

**МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ
BERBERIS VULGARIS F. *ATROPURPUREA* RGL.
И *B. THUNBERGII* DC.
В СВЯЗИ С ВОПРОСОМ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ
ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ В СЕМЕЙСТВЕ BERBERIDACEAE**



В процессе индивидуального развития от проростков до дефинитивного состояния растение претерпевает ряд возрастных изменений. Они неодинаковы в разных систематических группах и в значительной степени определяются типом жизненной формы, сложившейся под непосредственным влиянием экологических факторов среды обитания. Биология всходов и ювенильных растений, в том числе возрастной ход процессов формообразования, изучена еще слабо, а между тем на ранних стадиях развития часто выявляются наиболее древние черты организации, проливающие свет как на филогению таксонов, так и на эволюцию отдельных анатомических и морфологических структур (Васильченко, 1936).

Начиная с первой половины XX века в качестве основного направления приспособительной эволюции покрытосеменных большинством ботаников (Jeffrey, 1899, 1922; Eames, 1911; Sinnott, Baily, 1914, 1922; Попов, 1940, 1948, 1954; Тахтаджян, 1948, 1954, 1964; Серебряков, 1952, 1955, 1962; Голубев, 1959; Проханов, 1965а; Зозулин, 1968; и др.) признается процесс превращения древесных форм в травянистые. По мнению Синнотта и Бейли (Sinnott, Baily, 1922), переход от древесной структуры стебля к травянистой сопровождался постепенным ослаблением камбиальной активности, уменьшением объема вторичной древесины при одновременной паренхиматизации стебля. Согласно А. Л. Тахтаджяну (1954, 1964), травы возникли из деревьев путем ярусной неотении и представляют собой как бы фиксированные ювенильные фазы древесных растений. Эволюция жизненных форм от деревьев к многолетним травам определялась ускорением развития, изменением характера роста и сокращением жизненного цикла надземных скелетных осей до одного года при сохранении почек возобновления в их основании (Серебряков, 1955). Характерны для морфологической трансформации в основном редуccionном ряду покрытосеменных, по М. Г. Попову (1948), также изменение и расположение цветков

в пределах растения, закладка их возможно ближе к первому междоузлию побега, большая разветвленность стебля, увеличение размеров плода.

Помимо основного редуccionного ряда, от деревьев к однолетним травам, не отрицается возможность обратного возникновения вторичного древовидного стебля из травянистого, но в этом случае вторичное утолщение происходит аномально и вторичные древесные формы, как правило, поликамбиальны (Тахтаджян, 1964).

Однако в ботанической литературе, особенно в последнее время, все чаще стали появляться работы (Hutchinson, 1926; Попов, 1948; Имс, 1964; Проханов, 1965б; Серебряков, 1968), свидетельствующие об иных путях эволюционных преобразований жизненных форм: в частности, указывается на возможность происхождения кустарников, кустарничков и полукустарничков от многолетних травянистых предков. По данным М. Г. Попова, развитие иногда может идти по направлению однолетник → многолетник → кустарник (лиана) в результате удвоения хромосом и связанного с ним увеличения размеров растения и продолжительности его жизни. Но в соответствии с принципом Долло о необратимости эволюционного процесса это удвоение хромосом, если оно «произойдет на всех ступенях ряда, приведет не к тому древесному типу, с которого начался данный конкретный редуccionный ряд, а к какому-то новому и более простому» (Попов, 1948, стр. 42). Изучая морфогенез *Sambucus racemosa*, В. Н. Голубев (1959) установил, что в первые два-три года развитие растения идет по травянистому типу и только в последующие годы из почек возобновления образуются одревесневающие, отмирающие лишь с верхушки многолетние побеги, приводящие к возникновению кустарниковой формы роста. Эти данные, на наш взгляд, также могут служить одним из примеров возможного преобразования в онтогенезе травянистой структуры в деревянистую. Исходя из вышесказанного, мы не можем не согласиться с И. Г. Серебряковым (1968), что общая концепция первичности деревянистой жизненной формы и вторичности травянистой уже не удовлетворяет исследователей, так как она не отражает всего возможного многообразия эволюционного преобразования жизненных форм цветковых растений.

В связи с последним обстоятельством заслуживают внимания древесные представители семейства Berberidaceae. Они монокамбиальны. В литературе (Himmelbauer, 1913; Hutchinson, 1926; Имс, 1964; Туманян, 1965; Тахтаджян, 1966) имеются указания на то, что древовидные барбарисовые произошли от травянистых предков. Приводятся ссылки на особенности анатомического строения стебля, отмечается наличие в нем компактного цилиндра проводящих пучков, разделенных широкими лучами, как у многих трав; гистология древесины барбарисовых имеет

общие с травами особенности, например отсутствие древесинной паренхимы, гомогенные лучи, относительно короткие волокна либриформа (Harvey-Gibson, Horsman, 1919; Metcalfe, Chalk, 1950).

Действительно ли в семействе барбарисовых мы имеем преобразование жизненных форм от травянистых к древесным, сопровождающееся усилением камбиальной деятельности в стебле? Для положительного или отрицательного ответа на этот вопрос требуются детальные и всесторонние сравнительно-эколого-морфологические исследования возможно большего числа древесных и травянистых представителей семейства.

В настоящей работе приводятся результаты морфолого-анатомического изучения морфогенеза двух видов рода *Berberis*. Исследовали широко распространенные в Советском Союзе *Berberis vulgaris* f. *atropurpurea* Rgl. и *Berberis thunbergii* DC. Они отличаются габитуально; кроме того, листья *B. thunbergii*, в противоположность *B. vulgaris*, почти не повреждаются ржавчинным грибом (Бородина и др., 1966). Были изучены ранние этапы онтогенеза, включая строение сформированного зародыша семени, проростки, двух- и трехлетние сеянцы; исследовали также морфологическую структуру плодоносящих кустов. Внимание было обращено на строение, характер роста и ветвление годовичного побега, на заложение и формирование почек, на особенности развития корневой системы, анатомию осевых органов и листа. Работа выполнена на материале Ботанического сада МГУ (Ленинские горы), собранном в течение двух вегетационных сезонов (1966 и 1967 гг.).

Строение и прорастание семян.

Всходы.

Созревшие семена исследованных видов барбариса в очертании продолговато-обратнояцевидные, наверху тупые, книзу постепенно суженные, точечно-ямчатые и неправильно-бугорчатые, голые, светло- или темно-коричневые (Каден, 1951), покрыты плотной кожурой, заключают в себе обильный эндосперм и относительно крупный зародыш, по длине почти равный эндосперму (рис. 1). Семенная кожура в основном сложена клетками наружного интегумента. Случаи исчезновения в процессе развития семени внутреннего уже сформировавшегося интегумента в семействе Berberidaceae были отмечены Н. В. Цингер (1958). На поперечных срезах в семенной кожуре зрелого семени выделяется слой крупных вытянутых радиально палисадных клеток наружного эпидермиса со сводчато-выпуклыми сильно утолщенными внешними стенками. Эпидермис покрыт толстой кутикулой, достигающей в семенах *B. vulgaris* значительной мощности (рис. 2). Под эпидермисом находится многослойная паренхим-

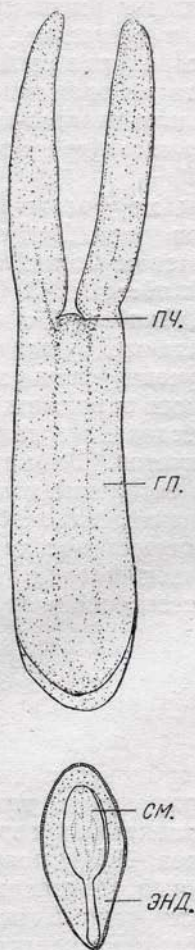


Рис. 1. Продольный разрез семени и зародыша *Berberis thunbergii*

энд.— эндосперм; см.— семядоли; гп.— гипокотиль; пч.— почка

ная ткань с межклетниками, внутренние слои которой подверглись небольшому сдавливанию. Интегументальную паренхиму пронизывает проводящий пучок. За паренхимой лежит слой мелких таблитчатых клеток внутреннего эпидермиса (наружного интегумента) со своеобразными набухшими и ослизненными оболочками, дающими реакцию с хлор-цинкиодом и хлорным железом. Клетки внутреннего эпидермиса часто утрачивают связь друг с другом (Netolyzky, 1926). Далее видны остатки облитерированного бесструктурного внутреннего интегумента. В виде плотной коричневой или бурой складчатой пленки, состоящей из оболочек сильно сдавленных клеток, он граничит с остатками нуцеллуса. Оболочки всех клеток семенной кожуры пропитаны дубильными веществами, много их и в содержимом паренхимных клеток. Но особенно богаты дубильными веществами внутренний эпидермис и деформированный внутренний интегумент. Палисадный эпидермис и интегументальная паренхима содержат в небольшом количестве капли жира различных размеров, но, очевидно, неодинаковой химической природы. При действии Судана IV капли жира в клетках эпидермиса окрашиваются в розовый цвет, а в паренхиме становятся оранжевыми. В некоторых клетках кожуры встречаются отдельные зерна крахмала.

Эндосперм семени представлен клетками с утолщенными целлюлозными оболочками, в которых хорошо видна слоистость. В полости клеток содержатся многочисленные капли жира, мелкие алейроновые зерна, включающие аморфный белок, кристаллиты и глобониды, а также единичные зерна крахмала. При действии иодного раствора выявляется берберин в виде разнообразных по форме и размерам темных кристаллов (рис. 2). Особенно богат берберинном эндосперм семян *B. thunbergii*.

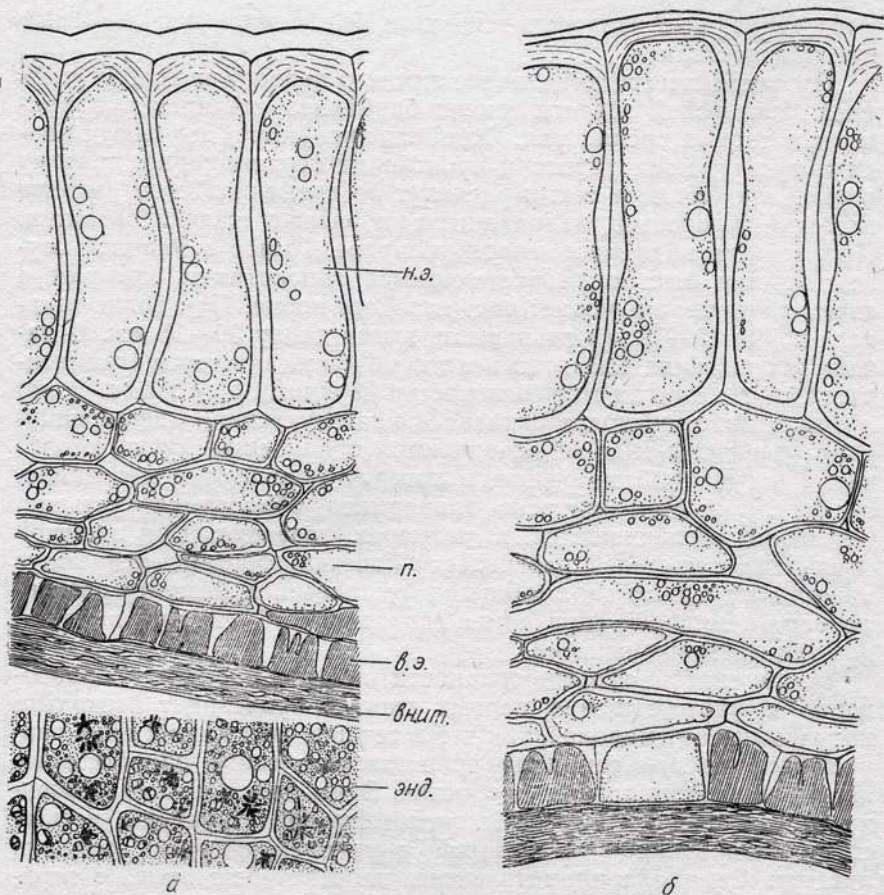


Рис. 2. Поперечный срез кожуры и эндосперма семени барбариса
а — *Berberis vulgaris*: н. э.— наружный эпидермис; п.— паренхима; в. э.— внутренний эпидермис; вн. ит.— внутренний интегумент; энд.— клетки эндосперма с каплями жира, алейроновыми зёрнами, кристаллами берберина; *б* — *B. thunbergii*

Зародыш прямой, имеет белую или слегка желтоватую окраску. В нем хорошо развиты семядоли, удлиненное подсемядольное колено, переходящее в короткий зародышевый корешок, прикрытый чехликом (см. рис. 1). Почечка дифференцирована крайне слабо и представлена слегка выпуклым участком мелких меристематических клеток, листовые примордии отсутствуют. Семядоли крупные (до 2,5 мм длиной), эллиптические, на верхушке закругленные, листовидные, налегающие. В них намечается дифференциация тканей: клетки верхнего эпидермиса крупнее нижнего, под ним обозначается однослойная столбчатая паренхима, заметны группы клеток прокамбия. В семядолях име-

ются берберин и запасные вещества: белок, жир, используемые при прорастании.

Прорастание весеннее, после зимнего периода покоя. В условиях Московской области семена барбариса начинают прорастать в первых числах мая. Освобождение семян из мякоти плода в культуре затруднено и происходит неравномерно, поэтому период прорастания семян растянут во времени. Летом можно встретить проростки, находящиеся на разных стадиях развития. Прорастание надземное, гипокотиллярное. Вынос семядолей осуществляется быстро разрастающимся гипокотилем, который в своем развитии опережает рост главного корня. При длине главного корня 12—15 мм гипокотиль имеет длину 30—38 мм. В начале прорастания семядоли некоторое время остаются соединенными друг с другом морфологически верхними сторонами. В это время в них происходит окончательная внутренняя дифференциация отдельных тканей: развиваются проводящие пучки, столбчатый и губчатый мезофилл, в котором появляются хлоропласты: среди клеток нижнего эпидермиса образуются устьица. Семядоли увеличиваются в размерах, зеленеют. Под защитой сомкнутых семядолей развивается почечка, формируется конус нарастания с первыми листовыми бугорками. К моменту развертывания семядолей (при длине гипокотыля 36—40 мм) имеются два-три листовых зачатка.

Из-за слабой сформированности почечки зародыша образование и развертывание первых листьев происходит несколько позже выноса семядолей, так что в течение нескольких дней выросшие зеленые семядоли представляют собой единственные ассимилирующие органы проростка. Этим определяются особенности их морфологической и анатомической структуры, весьма специализированной и сходной с таковой обычных зеленых листьев. Семядоли эллиптические, короткочерешковые, с верхней стороны темно-зеленые, с нижней — светло-зеленые, блестящие; жилкование петлевидное или петлевидно-ячеистое. Длина семядолей 10—18 мм, ширина 4—8 мм. На поверхностных и поперечных срезах видно их дорзивентральное строение (рис. 3). С верхней и нижней сторон семядоли покрыты эпидермисом, состоящим из клеток с извилистой формой шва. На долю эпидермиса приходится 14—16% общей толщины пластинки. Устьица развиваются на морфологически нижней стороне по ранукуллоидному типу. Замыкающие клетки расположены на одном уровне с покровными клетками эпидермиса или слегка выступают над ними. Среднее число устьиц на 1 мм² площади у *B. vulgaris* — 144, у *B. thunbergii* — 134. Ассимиляционная ткань семи-девятислойная, верхний слой — столбчатый мезофилл, высота его клеток в два-три раза превышает ширину. Средняя толщина слоя столбчатого мезофилла равна у *B. vulgaris* 36 мк, у *B. thunbergii* — 46 мк. Губчатый мезофилл образован округлыми или

лопастными клетками с хорошо развитой системой межклетников. Хлоренхима пронизана разветвленной сетью жилок. Протяженность жилок на 1 см^2 площади пластинки у *B. vulgaris* составляет 246 мм, у *B. thunbergii* — 234 мм. Срединная жилка снизу несет тяж механических волокон.

Имея в целом единый план строения, семядоли исследованных видов барбариса обнаруживают некоторые различия частного порядка. Семядоли *B. thunbergii* отличаются от *B. vulgaris* большей толщиной пластинки и слоя столбчатого мезофилла, более рыхлой губчатой паренхимой, меньшим числом сосудистых элементов ксилемы в главной жилке. Заметного различия в протяженности жилок и числе устьиц не наблюдается. Черешки семядолей обоих видов имеют два сближенных параллельно расположенных сосудистых пучка. Семядольный узел однолукунный с двумя листовыми следами.

С ростом почечки начинается формирование надземного побега. При этом у обоих видов барбариса наблюдается недоразвитие эпикотиля и двух — восьми последующих междоузлий, что приводит к розеточности главного побега. Она особо резко выражена у *B. vulgaris*. К концу вегетационного сезона у некоторых проростков этого вида может развиваться до 16 листьев, собранных в розетку. Первые листья — на удлинённых черешках, расширенных в основании, в пазухах их рано формируются почки возобновления. В пределах розетки проявляются некоторые

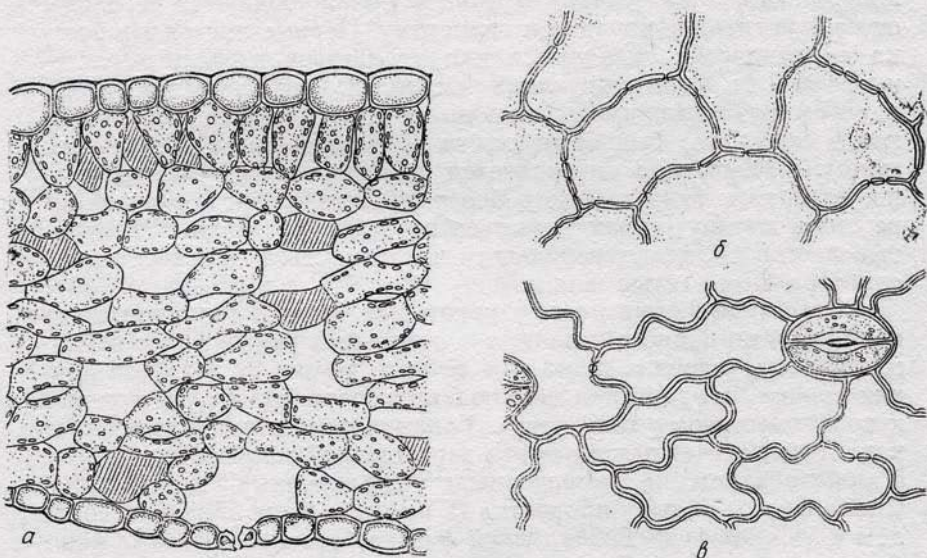


Рис. 3. Анатомическое строение семядоли проростка *B. thunbergii*

a — поперечный срез; *б* — верхний эпидермис; *в* — нижний эпидермис с устьицами, вид с поверхности

черты ярусной изменчивости. Ранее образовавшиеся листья меньших размеров. В дальнейшем увеличиваются размеры листовой пластинки, длина черешка. Листья более поздних сроков развития снова оказываются более мелкими. Несмотря на то, что самые нижние листья розетки отстоят от верхних на расстоянии 0,5—2 мм, здесь проявляется закон Заленского об увеличении суммарной длины жилок и числа устьиц на единицу площади листа с переходом от нижнего яруса к верхнему, правда в не столь резко выраженной форме.

| Число устьиц на 1 мм ² | <i>B. vulgaris</i> | <i>B. thunbergii</i> | Протяженность жилок, мм/см ² | Лист: | |
|--------------------------------------|--------------------|----------------------|--|--------------------|----------------------|
| | | | | <i>B. vulgaris</i> | <i>B. thunbergii</i> |
| Лист: | | | Лист: | | |
| первый . . | 138 | 139 | первый . . | 264 | 263 |
| второй . . | 157 | 167 | второй . . | 290 | 312 |
| третий . . | 174 | 179 | третий . . | 338 | 331 |
| четвертый | 201 | 193 | четвертый | 355 | 372 |
| седьмой . . | 245 | 214 | седьмой . . | 423 | 377 |

Листья, расположенные у основания розетки, имеют меньшее число слоев клеток мезофилла, более развитую систему межклетников. Толщина листовой пластинки с возрастанием ярусности листьев меняется мало. У *B. thunbergii* в пределах первых четырех листьев она колеблется от 165 до 183 мк, у *B. vulgaris* — от 148 до 166 мк. Может варьировать и характер жилкования. У проростков *B. thunbergii* наблюдаются переходы от пальчатого жилкования к перистому. Первые листья проростка анатомически отличаются как от листьев взрослого растения, так и от ассимилирующих семядолей. Они менее подвинуты в своем развитии, имеют пять-шесть слоев хлоренхимы, тогда как в семядолях бывает от шести до девяти слоев. Небольшая толщина мезофилла определяется недоразвитием губчатой ткани, которая к тому же здесь более рыхлая. Палисадные клетки не столь вытянуты, как у листьев взрослых растений. Ювенильные листья обладают небольшим числом устьиц и относительно слабо развитой сетью жилок.

Розеточная форма роста у некоторых сеянцев сохраняется до конца вегетационного сезона, а в отдельных случаях при неблагоприятных условиях роста — в течение двух-трех лет. При ранних сроках прорастания наблюдается переход от розеточного к полурозеточному типу роста. Главная ось сеянца продолжает нарастать за счет деятельности верхушечной меристемы, но уже с образованием не укороченных, а удлинённых междоузлий. Смена формы роста у проростка *B. vulgaris* была отмечена Троллем (Troll, 1954). У *B. thunbergii* фаза розеточного роста обычно более короткая, уже с третьего или четвертого узла вслед за укороченными развиваются удлинённые междоузлия (рис. 4). Вдоль удлинённого побега наблюдается последовательная смена

нижних длинночерешковых листьев с хорошо развитой пластинкой, листьями-колючками и, наконец, собственно колючками. Почки, формирующиеся в пазухах переходных колючих листьев и колючек, без периода покоя, почти одновременно с разворачиванием соответствующего листа развиваются в силлептические (Späth, 1912) укороченные (5—6 мм длиной) боковые побеги, несущие по два-три зеленых листа, и более или менее развитые пазушные почки. В нижней части удлиненного побега ветвления не наблюдается, здесь как и в пределах розетки, в пазухах обычных черешковых листьев закладываются более крупные почки возобновления, которые в дальнейшем примут участие в построении скелетных осей куста. Развитие главного и боковых побегов сеянца первого года жизни завершается формированием в конце лета верхушечных почек. Почки открытые, конус нарастания защищен расширенными основаниями сближенных листьев. В течение осени в пазухах первых листовых зачатков верхушечной почки закладываются меристематические бугорки боковых почек.

Семядоли сохраняются до половины июля, после чего они засыхают и опадают, в то время как листья сеянца продолжают ассимилировать.

Корневая система проростка поверхностная. Главный корень растет медленно и в первое время отстает в развитии от гипокотыля. Его ветвление начинается одновременно

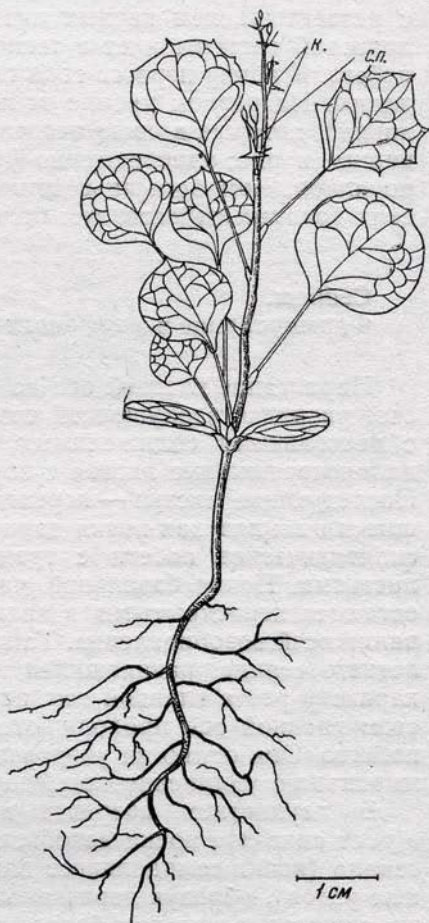


Рис. 4. Однолетний сеянец *V. thunbergii*

Полурозеточная форма роста: к.— колючка; сл.— силлептический побег

с разворачиванием первых листьев. В дальнейшем разрастание корневой системы идет в тесной связи с развитием надземного побега. К концу первого года главный корень достигает 7—12 см длины. На разном уровне от него отходит несколько боковых хорней, которые в свою очередь ветвятся на более тонкие нитевидные корни; одновременно функционируют корни трех-четырех порядков. Чем больше ассимилирующих листьев и силлептических боковых побегов, тем более разветвлена корневая система.

Сеянцы.

Формирование и морфологическая структура куста

Нарастание главной оси на втором году жизни происходит за счет развития верхушечной почки. Вырастает удлинённый побег с несколькими сближенными узлами в основании, несущими длинночерешковые листья с нормально развитыми пластинками. Последующие листья — переходного типа к колючкам, находящиеся в их пазухах почки дают укороченные пролептические или силлептические побеги с тремя — восемью ассимилирующими листьями. Почки базальной части годичного прироста обычно остаются нераскрытыми, в дальнейшем они участвуют в образовании осей возобновления. Таким образом, годичный побег двухлетнего сеянца, развившийся из верхушечной почки, сохраняет характер роста главной оси проростка. Одновременно с приростом главной оси продолжается моноподиальный рост боковых побегов. Они остаются укороченными или реже переходят к формированию удлинённых междоузлий.

В двухлетнем возрасте начинается кущение, трогаются в рост одна-две почки возобновления в основании главной оси сеянца (почки семядольного или первого и второго надсемядольных узлов), образуя вертикальные или слабо отклоненные побеги, служащие началом боковых скелетных осей формирующегося куста. Интенсивность ветвления с возрастом повышается. Число ростовых скелетных осей увеличивается за счет раскрытия почек возобновления, находящихся в базальной части как главного, так и боковых побегов. Трех-пятилетние растения имеют вид рыхлого куста с системой разветвленных скелетных осей, основная масса которых отходит близ поверхности почвы. Главная ось теряет свое преобладание над боковыми вследствие более интенсивного роста последних. Верхушки ростовых побегов рано проявляют тенденцию к дугообразному искривлению (рис. 5).

Скелетные боковые ветви развиваются подобно главной оси, с теми же структурными особенностями. В пределах удлинённого годичного побега четко прослеживается листовая серия, описанная Троллем (Troll, 1954) для *B. vulgaris*. Имеется лишь одна

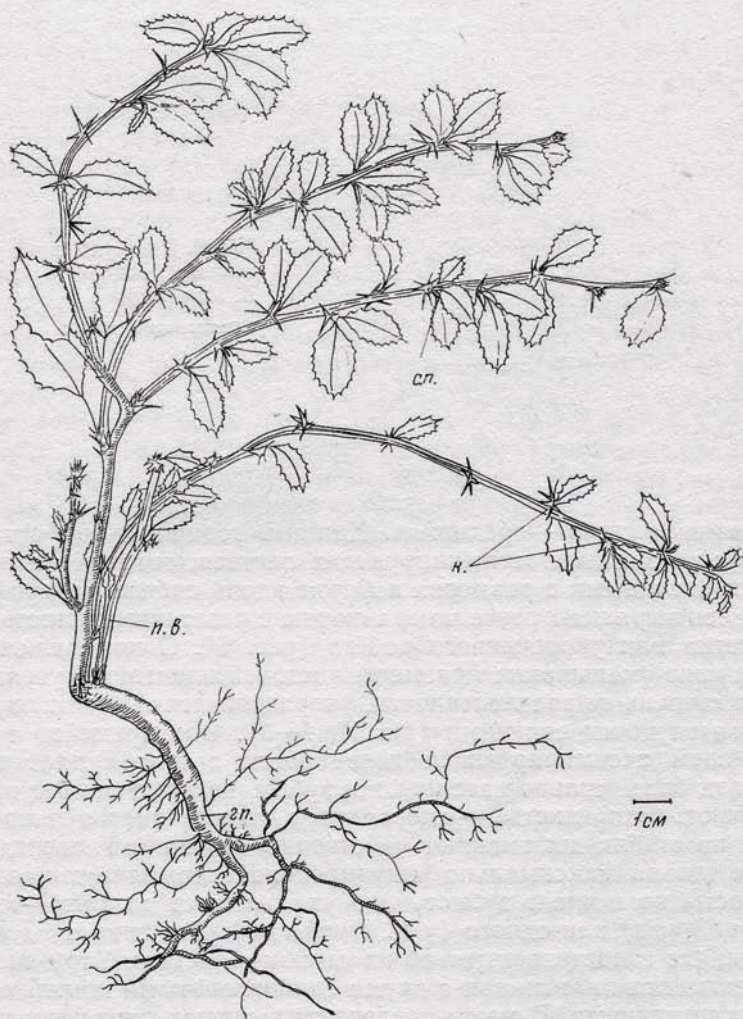


Рис. 5. Трехлетний сеянец *V. vulgaria*

с. п.— силлептические побеги; к.— колючки; п. в.— побег возобновления; гп.— гипокотиль