, вып. 6, стр. 7—197.

- Рысина Г. П. 1969. О прорастании семян и развитии всходов у некоторых лютиковых. «Бюлл. Главн. бот. сада АН СССР», вып. 74, стр. 40—46.
- Рысина Г. П. 1973. Ранние этапы онтогенеза лесных травянистых растений Подмосковья. М., «Наука».
- Сацыперова И. Ф. 1972. Биологические особенности семян лютиковых. «Тр. БИН АН СССР», сер. 5, вып. 16, стр. 136—147.
- Серебряков И. Г. 1947. О ритме сезонного развития растений подмосковных лесов. «Вестн. Моск. ун-та», № 6, стр. 75—108.
- Серебряков И. Г. 1952. Морфология вегетативных органов высших растений. М.—Л., «Советская наука».
- Серебряков И. Г. 1959. Типы развития побегов у травянистых многолетников и факторы их формирования. «Уч. зап. МГПИ им. Потемкина», 100, вып. 5, 3—37.
- Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. М., «Высшая школа».
- Тахтаджян А. Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. М.—Л., «Наука».
- Шников Е. В. 1972. Нахождение *Actaea erythrocarpa* Fisch. в Калининской области. «Ботанический журнал», 57, № 2, 252—253.
- Шипчинский Н. В. 1937. Род *Actaea* L. «Флора СССР», 7. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Baillon H. 1867. Histoire des plantes, 1. Paris.
- Bentham G., Hooker J. D. 1862. Genera plantarum, 1; Londini.
- Cajander A. K. 1900. *Actaea spicata* ja *A. erythrocarpa*. «Meddelanden af Societa pro fauna et flora fennica», H. 25, pp. 1—4.
- Daumann E. 1969. Zur Blütenmorphologie und Bestäubungsökologie einiger Ranunculaceen (*Cimicifuga* L., *Actaea* L., *Thalictrum* L.). «Preslia» 41, Nr. 3, 213—219.
- De Candolle A. P. 1821. Regni vegetabilis systema naturale, 2. Parisiis.
- Gray A. 1848. Genera of the plants of the United States. Boston.
- Hallier H. 1912. L'origine et le système phylétique des Angiosperms exposés à l'aide de leur arbre généalogique. «Arch. Neerl.», ser. II, B (Sci. nat.), 1, pp. 146—234.
- Huth E. 1893. Revision der kleineren Ranunculaceen-Gattungen *Myosurus*, *Trautvetteria*, *Hamadryas*, *Glaucidium*, *Hydrastis*, *Eranthis*, *Coptis*, *Anemonopsis*, *Actaea*, *Cimicifuga* und *Xanthorrhiza*. «Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr.», 16, H. 3, 278—324.
- Jalan S. 1963. Studies in the family Ranunculaceae. IV. The embryology of *Actaea spicata*. «Phytomorphology», 13, No. 3, 338—347.
- Jussieu A. L. 1789. Genera plantarum. Parisiis.
- Kumazawa M. 1932. Morphological studies of *Anemonopsis*, *Actaea* and *Cimicifuga*. «Journ. Fac. Sci. Tokyo Univ.», 2, ser. 3, 413—454.
- Netolitzky F. 1926. Anatomie der Angiospermen-Samen. «Handbuch der Pflanzenanatomie», X, 126—130.
- Rohweder O. 1967. Karpellbau und Synkarpie bei Ranunculaceen. «Ber. der Schweiz. Bot. Ges.», 77, 376—432.
- Schöffel K. 1932. Untersuchungen über den Blütenbau der Ranunculaceen. «Planta», 17, H. 2, 315—371.
- Smith G. H. 1926. Vascular anatomy of Ranalian flowers. I. Ranunculaceae. «Bot. Gaz.», 82, No. 1, 1—28.
- Widder F. 1949. *Actaea nutans* Tausch. und der Hortus Canalius. «Phyton», 1, fasc. 2—4, 258—268.
- Wydler H. 1859. Kleinere Beiträge zur Kenntnis einheimischer Gewächse. «Flora», 49, No. 18, 274—284.

Поступила в редакцию
10.12 1973 г.

Кафедра морфологии и систематики
высших растений

Р. Р. Вarykina, Т. А. Gulanjаn

ANATOMO-MORPHOLOGICAL STUDY OF *ACTAEA SPICATA* L. AND *A. ERYTHROCARPA* FISCH. IN THE ONTOGENESIS

Characteristic ontomorphogenesis features were considered. These two species are shortrhizomous polycephalous polycarpics. Generative shoots are terminal polycyclic. Anatomy of vegetative organs and flower was studied. Some age changes and specific peculiarities were marked in structure of roots, rhizomes and leaves.