

О ТИПАХ ПРОРАСТАНИЯ И ПЕРВЫХ ЭТАПАХ ОНТОГЕНЕЗА В РОДЕ *CLEMATIS* L.

Р. П. Барыкина, Н. В. Чубатова

Вопрос о путях эволюционных преобразований жизненных форм цветковых растений далек от разрешения [Серебряков, Серебрякова, 1972]. В настоящее время большинство ботаников признают, что соматическая эволюция в разных систематических группах шла, несмотря на частый параллелизм и конвергенцию, по-разному; исходными могли быть как древесные, так и травянистые формы. Это определяет важность изучения взаимоотношений жизненных форм в пределах конкретных таксонов разного ранга [Серебряков, Серебрякова, 1969].

Известный интерес в этом отношении представляет род *Clematis* L.— один из немногочисленных родов семейства Ranunculaceae Juss., в котором встречается древесный тип побега. Спектр жизненных форм в роде небольшой (вечнозеленые, полувечнозеленые и листопадные деревянистые и травянистые лианы, прямостоячие кустарники, полукустарники, многолетние

травы). Изучение закономерностей становления отдельных биоморф в онтогенезе, сравнительный анализ их организации помогут определить общие черты и основные тенденции в структурной эволюции рода.

Детальное изучение морфолого-биологических особенностей представителей *Clematis* важно и для познания путей соматической эволюции в пределах всего семейства Ranunculaceae. Относительно структурных преобразований лютиковых существуют противоположные точки зрения. Имеются сторонники как восходящей (от «трав»¹ к кустарникам) [Scharfetter, 1953; Тамура, 1963, 1964; Тахтаджян, 1966], так и нисходящей (к «травам»), редукционной линии эволюции в семействе [Worsdell, 1908; Sinnott, Bailey, 1914; Jeffrey, 1922; Кемулария-Натадзе, 1966; и др.].

Кроме того, результаты сравнительного морфолого-анатомического анализа вегетативных органов отдельных видов в онтогенезе, видимо, могут послужить дополнительным материалом для уточнения систематики и родственных связей рода *Clematis* внутри семейства Ranunculaceae, которые до сих пор вызывают разногласия. Так, не существует единого мнения об объеме рода. В системе О. П. Декандоля [Candolle de, 1821] род представлен 91 видом; Кунце [Kuntze, 1885] в монографии рода сокращает число видов до 66. В свою очередь Прантль [Prantl, 1891] упоминает уже о 170, Редер [Rehder, 1949] и Н. В. Шипчинский [1954] — о 230, Шарфеттер [Scharfetter, 1953] — о 400 видах. Нет и всеобъемлющей внутривидовой системы. Если Кунце [Kuntze, 1885] разделяет род на три секции (*Scandentes eperulatae*, *Scandentes perulatae*, *Escandentes*), а Прантль [Prantl, 1891] на пять секций (*Pseudanemone* Prantl, *Viorna* Prantl, *Viticella* DC., *Flammula* DC., *Naravelia* DC.), то Тамура [Tamura, 1956] в своем варианте системы для одних только восточноазиатских видов указывает девять секций [*Archiclematis* Tamura, *Viorna* Prantl, *Paratragene* Tamura, *Atragene* (L.) DC., *Tessen* Tamura, *Pterocarpa* Tamura, *Cheiroopsis* DC., *Flammula* DC., *Naraveliopsis* Hand.]. Остается неясным и положение рода в семействе. В частности, вызывает сомнение естественность группировки родов *Thalictrum* L., *Actaea* L., *Cimicifuga* L., *Clematis* L. в составе трибы *Clematideae* DC. [Жукова, 1958].

В связи с вышеизложенным нами было предпринято сравнительное изучение становления разных жизненных форм ломоносов в онтогенезе с тем, чтобы дать их развернутую характеристику, выяснить эволюционные взаимоотношения, оценить возможность использования особенностей вегетативных органов в систематике.

Настоящая работа посвящена исследованию самых ранних этапов онтогенеза, представляющих наибольший теоретический интерес, так как именно здесь скорее всего могут выявиться как

¹ «Травы» в представлении И. Г. Серебрякова [1964], Л. Е. Гатцук [1976].

вновь возникшие, так и более древние черты организации анцестральных форм [Васильченко, 1936]

В последние годы при анализе жизненных форм наряду с морфолого-биологическими особенностями стали все чаще привлекаться и анатомические признаки вегетативных органов [Тамуга, 1963, 1964; Барыкина, 1971; Соколова, 1973; В. К. Василевская, Г. М. Борисовская см. наст. сборник, с. 90; и др.], значимость которых неоднократно подчеркивал в своих работах И. Г. Серебряков [1952, 1962; и др.]. Сравнительный анатомический метод был широко использован нами при изучении жизненных форм ломоносов.

В литературе данных по онтоморфогенезу *Clematis* очень мало, приводятся краткие сведения о внутреннем строении семян [Thomas, 1914; Цингер, 1958; Иванова, 1966], их развитии и физиологических свойствах [Имс, 1964; Волосенко-Валенис, 1971], морфологической и анатомической структуре проростков [Winkler, 1888; Lubbock, 1892; Sterckx, 1897, 1900; Васильченко, 1960; Tamura et al., 1977] у небольшого числа видов. Относительно подробно исследованы проводящая система [Schnettke, 1978] и нодальная структура всходов [Decamps, 1975].

Однако остались неизученными многие важные стороны ранних фаз морфогенеза, в том числе степень дифференциации зародыша в зрелом семени и к моменту его прорастания; разнообразие типов прорастания; морфолого-анатомические особенности проростков, всходов, их связь с систематической принадлежностью и экологической спецификой вида; направленность эволюционных преобразований; корреляция признаков при развитии отдельных органов; возможность использования особенностей строения семян и проростков для таксономии и прогнозирования типа прорастания, характера жизненной формы взрослого растения. Они-то и стали основными задачами нашего исследования.

Большая часть видов ломоноса распространена в субтропических и тропических областях Северного полушария с максимальной концентрацией их в Китае [Fisk, 1962]. Экологическая амплитуда рода велика: ломоносы произрастают в заболоченных речных долинах, в прибрежных лесах, на лугах, в лиственных и смешанных лесах, а также в сухих степях и прериях, песчаных и каменистых пустынях, по горным каменистым и щебнистым склонам, поднимаясь до высоты 3000 м [Prantl, 1891; Erickson, 1943; Keener, 1967; Шипчинский, 1954]. Для флоры СССР [Крашенинников, 1937] указывается 19 видов, в основном сосредоточенных в южных районах СССР.

В настоящем сообщении приводятся результаты сравнительного морфолого-анатомического изучения 21 вида *Clematis* из отечественной и зарубежной флор с надземным и подземным типом прорастания, обладающих во взрослом состоянии разной жизненной формой: *C. apiifolia* DC., *C. armandii* Franch., *C. campaniflora* Brot., *C. chinensis* Retz., *C. drummondii* Torr. et Gray,

C. flammula L., *C. fruticosa* Turcz., *C. integrifolia* L., *C. ispahani-
ca* Boiss., *C. lasiandra* Maxim., *C. ligusticifolia* Nutt., *C. manshu-
rica* Boiss., *C. orientalis* L., *C. recta* L. (*C. latirifolia* Bess. ex
Reichb.), *C. recta* var *angustifolia* Jac., *C. serratifolia* Rehd.,
C. songarica Bge., *C. stans* Sieb. et Zucc., *C. tangutica* (Maxim.)
Korsh., *C. viorna* L., *C. vitalba* L., *C. viticella* L.

Исследовали латентный период и ранние фазы виргинильно-
го периода — проростки и всходы¹ Материалом послужили рас-
тения, выращенные в открытом грунте и в теплицах Ботаниче-
ского сада Московского государственного университета из се-
мян, собранных в природе и полученных из зарубежных и оте-
чественных ботанических садов. Изучали также всходы, при-
сланные нам М. А. Бескаравайной из коллекции Никитского бо-
танического сада, за что выражаем ей глубокую признатель-
ность. Кроме того, использовали личные сборы дикорастущих
видов, привезенные из экспедиций.

Латентный период. *Clematis* — единственный род в семейст-
ве Ranunculaceae, в котором есть виды и с надземным, и с под-
земным способом прорастания.

В зрелых семенах исследованных видов зародыш малень-
кий — 0,5—1,5 мм длиной (табл. 1), смещенный к микропиляр-
ному полюсу семени, прямой, полностью сформированный, диф-
ференцированный на зародышевый корешок с корневым чехли-
ком, гипокотиль, семядоли, составляющие 30—50% длины за-
родыша, и почечку, представленную небольшой группой мери-
стематических клеток (рис. 1, б, б', в, в'). Такой зародыш, об-
ладающий четкой морфологической расчлененностью, среди лю-
тиковых является сравнительно высокоспециализированным. Сам-
ый маленький и менее дифференцированный зародыш свойст-
вен вечнозеленому *C. armandii* (см. рис. 1, а, а').

Абсолютные размеры зародыша и эндосперма characterизу-
ют не столько отдельные виды, сколько целые экологические
группы. Так, более крупными размерами зародышей выделяются
среднеазиатские ломоносы (см. табл. 1). Длина эндосперма
в значительной степени коррелирует с типом прорастания.
У подземно прорастающих видов она колеблется в пределах
4,5—5,5 мм, у гипокотиллярно прорастающих — 2—3 мм и равна
3—4 мм у видов, пластинки семядолей которых выносятся на
поверхность посредством удлинения черешков, а гипокотиль
остается коротким; такой тип прорастания по аналогии с гипо-
котиллярным мы назвали *котиледонарным*. *C. recta*, отличаю-
щийся неустойчивым подземным прорастанием, по длине эндо-
сперма близок к третьей группе.

Для прогнозирования типа прорастания семян хорошим по-
казателем может служить также отношение длины зародыша к
длине эндосперма. Это отношение при гипокотиллярном прора-
стании составляет 0,25—0,50, при котиледонарном и подзем-

¹ Результаты дальнейших исследований жизненного цикла ломоносов будут
приведены в следующих сообщениях.

Особенности строения зародыша видов *Clematis L.*
в период внутрисеменного развития

Вид	Длина зародыша, мм	Длина семядолей зародыша, мм	Отношение длины семядолей к длине зародыша	Длина эндосперма, мм	Отношение длины зародыша к длине эндосперма	Период прорастания, дни
Гипокотиллярный тип прорастания						
<i>C. armandii</i>	0,30	0,14	0,47	3,28	0,09	до 50
<i>C. fruticosa</i>	0,89	0,45	0,51	2,97	0,30	12—50
<i>C. vitalba</i>	0,79	0,32	0,40	2,73	0,29	20—30
<i>S. serratifolia</i>	0,63	0,27	0,43	2,00	0,32	17—30
<i>C. lasiandra</i>	0,53	0,22	0,42	1,80	0,29	20—30
<i>C. tangutica</i>	1,38	0,58	0,42	2,80	0,49	20—30
<i>C. orientalis</i>	1,08	0,45	0,42	2,58	0,42	15—30
<i>C. songarica</i>	1,16	0,40	0,34	2,33	0,50	15—30
<i>C. ispanica</i>	1,16	0,53	0,46	2,61	0,44	20—30
<i>C. ligusticifolia</i>	0,78	0,37	0,47	2,05	0,38	25—35
<i>C. drummondii</i>	0,63	0,27	0,43	2,60	0,24	15—20
<i>C. stans</i>	0,70	0,30	0,43	2,57	0,27	20—30
<i>C. apiifolia</i>	0,60	0,30	0,50	2,20	0,27	15—20
Котиледонарный тип прорастания						
<i>C. flammula</i>	0,66	0,30	0,45	3,05	0,21	30—60
<i>C. integrifolia</i>	0,60	0,35	0,58	3,40	0,18	25—60
<i>C. chinensis</i>	0,43	0,23	0,54	3,97	0,11	40—50
Подземный тип прорастания						
<i>C. recta</i> var. <i>angustifolia</i>	0,50	0,28	0,55	3,48	0,14	60—70
<i>C. recta</i>	0,55	0,28	0,51	3,45	0,16	80—90
<i>C. viorna</i>	0,70	0,40	0,57	5,33	0,13	150—180
<i>C. viticella</i>	1,06	0,63	0,59	4,63	0,23	240—300
<i>C. campaniflora</i>	0,95	0,50	0,52	4,80	0,20	240—270

ном — 0,13—0,25 (см. табл. 1), несколько особняком стоит *C. armandii*, характеризующийся самой маленькой величиной (0,09) этого показателя.

Запасные вещества в эндосперме, как ранее отмечал Нетолицкий [Netolitzky, 1926], представлены каплями жира и алейроновыми зернами, ткани зародыша также содержат жир. В период внутрисеменного роста зародыша в клетках гипокотыля и корешка, реже семядолей, появляется крахмал, в первую очередь он обнаруживается вдоль тяжа уже сформировавшихся проводящих элементов.

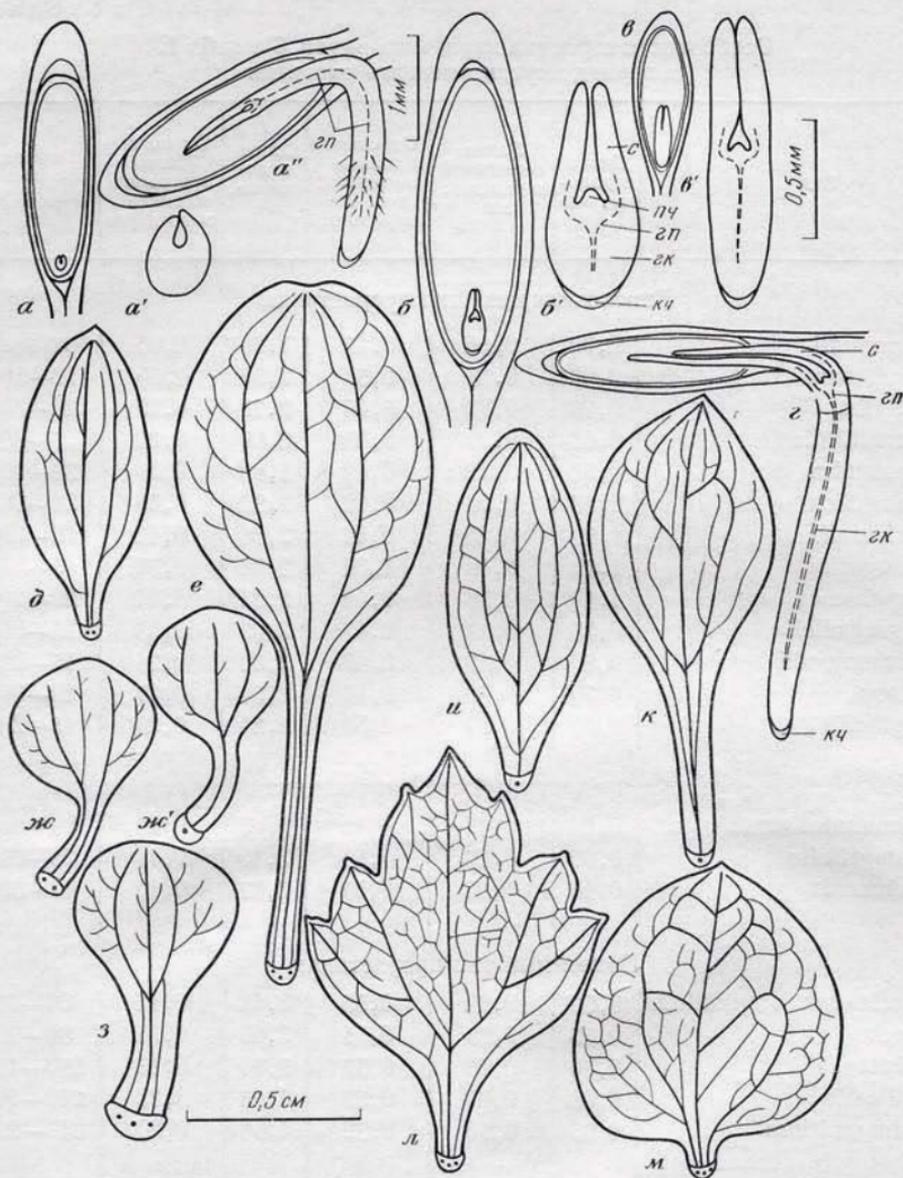


Рис. 1. Зрелые (а—в) и прорастающие (а'', г) семена, зародыш при большом увеличении (а', б', в'); форма и жилкование семядолей (д—у) и ассимилирующих листьев (к—м)

а — *C. armandii*, б, ж, ж', м — *C. campaniflora*; в — *C. ispahantica*, г, е — *C. integrifolia*; д — *C. lasiandra*; з — *C. viticella*, и — *C. orientalis*, к — *C. tangutica*; л — *C. stans*; с — семядоля; гп — гипокотиль; гк — главный корень; пч — почка; кч — корневой чехлик

По имеющимся в литературе сведениям [Имс, 1964], промежуток времени от фазы рассеивания семян до фазы прорастания составляет у *Clematis* 17 дней, однако это справедливо лишь для некоторых ломоносов с надземным типом прорастания. В зависимости от видовой принадлежности, что было ранее по-

казано в работе А. Н. Волосенко-Валенис [1971] и подтверждено нашими исследованиями (см. табл. 1), скорость внутрисеменного роста колеблется в значительных пределах. Для растений с подземным прорастанием характерно более продолжительное внутрисеменное развитие (3—9 мес), которое сопровождается постепенным увеличением размеров семядолей. К моменту прорастания семядоли по длине в 2—2,5 раза превышают осевую часть зародыша; почечка остается недифференцированной. Период появления всходов сильно растянут. Состояние покоя и дозревания семян у гипокотиллярно прорастающих ломоносов, как видно из табл. 1, продолжается обычно 15—30 и лишь у *S. armandii* до 50 дней. За это время размер зародыша, как и соотношение его частей, почти не меняется. Непосредственно перед прорастанием происходит удлинение осевой части зародыша (корешка и гипокотилия в равной степени), и лишь затем начинают быстро разрастаться семядоли. У группы котиледонарно прорастающих видов период внутрисеменного развития растягивается до 4 мес (*S. manshurica*), в течение которого увеличиваются размеры семядолей.

Проростки и всходы надземно прорастающих видов. Первым при прорастании появляется разрывающий семенную кожуру зародышевый корешок. Одновременно с развитием главного корня у большинства видов (табл. 2) значительно удлиняется гипокотиль (до 30 мм), посредством которого пластинки семядолей выносятся на поверхность почвы, черешки их сравнительно короткие (до 5 мм). Это так называемый гипокотиллярный тип прорастания (см. рис. 1, *a''*). У другой группы видов (*S. flammula*, *S. integrifolia*, *S. manshurica*, *S. chinensis*) гипокотиль не превышает 4 мм. Развитию главного корня предшествует интеркалярное разрастание черешков семядолей (до 35 мм), за счет которого семядольные пластинки высвобождаются из покровов семени и выносятся на поверхность, почечка некоторое время остается под землей — котиледонарный тип (см. рис. 1, *г*).

Многим видам в той или иной степени свойственна тенденция к срастанию оснований черешков семядолей, под защитой которых происходит дифференциация и развитие почечки.

Пластинки ассимилирующих семядолей (см. рис. 1, *д*, *е*, *и*) листовидные, от продолговатых до эллиптических, реже округлые или яйцевидные, с округлой, выемчатой, реже заостренной верхушкой, цельнокрайние, голые.

Изучение характера жилкования семядолей показало, что для его определения одного лишь визуального осмотра пластинки недостаточно, очень важен анализ прохождения проводящих пучков и в черешке. Так, известную ясность в установлении истинного типа жилкования у ряда ломоносов помог внести такой вид, как *S. lasiandra*. У него более отчетливо, чем у других видов, на всем протяжении черешка прослеживается двойственная природа срединного тяжа. В основании пластинки каждый

Особенности прорастания семян у видов рода *Clematis* L.

Вид	Тип прорастания	Расположение * почечки относительно поверхности почвы	Соотношение длин гипокотыля (Н) и черешков семядолей (Р)	Жизненная форма
<i>C. armandii</i>	Надземный гипокотылярный	Над землей	$H > P$	Вечнозеленая кустарниковая лиана
<i>C. fruticosa</i>	То же	То же	$H > P$	Прямостоячий кустарник
<i>C. vitalba</i>	»	»	$H > P$	Полукустарниковая лиана
<i>C. serratifolia</i>	»	»	$H > P$	Кустарниковая лиана
<i>C. lasiandra</i>	»	»	$H > P$	Полукустарниковая лиана
<i>C. tangutica</i>	»	»	$H > P$	Полукустарник с прямыми или лазающими побегами
<i>C. orientalis</i>	»	»	$H > P$	Полукустарниковая лиана
<i>C. songarica</i>	»	»	$H > P$	Прямостоячий кустарник
<i>C. ispanica</i>	»	»	$H > P$	Полукустарник с прямыми или лазающими побегами
<i>C. apiifolia</i>	»	»	$H > P$	Полукустарниковая лиана
<i>C. ligusticifolia</i>	»	»	$H > P$	Кустарниковая лиана
<i>C. drummondii</i>	»	»	$H > P$	Полукустарниковая лиана
<i>C. stans</i>	»	»	$H > P$	Прямостоячий травянистый многолетник
<i>C. flammula</i>	Надземный котилено-нарный	Под землей	$H < P$	Полукустарниковая лиана
<i>C. integrifolia</i>	То же	То же	$H < P$	Прямостоячий травянистый многолетник
<i>C. manshurica</i>	»	»	$H < P$	Травянистая лиана
<i>C. chinensis</i>	»	»	$H < P$	Кустарниковая лиана
<i>C. recta</i> var. <i>angustifolia</i>	Подземный	»	$H < P$	Прямостоячий травянистый многолетник
<i>C. recta</i>	То же	»	$H \leq P$	Прямостоячий травянистый многолетник
<i>C. viorna</i>	»	»	$H \leq P$	Травянистая или полукустарниковая лиана
<i>C. viticella</i>	»	»	$H < P$	Травянистая или полукустарниковая лиана
<i>C. campaniflora</i>	»	»	$H = P$	Полукустарниковая лиана

из двух его пучков формирует независимые проводящие системы, разветвленные в той или иной степени. При этом одна из жилок второго порядка направляется в центральную часть пластинки, занимая положение средней жилки. По сравнению с жилками первого порядка, протягивающимися вдоль края пластинки, она обычно более слабо разветвлена. В этом случае жилкование дуговидно-петлевидное (см. рис. 1, *д*). У большинства же видов двойственная природа единственного пучка, направляющегося из гипокотыля в семядолю, морфологически не различима. Лишь в верхней части черешка или непосредственно в основании пластинки пучок разделяется на две сравнительно крупные жилки, одна из которых при последующем ветвлении дает начало, как и в первом типе, средней жилке. Ответвления второго порядка могут появляться и ниже обособления средней жилки, еще в черешке. Они часто остаются тонкими, неветвящимися. Если пренебречь происхождением средней жилки как ответвления второго порядка и основываться лишь на морфологической картине жилкования, то его условно можно принять за перисто-петлевидное (см. рис. 1, *и*)

Состояние проростка у видов с гипокотылярным типом прорастания непродолжительное. Почечка к моменту развертывания семядолей содержит на конусе нарастания два меристематических листовых зачатка. В первый же вегетационный сезон развивается хорошо олистивный надземный побег. Эпикотиль и следующие за ним 1—2 междоузлия сильно укорочены, первые 2—3 очередных ассимилирующих листа собраны в прикорневую розетку (рис. 2, *А*). Но у большинства видов уже с третьего метамера главный побег развивается по типу безрозеточного. Очередное листорасположение сменяется супротивным. Сравнительно мощные розетки (из 4—5 листьев) свойственны *S. vitalba* (см. рис. 2, *А, в*). Наоборот, у *S. agmandii* (см. рис. 2, *А, б*) вслед за укороченным эпикотилем сразу же появляется удлиненное междоузлие, а супротивность в расположении листьев устанавливается с появлением первой же пары листьев, которые в отличие от других гипокотылярно прорастающих ломоносов всегда чешуевидные.

У группы видов с коротким гипокотилем (см. рис. 2, *Б*) в состоянии проростка растение может пребывать в течение всего первого вегетационного сезона, почечка остается покоящейся (см. рис. 2, *Б, б*). В другом случае образуется удлиненный главный побег, несущий обычно скрытые в почве 1—3 пары чешуевидных листьев (см. рис. 2, *Б, а*). При наличии более благоприятных условий роста на побеге может развиваться несколько пар ассимилирующих листьев (см. рис. 2, *Б, в', г*), из которых нижние иногда имеют недоразвившиеся листовые пластинки. В пазухах как семядолей, так и всех листьев формируются почки.

Первые ассимилирующие листья всходов коротко- или длинночерешковые (см. рис. 2, *А, Б*). Наименьшая длина черешков свойственна котиледонарно прорастающим видам. Пластинки



Рис. 2. Проростки и всходы

А — гипокотиллярно прорастающих видов: а — *C. fruticosa*, б — *C. armandii*; в — *C. vitalba*; г — *C. ligusticifolia*; д — *C. drummondii*; е — *C. serratifolia*; ж — *C. stans*; з — *C. lasiandra*; и — *C. songarica*; к — *C. isphahanica*; л — *C. tangutica*; м — *C. orientalis*; Б — надземно прорастающих за счет удлинения черешков семядолей: а — *C. manshurica*, б, б' — *C. flammula*; в, в' — *C. integrifolia*, г — *C. chinensis*; В — подземно прорастающих: а — *C. recta*, б, б' — *C. viorna*, в — *C. campaniflora*; г — *C. viticella*; д, д' — *C. recta* var. *angustifolia* с неустойчивым типом прорастания; гп — гипокотиль; гк — главный корень; чл — чешуевидные листья; пч — почечка; эл — эпикотиль

первых листьев разнообразной формы (см. рис. 1, *к*, *л*) — от ланцетной до округлой; цельнокрайние или зубчатые; цельные, реже лопастные (*C. vitalba*, *C. fruticosa*, *C. serratifolia*), голые или опушенные (по краю и вдоль жилок) простыми одноклеточными волосками (*C. vitalba*, *C. stans*, *C. chinensis*, *C. drummondii*). В пластинке четко выделяется средняя жилка, жилкование перисто-петлевидное, перисто-сетчатое и лучисто-сетчато-петлевидное, если в черешке и пластинке имеются три дискретных жилки первого порядка.

С разворачиванием листьев отмечается усиленное корнеобразование, наряду с ветвлением главного корня появляются придаточные корни на гипокотиле и семядольном узле. У котиледонарно прорастающих видов главный корень развит более мощно (см. рис. 2, *Б*), на нем уже в фазе проростка могут появляться боковые корни (*C. flammula*) (см. рис. 2, *Б*, *б*).

Проростки и всходы подземно прорастающих видов. Из числа видов *Clematis* с подземным прорастанием семян нами были изучены *C. viorna*, *C. viticella*, *C. sampaniflora*, *C. recta*, *C. recta* var. *angustifolia* (см. рис. 2, *В*). Для проростков этой группы характерно пребывание семядолей до конца своей жизни внутри семени, наличие крайне короткого гипокотыля, хорошо развитого главного корня. Освобождению почечки из покровов семени способствует интеркалярное удлинение (до 4 мм) черешков семядолей. У всех изученных ломоносов их основания сростаются незначительно. В год прорастания семян почечка может остаться покоящейся или образовать надземный олиственный побег с 5—7 парами листьев (см. рис. 2, *В*, *а*). Супротивное листорасположение устанавливается с первых узлов. Срединным ассимилирующим листьям предшествуют 1—5 пар низовых чешуевидных листьев, обычно скрытых в почве, или листьев с недоразвившейся пластинкой. Эпикотиль по сравнению с надземно прорастающими видами выражен более отчетливо, например у *C. viorna* длина его достигает 12 мм. Размер последующих междоузлий постепенно увеличивается; главный побег безрозеточный.

Разворачивание ассимилирующих листьев сопровождается сравнительно слабым ветвлением главного корня, придаточные корни обычно появляются лишь со второго года.

Пластинки семядолей маленькие (см. рис. 1, *ж*, *ж'*, *з*), от эллиптических до округлых, цельнокрайние, с округлой верхушкой, голые. Характер жилкования такой же, как у надземно прорастающих видов. Так, в семядолях (пластинке и черешке) *C. sampaniflora*, подобно *C. lasiandra*, хорошо выражены два самостоятельных проводящих тяжа, выходящих из одной лакуны, жилкование лучисто-перистое. Двойственная природа средней жилки у других видов ни в черешке, ни в пластинке морфологически не различима, жилкование перистое или перисто-петлевидное. В черешках *C. viorna* и *C. viticella* наряду со средней прослеживаются две тонкие боковые жилки первого порядка,

как и у *C. integrifolia*, которые, войдя в пластинку, сливаются с разветвлениями первой и в виде синтетических пучков продолжают до верхушки семядоли или слепо заканчиваются в ее основании.

Ассимилирующие листья короткочерешковые, с длиной черешка около 4 мм, сходные у разных видов по форме (широкояйцевидные), цельные, цельнокрайние, голые. Жилкование перисто-петлевидное (см. рис. 1, *м*). По мере разворачивания листьев в их пазухах закладываются почки. Первыми формируются почки на семядольном узле, они хорошо заметны уже у проростка.

Среди подземно прорастающих ломоносов особый интерес представляют те виды, у проростков которых в отдельных случаях пластинки семядолей высвобождаются из семенной кожуры и выносятся на поверхность почвы, а эпикотиль остается под землей, как и у котиленоносно прорастающих ломоносов. Такое неустойчивое прорастание было отмечено нами у *C. recta* var. *angustifolia* (см. рис. 2, *В, д, д'*). Оно явно свидетельствует о значительной близости этих двух типов прорастания.

Результаты анатомических исследований. У видов *Clematis* с надземным типом прорастания семядоли, будучи первыми ассимилирующими органами, имеют типичную листовую организацию (рис. 3, *а, б, в*). Пластинки дорзивентральные, четко дифференцирован один слой столбчатых дланевидных клеток, различающихся у разных видов по размерам, степени выраженности, числу и расположению складок. Губчатая ткань представлена, как правило, уплощенными ветвистыми клетками, образующими своими ответвлениями систему крупных и мелких межклетников. Число слоев мезофилла в значительной степени определяет толщину пластинки. Наиболее толстые они (табл. 3) у видов с гипокотиллярным типом прорастания (7 слоев у *C. tangutica*, *C. orientalis*), тонкие у проростков с подземной почечкой (4—5 слоев у *C. flammula*, *C. manshurica*, *C. integrifolia*, *C. chinensis*).

Эпидермальные клетки у большинства видов распластанные, вытянутые, распластанно-вытянутые, реже квадратные, с извилистыми в разной степени антиклинальными стенками (рис. 4, *а, б*). Более прямолинейные очертания клеток свойственны представителям мезоксерофильной линии, таким, как *C. songarica*, *C. tangutica*, *C. ispanhanica* (см. рис. 4, *б, б'*). Как правило, у всех видов *Clematis* клетки нижнего эпидермиса вытянуты вдоль пластинки, с более извилистыми стенками по сравнению с клетками верхнего эпидермиса. Эпидермальные клетки по краю пластинки отличаются заметно утолщенной наружной стенкой, которая может быть плоской, выпуклой в разной степени, реже вогнутой (см. рис. 4, *д, е*).

Устьица в основном аномоцитные, образуются обычно в нижнем эпидермисе. Исключение составляют некоторые мезоксерофильные виды: *C. songarica*, *C. tangutica*, *C. orientalis*,

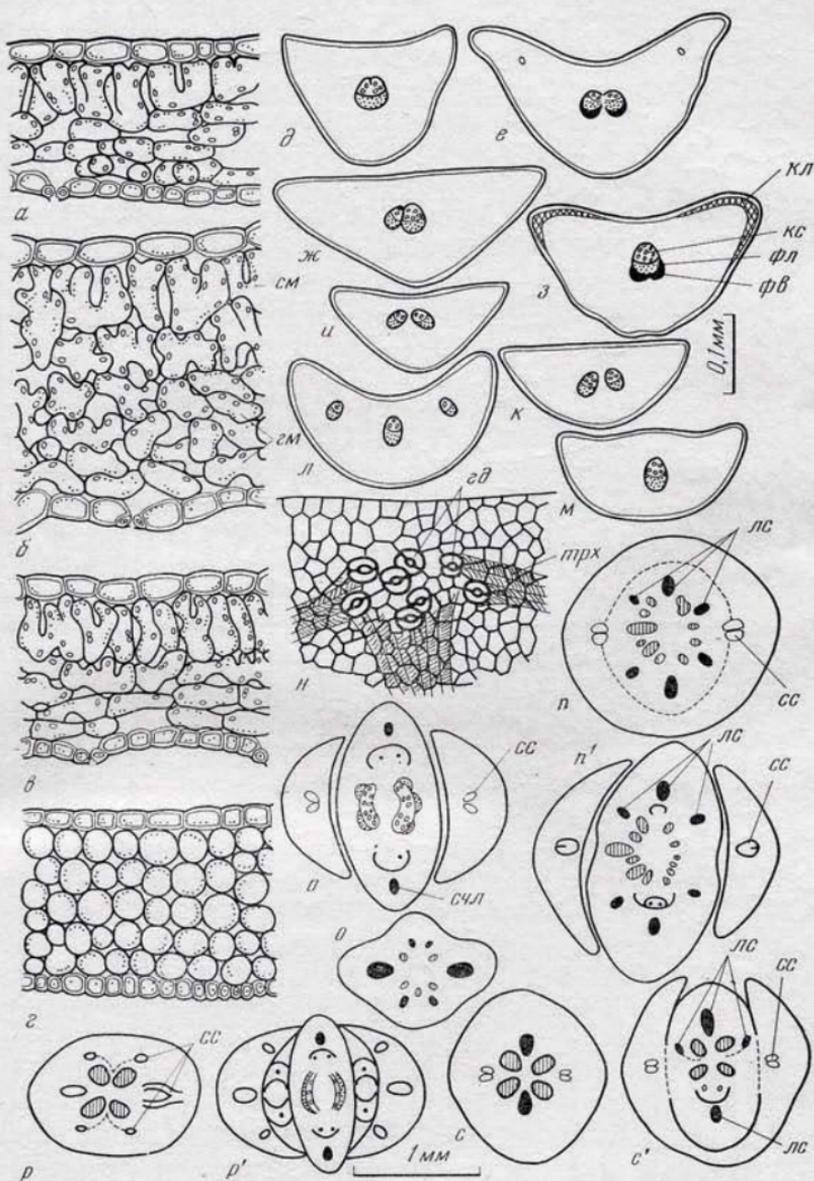


Рис. 3. Анатомическое строение семядолей (а — н) и узлов (о — с)

Поперечные срезы пластинок (а — *C. armandii*, б — *C. tangutica*, в — *C. integrifolia*, г — *C. campaniflora*) и черешков (д — *C. armandii*, е — *C. fruticosa*, жс — *C. tangutica*, з — *C. stans*, и — *C. lasiandra*, к — *C. campaniflora*, л — *C. integrifolia*, м — *C. recta*); н — верхушка семядоли *C. recta* var. *angustifolia* с группой гидатод; схемы поперечных срезов семядольного и первых листовых узлов (о, о' — *C. armandii*, п, п' — *C. stans*, р, р' — *C. integrifolia*, с, с' — *C. tangutica*); сс — семядольный след; лс — след ассимилирующего и счл — чешуевидного листа; гд — гидатоды; трх — трахеиды; ппх — столбчатый и гм — губчатый мезофилл; кл — колленхима; кс — ксилема; фл — флоэма; фв — протофлоэмные волокна

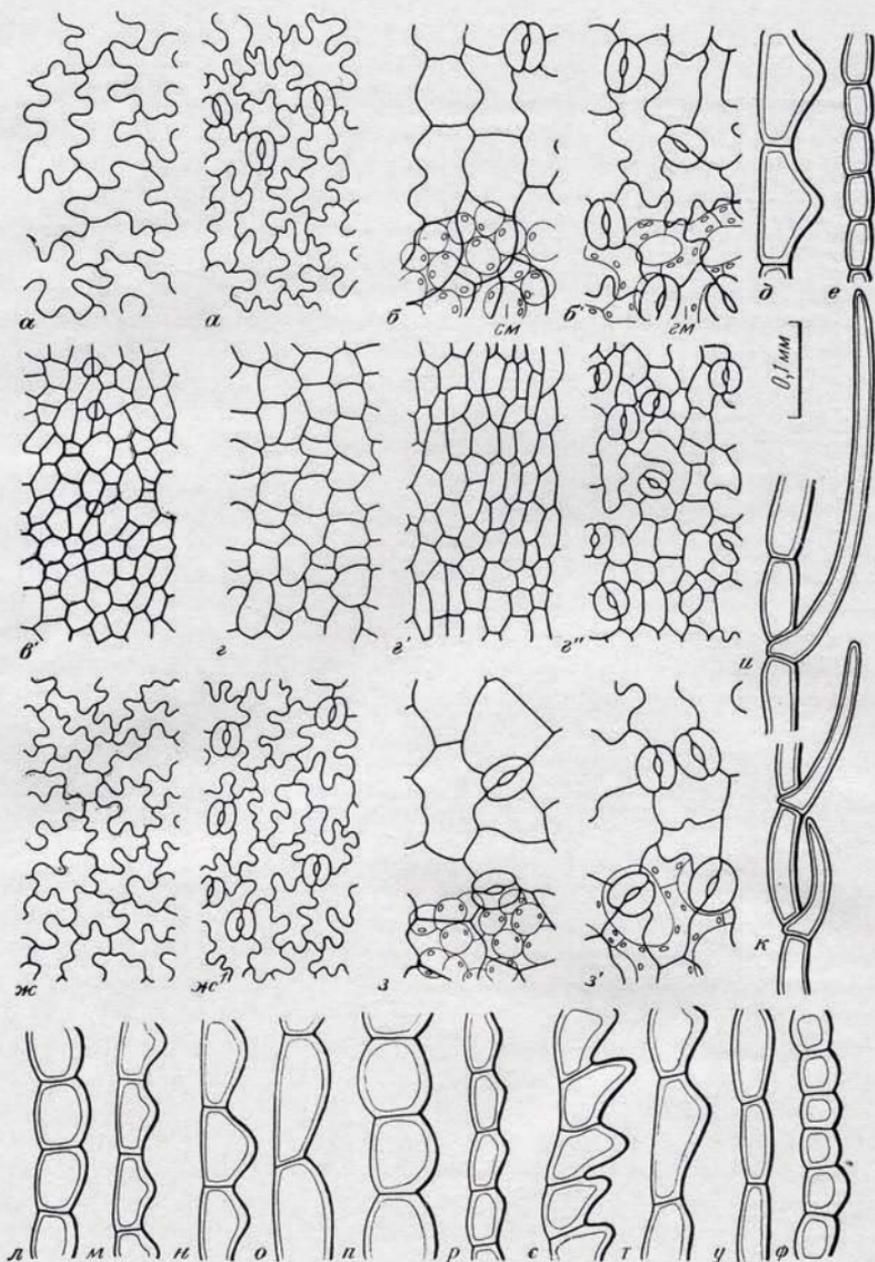


Рис. 4. Эпидермис семядолей (а — е) и листа (ж — ф)

Верхний эпидермис (а, б, г, ж, з), нижний (а', б', в', г', г'', ж', з'), по краю пластинок (д, е, и-ф): а, ж, м — *C. armandii*; б, з, о — *C. songarica*; д, н — *C. fruticosa*; в', е, ф — *C. recta*; г — *C. recta* var. *angustifolia* (г' — подземных и г'' — надземных семядолей); и — *S. stans*; к — *C. vitalba*; л — *C. serratifolia*; п — *C. ispanhanica*; р — *C. integrifolia*; с — *C. flammula*; т — *C. manshurica*; у — *C. vionga*; см — столбчатый и гзм — губчатый мезофилл

Особенности анатомического строения семядолей, листьев и корней видов *Clematis L.*

Вид	Пластинки семядолей				Пластинки ассимилирующих листьев				Корень
	число устьиц на 1 мм ² эпидермиса		протяженность жилков на 1 см ² , мм	число словес мезофилла	число устьиц на 1 мм ² эпидермиса		протяженность жилков на 1 см ² , мм	число словес мезофилла	
	верхнего	нижнего			верхнего	нижнего			
			единичные						
<i>C. armandii</i>		41	120	5		92	340	4	3-5
<i>C. fruticosa</i>		61	235	4		88	255	4	3-4
<i>C. vitalba</i>		80	375	5		90	330	4	3
<i>C. serratifolia</i>	15	90	340	4-5	Единичные	120	360	4	3-4
<i>C. lasiandra</i>		57	245	4		89	320	3-4	2
<i>C. tangutica</i>	27	89	365	7	75	83	275	6	5
<i>C. orientalis</i>	27	75	290	7	11	88	460	4-5	2-3
<i>C. songarica</i>	92	98	395	6	35	112	400	4-5	4
<i>C. isapanica</i>	43	146	330	5	57	77	400	5-6	4
<i>C. ligusticifolia</i>		43	265	5		58	330	4	4
<i>C. drummondii</i>		25	240	4		45	325	4	4-5
<i>C. stans</i>		83	240	4-5		87	290	4	3-4
<i>C. flammula</i>		106	280	4-5		96	365	4	9
<i>C. integrifolia</i>		90	230	4		82	350	3	7
<i>C. manshurica</i>		37	260	4		70	320	3-4	5
<i>C. recta</i>			260	5-6		82	360	4	7
<i>C. viorna</i>			255	5		53	305	3-4	7-8
<i>C. campaniflora</i>			240	5		92	320	4	9-10
<i>C. viticella</i>			280	5		90	430	3-4	9-10
<i>C. recta</i> var. <i>angustifolia</i>			260	6		73	320	3	5-6
Подземные семядоли			350	5-6		63	290	3	5-6
Наземные семядоли		104							

C. isphanica, которым свойственны амфистоматические семядоли. Замыкающие клетки или приподнятые (*C. integrifolia*, *C. manshurica*, *C. drummondii*, *C. vitalba*), или расположены вровень с покровными клетками (*C. tangutica*, *C. songarica*, *C. isphanica*), устьица округлые и эллиптические, разных размеров. Сравнительно мелкие устьица (50 мкм) характерны для видов с подземной почечкой, а также для *C. armandii*. Наиболее крупные устьица (80 мкм) отмечены у *C. isphanica*.

В продолговатых и продолговато-эллиптических семядолях *C. tangutica*, *C. isphanica* устьичные щели ориентированы вдоль пластинки, у эллиптических и широкоэллиптических семядолей *C. stans*, *C. fruticosa* строгой ориентации устьиц не наблюдалось. Число устьиц колеблется от 25—40 у *C. drummondii*, *C. manshurica* до 90—150 на 1 мм² у *C. isphanica*, *C. tangutica*, *C. songarica*, *C. vitalba*, *C. flammula* (см. табл. 3).

Характерная особенность семядолей проростков — присутствие на верхней стороне пластинки близ места окончания средней жилки группы из пяти — десяти устьиц, выполняющих функцию гидатод.

Средняя протяженность жилок наименьшая у *C. armandii* (120 мм/см²) и некоторых других мезофильных видов (например, у *C. manshurica* — 260 мм/см²). Наибольшая плотность жилок (360—430 мм/см²) свойственна *C. tangutica*, *C. songarica*, *C. vitalba*, *C. isphanica*.

Черешки семядолей в поперечном сечении треугольные или округло-треугольные, иногда с несколько вогнутой адаксиальной стороной, с одним — тремя проводящими пучками (см. рис. 3, *д—м*). У котиledonарно прорастающих *C. flammula* и *C. manshurica*, отличающихся более глубоким положением в почве почечки, пучки в базальной части черешков отграничены от паренхимы кольцом клеток эндодермы с поясками Каспари. Механическая ткань обычно отсутствует, исключение составляют *C. stans*, *C. vitalba*, *C. chinensis*, *C. fruticosa*. У трех первых на адаксиальной стороне черешка, преимущественно в крыловидных выступах, развивается узкий субэпидермальный слой колленхиматозной ткани. Для *C. stans* и *C. fruticosa* характерны колпачки склеренхимных волокон над флоэмой.

Семядольные узлы у надземно прорастающих видов однолакунные однопучковые или двухпучковые (*C. lasiandra*, *C. stans*, *C. armandii*, *C. fruticosa*, *C. tangutica*), при этом пучки сильно сближенные, а иногда частично слившиеся (см. рис. 3, *о, п, с*). Особняком стоит *C. integrifolia* с трехлакунными трехпучковыми узлами (см. рис. 3, *р, р'*).

Гипокотиль на протяжении имеет корневую структуру (рис. 5, *н*), переход от экзархной протоксилемы к эндархной происходит близ семядольного узла. На этом же уровне выявляется узкий, из трех — шести клеток, центральный тяж паренхимы, имеющий в поперечном сечении гантелевидную форму. Из четырех проводящих пучков в верхней части гипокотилия

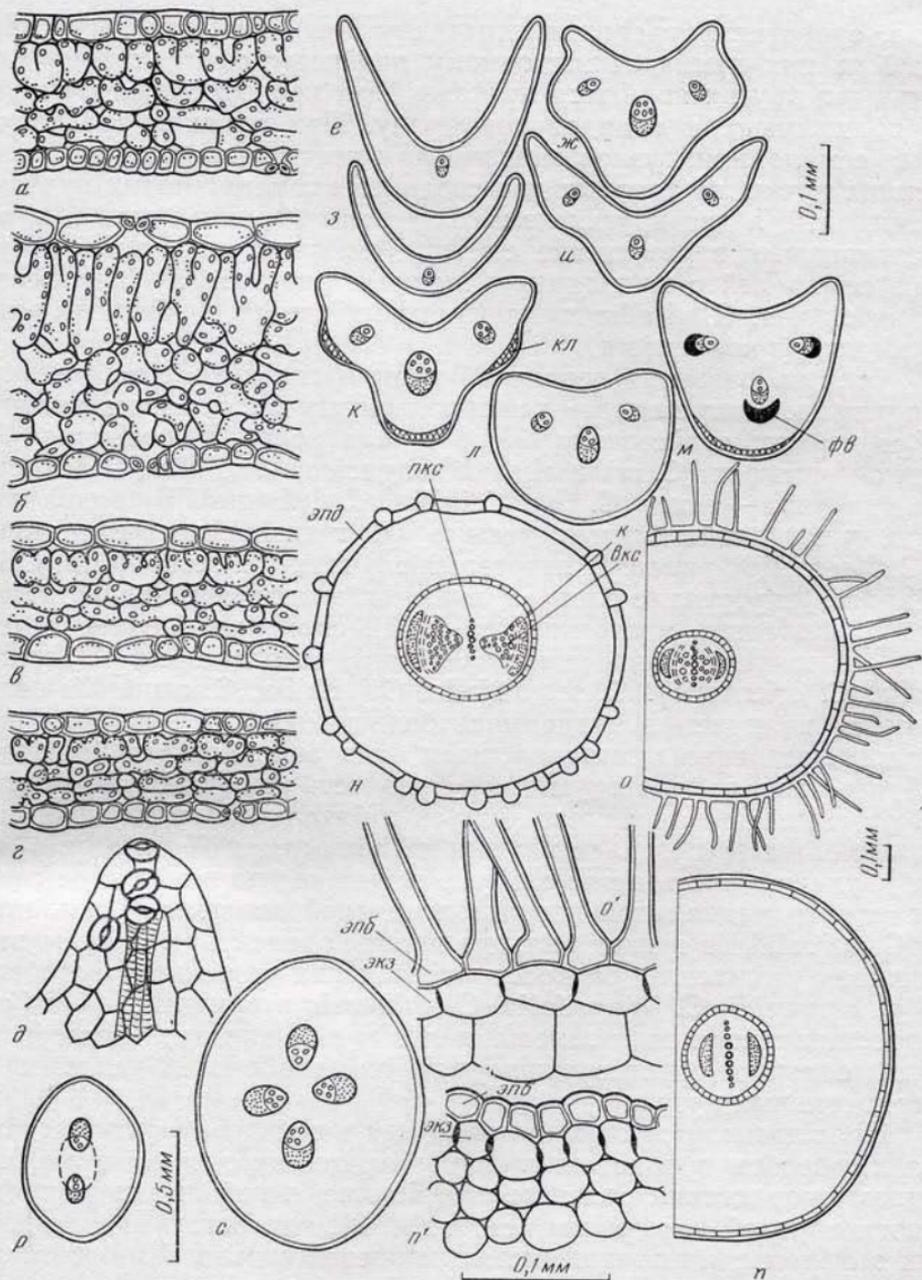


Рис. 5. Анатомическое строение листа (а—м), гипокотыля (н), корня (о, н), эпикотыля (р, с)

Поперечные срезы пластинок ассимилирующего (а—*C. armandii*, б—*C. tangutica*, в—*C. flammula*, г—*C. recta*) и чешуевидного (е—*C. armandii*, з—*C. flammula*) листа; черешка (ж—*C. armandii*, и—*C. flammula*, к—*C. recta*, л—*C. tangutica*, м—*C. stans*); д—верхушка листа *C. recta* var. *angustifolia* с гидатодами; схемы поперечных срезов (н—гипокотыля *C. armandii*, о—корня *C. armandii*, п—*C. viticella*, о', п'—фрагменты их периферической зоны, р—эпикотыля *C. recta*, с—*C. sampaniflora*); эпд—эпидермис; эпб—эпилема; экс—экзодерма; к—камбий; пкс—первичная и вкс—вторичная ксилема

два, супротивно расположенных, связаны с семядолями (каждый из них принадлежит одному двойному семядольному следу), два других являются пучками двух первых листьев, сильно приближенных к семядольному узлу. При наличии трехлакунных семядольных узлов гипокотиль имеет также четыре проводящих пучка, из которых два соединены с медианными пучками семядолей, а два других являются синтетическими пучками, образованными в результате слияния смежных латеральных пучков семядолей с медианными пучками листьев. У *C. fruticosa*, *C. orientalis*, *C. vitalba* пучки листовых следов снабжены протофлоэмными волокнами.

Степень развития первичной коры в гипокотиле не одинакова у проростков с надземным и подземным положением почечки. Для первых свойственна более тонкая кора, включающая от трех — четырех (*C. orientalis*, *C. songarica*, *C. vitalba*, *C. lasiandra*) до пяти — семи (*C. ligusticifolia*, *C. drummondii*) рядов клеток, у вторых она имеет четыре (*C. manshurica*) или девять (*C. flammula*) рядов. В некоторых случаях (*C. serratifolia*, *C. lasiandra*) внутренние слои ее, включая эндодерму, подвергаются склерификации, а субэпидермальный слой приобретает характер колленхиматозной ткани (*C. stans*, *C. songarica*, *C. serratifolia*, *C. orientalis*). *C. serratifolia*, *C. vitalba*, *C. armandii* отличаются наличием в эпидермисе большого числа пузырьвидных клеток, особенно многочисленных близ семядольного узла, что обуславливает некоторую шероховатость поверхности органа. С разворачиванием первых листьев в базальной части гипокотиля появляются признаки вторичного утолщения. У всходов в фазе двух-трех листьев оно заметно выражено по всей длине гипокотиля (в радиальной цепочке вторичной ксилемы *C. armandii* и *C. serratifolia* может быть до десяти элементов). Затем вторичное утолщение распространяется на корень и стебель. У *C. armandii*, *C. integrifolia*, *C. chinensis* вторичный рост сопровождается ранним заложением в перицикле пробкового камбия, сильным одревеснением клеточных оболочек ксилемы и сердцевинных лучей.

Прослеживается определенная связь между структурой корня и способом прорастания. Корни ломоносов с гипокотиллярным типом прорастания сравнительно тонкие, с небольшим числом слоев коровой паренхимы (см. табл. 3), тонкостенными клетками эпиблемы, многочисленными корневыми волосками, которые равномерно распределяются по всей длине корня вплоть до его базальной части (см. рис. 5, *o*, *o'*). Представители группы котиледонарно прорастающих ломоносов имеют толстые мясистые запасные корни с широкой (5—9-рядной) первичной корой (*C. manshurica*, *C. chinensis*, *C. integrifolia*, *C. flammula*). Основным запасным веществом служит крахмал; крахмальные зерна сложные, включают до девяти зернышек. Эпиблема образована клетками с толстыми оболочками; корневые волоски отсутствуют (*C. manshurica*, *C. flammula*) или они немногочисленны и ло-

кализованы в отдельных участках корня: в средней — *C. chinensis*, в базальной — *C. integrifolia*. Среди исследованных ломоносов наиболее длинные корневые волоски (400—800 мкм) обнаружены у *C. stans*, *C. serratifolia*, *C. armandii*, короткие (200—400 мкм) — у *C. songarica*. Чаще всего волосок отходит от средней части трихобласта или несколько смещен к его нижнему, в редких случаях к верхнему концу (*C. serratifolia*, *C. vitalba*). Эпиблема обычно желтовато-коричневого цвета. Экзодерма однослойная, у большинства видов с опробковевшими поясками на радиальных и поперечных стенках клеток, реже все стенки слабосуберинизированные (*C. armandii*, *C. songarica*) и одревесневшие (*C. orientalis*). Эндодерма с поясками Каспари. Перичикл однорядный. Лучей первичной ксилемы, как правило, два. С развитием олистенного побега корень переходит ко вторичному утолщению. Склеренхима в виде протофлоэмных волокон свойственна *C. fruticosa*, *C. orientalis*, *C. vitalba*. Механическую функцию у некоторых видов (*C. armandii*, *C. serratifolia*, *C. manshurica*) выполняют и периферические слои коры, обладающие утолщенными клеточными оболочками. Главный, боковые и придаточные корни имеют сходную анатомическую структуру, отличаются лишь степенью выраженности тех или иных признаков.

Чешуевидные листья, появляющиеся у некоторых видов ломоносов при разворачивании почки, в поперечном сечении серповидные, с одним проводящим пучком (см. рис. 5, *e, z*), недифференцированным мезофиллом, с почти прямоугольными эпидермальными клетками. В нижнем эпидермисе часто образуются устьица. Листовой след однопучковый, узел однолакунный (см. рис. 3, *o, p'*).

Анатомическая структура первых ассимилирующих листьев (см. рис. 4, *ж, з*; рис. 5, *a—d*) в значительной степени повторяет строение их семядолей. Особенности мезофилла, эпидермального комплекса (форма покровных клеток и устьиц, ориентация устьичной щели по отношению к оси органа, наличие гидатод в верхнем эпидермисе и другие) те же, что и в семядолях. Различия в основном носят количественный характер. Листовые пластинки по сравнению с семядольными тоньше, лучше выражены палисады, покровные клетки эпидермиса и устьица мельче, резче проявляется своеобразие краевых эпидермальных клеток. В отличие от семядолей хорошо развиты средние жилки, более или менее выступающие на нижней стороне пластинок, у отдельных видов по жилкам и краю образуются простые шиловидные волоски. Сравнительный анализ первых ассимилирующих листьев всходов изученных видов *Clematis* позволил выявить наряду с общей для рода структурой ряд признаков, отражающих экологию отдельных видов, а также имеющих таксономическое значение.

Наиболее показателен в этом отношении эпидермальный комплекс. Клетки эпидермиса обычно распластанные, распластан-

но-вытянутые или вытянутые, с более или менее извилистыми антиклинальными стенками (см. рис. 4, ж—з'). Относительно прямолинейные очертания характерны для *C. orientalis*, *C. tangutica*, *C. songarica*, *C. ispanhanica*; им же свойственны амфистоматический тип листовой пластинки, слегка погруженные устьица, наибольшая их плотность (см. табл. 3), что характеризует эти виды как мезоксерофильные. Устьица у ломоносов округлые или эллиптические, устьичная щель ориентирована параллельно оси органа. В листьях котиyledонарно прорастающих видов и *C. armandii*, как и в семядолях, они более мелкие (40 мкм). Самые крупные устьица (70 мкм) у *C. ispanhanica*. В верхнем эпидермисе против окончания жилок на верхушке пластинок и в зубчиках имеются группы гидатод (см. рис. 5, д). По краю листовой пластинки эпидермальные клетки чаще всего прямоугольные, иногда пузыревидные (*C. serratifolia*, *C. ispanhanica*) (см. рис. 4, и—ф), оболочки, как правило, утолщенные. Для видовой диагностики особый интерес представляют очертания их наружных стенок, у разных видов они могут быть ровными (при этом лист выглядит цельнокрайним — *C. stans*), выпуклыми или вогнутыми; в соответствии с этим край листа бывает зубчатый (*C. fruticosa*), городчатым (*C. ispanhanica*, *C. songarica*, *C. serratifolia*), пильчатым, но с закругленными на верхушке зубцами (*C. flammula*, *C. lasiandra*) или выемчатым (*C. armandii*, *C. vitalba*). Внутренние тангентальные стенки клеток или прямые, как у *C. fruticosa*, *C. songarica*, *C. stans*, *C. manshurica*, или выпуклые (*C. ispanhanica*, *C. serratifolia*). У *C. vitalba*, *C. stans*, *C. ligusticifolia*, *C. drummondii*, *C. chinensis* по краю располагаются шиловидные волоски.

Мезофилл представлен столбчатой хлоренхимой из одного слоя дланевидно-лопастных клеток, имеющих по 4—5 складок, и губчатой тканью из 3—5 слоев уплощенно-лопастных клеток, образующих систему крупных и мелких межклетников. Высота клеток столбчатой хлоренхимы, как и общее число слоев мезофилла, наибольшие у мезоксерофильных ломоносов (*C. tangutica*, *C. songarica*, *C. ispanhanica*). В условиях интенсивного освещения нередко дифференцируется второй слой столбчатого мезофилла, при этом клетки приобретают Н-образную форму.

Средняя жилка однопучковая, выступающая на нижней стороне листа. В области ее толщина пластинки увеличивается в 1,5—2 раза, несколько уменьшается высота клеток столбчатого мезофилла, губчатая хлоренхима часто замещается округлыми бесцветными паренхимными клетками, а у некоторых видов (*C. fruticosa*, *C. ligusticifolia*, *C. stans*, *C. vitalba*, *C. flammula*, *C. recta*) — колленхиматозной тканью.

Черешки листьев по форме поперечного сечения и характеру васкуляризации также несколько отличаются от черешков семядолей. У ломоносов с гипокотиллярным типом прорастания они чаще всего седловидные с округлой абаксиальной и желоб-

чатой адаксиальной стороной; у котиледонарно прорастающих видов — V-образные, слабо бороздчатые или серповидные (см. рис. 5, *ж, и, л, м*). В черешках листьев более резко, чем в черешках семядолей, выражен субэпидермальный слой колленхимы. Для некоторых видов (*C. drummondii*, *C. chinensis*, *C. vitalba*, *C. stans*) характерны шиловидные волоски. Проводящих пучков обычно три. Узел первого листа у большинства длинногипокотильных видов однолакунный однопучковый (см. рис. 3, *с'*), проводящие пучки перед вхождением в стелу стебля сливаются в один; реже узлы трехлакунные трехпучковые (*C. stans*, *C. fruticosa*) (см. рис. 3, *н'*). При супротивном расположении ассимилирующих листьев (*C. argandii* и короткогипокотильные виды) листовой след всегда трехпучковый, при этом или все пучки сохраняют свою самостоятельность, образуя индивидуальные прорывы в стеле, или только медианные, а латеральные пучки (один или оба), сближаясь со смежными пучками другого листа, входят попарно через общую лакуну (см., рис. 3, *о'*).

Как уже было отмечено, у ломоносов с гипокотиллярным типом прорастания эпикотиль и следующее за ним второе междоузлие слабо выражены. Исключение составляет *C. argandii*, у которого за крайне коротким эпикотилем развивается удлиненное междоузлие (до 20 мм); пять проводящих пучков и расположенные над ними субэпидермальные тяжи колленхимы определяют его ребристость.

У котиледонарно прорастающих видов эпикотиль, так же как и гипокотиль, короткий, не превышает 5 мм, округлый, обычно подземный, иногда с отчетливо выраженной эндодермой (*C. integrifolia*), с 4—6 проводящими пучками. По мере развития побега и смены чешуевидных листьев ассимилирующими форма поперечного сечения междоузлий меняется от округло-четырёхугольной до ребристой. Проводящих пучков в стебле *C. flammula*, *C. manshurica*, *C. integrifolia* — четыре, *C. chinensis* — пять. Наряду с колпачками протофлоэмных волокон механическую прочность стеблю придает развивающаяся в ребрах колленхима.

Подземно прорастающим видам свойственны сравнительно небольшие семядоли (см. рис. 1, *ж, з*) Мезофилл пяти-, шестислойный, недифференцированный, из округлых плотно сомкнутых клеток (см. рис. 3, *г*). Эпидермис мелкоклеточный, антиклинальные стенки клеток прямолинейные. Устьица отсутствуют, лишь у отдельных особей *C. gecta* можно было наблюдать образование инициальных клеток и самые ранние фазы дифференциации устьичного аппарата на нижней стороне пластинки (см. рис. 4, *в'*). Весьма примечательно наличие близ верхушки семядолей в верхнем эпидермисе групп гидатод (см. рис. 3, *н*), только у *C. viticela* их обнаружить не удалось. По плотности жилок (в среднем 250 мм на 1 см²) подземные семядоли почти не отличаются от надземных. Черешки уплощенные, часто желобчатые, с одним синтетическим (из двух слившихся), двумя (см.

рис. 3, *к, м*) или тремя дискретными проводящими пучками; в соответствии с этим семядольные узлы однолакунные однопучковые (*C. recta*, *C. recta* var. *angustifolia*, *C. campaniflora*), однолакунные двухпучковые (*C. campaniflora*) или трехлакунные трехпучковые (*C. viorna*, *C. viticella*).

Анатомическое строение гипокотилия и корней такое же, как у котиледонарно прорастающих видов (*C. flammula*, *C. integrifolia*, *C. manshurica*, *C. chinensis*). Корневые волоски отсутствуют; клетки эпидермы в зоне проведения корня толстостенные (см. рис. 5, *п, п'*). У всходов в фазе первой пары ассимилирующих листьев главный корень сохраняет первичное строение. Кора включает 7—10 рядов клеток (см. табл. 3) Ксилема диархная. Механические элементы отсутствуют. Первые признаки вторичного утолщения корня обнаруживаются лишь на границе с гипокотилем.

Низовые чешуевидные листья тонкие, с недифференцированным трех-, четырехслойным мезофиллом, одним проводящим пучком. Клетки эпидермиса прямоугольные, устьиц нет. Узел однолакунный однопучковый.

По строению пластинки и черешка ассимилирующих листьев (см. рис. 5, *к*) эта группа тяготеет к котиледонарно прорастающим ломоносам. Их объединяют и в то же время отличают от большинства гипокотиллярно прорастающих ломоносов меньшие размеры устьиц и покровных клеток эпидермиса, большая извилистость их антиклинальных стенок; V-образная форма поперечного сечения черешка, бороздчатость его абаксиальной поверхности; трехлакунный трехпучковый узел первых ассимилирующих листьев; хорошо выраженный эпикотиль, эллиптический (*C. recta*, *C. campaniflora*, *C. viticella*) или округло-четыреугольный (*C. viorna*) в поперечном сечении, с четырьмя—шестью (*C. campaniflora*, *C. viticella*, *C. viorna*), реже двумя (*C. recta*) проводящими пучками (см. рис. 5, *р, с*)

Под узлом первой пары ассимилирующих листьев стебель округло-четыреугольный (*C. viorna*) или слабо ребристый (*C. campaniflora*, *C. recta*, *C. viticella*). Четыре проводящих пучка снабжены протофлоэмными волокнами. В ребрах развивается колленхима. У *C. recta* и *C. viticella* сравнительно рано одревесневают клеточные оболочки межпучковой паренхимы.

Сравнительный анализ семян 21 вида рода *Clematis* показал наличие хорошо дифференцированного на отдельные органы зародыша (слабо развитой остается лишь почечка). Семена ломоносов с надземным и подземным типом прорастания четко различаются по соотношению размеров зародыша и эндосперма (у первых 0,25—0,50, у вторых 0,13—0,25) Относительно небольшими размерами и слабой дифференциацией зародыша отличаются семена *C. armandii*, это можно рассматривать как признак их более низкой специализации [Тахтаджян, 1964]

Период внутрисеменного развития зародыша у подземно и

котиyledонарно прорастающих видов более продолжителен, к концу его семядоли по длине превосходят осевую часть зародыша. Для длинногипокотильных быстро прорастающих ломоносов характерно обратное соотношение размеров этих частей.

Результаты сравнительного анализа проростков исследованных ломоносов (см. табл. 2) в значительной степени подтвердили вывод японских ботаников [Tamura et al., 1977], изучавших ранние фазы онтогенеза лютиковых, о наличии определенной связи между положением почечки относительно поверхности почвы и соотношением длин гипокотыля (Н) и черешков семядолей (Р). Вместе с тем нами установлено, что соотношение размеров этих органов сопряжено с типом прорастания. При подземном прорастании различие в их длине незначительно, поэтому отношение Н:Р колеблется в пределах 0,5—1, при надземном — длина одного из органов (гипокотыля или черешков) в несколько раз превышает длину другого, а именно при гипокотылярном прорастании отношение Н:Р будет во много раз больше 1, котиyledонарном — меньше 1.

В пределах изученных видов четко прослеживается картина постепенного перехода от семядолей с двумя независимыми более или менее равнозначными боковыми проводящими системами (см. рис. 1, *д, ж*) к семядолям с нечетным числом пучков в черешке и хорошо развитой медианной жилкой в пластинке (см. рис. 1, *ж', и*). При наличии двух дискретных тяжей близ их окончания на верхушке семядолей различима не одна, а две группы гидатод (*C. sampaniflora*). Средняя жилка по своему происхождению, как это следует из сравнительного анализа развития проводящей системы в черешке и пластинке, представляет собой жилку второго порядка, занявшую центральное положение.

Семядольный след одно-, двух- или трехпучковый. Двойное сосудистое снабжение семядолей обычно рассматривается в качестве примитивного признака. Среди исследованных нами видов оно наиболее выражено в надземных семядолях у *C. lasiandra* и подземных у *C. sampaniflora*. Согласно мнению Бэйли [Bailey, 1956], А. Имса [1964], А. Л. Тахтаджяна [1964] и других, нечетное число пучков — производное от четного числа. В роде *Clematis* представлены все последовательные стадии такого преобразования. Для гипокотылярно прорастающих ломоносов характерен однопучковый след, но у некоторых видов (*C. lasiandra*, *C. stans*, *C. armandii*, *C. fruticosa*, *C. tangutica*) он двухпучковый, что хорошо заметно на всем протяжении черешка. У котиyledонарно прорастающих ломоносов наряду с однопучковым следом, который здесь преобладает, имеется трехпучковый (*C. integrifolia*), двойственность пучков (единственного или медианного) выявляется только близ лакун (см. рис. 3, *р*). Подземно прорастающим видам свойственны три типа семядольного следа: одно-, двух- и трехпучковый, при этом двойственная природа медианного пучка, как правило, не обнаруживается (*C. viticella*, *C. viorna*).

Семядоли проростков подземно прорастающих ломоносов сохраняют в целом общую гистологическую структуру с ассимилирующими семядолями (то же самое число слоев мезофилла, небольшая протяженность жилок, наличие гидатод) и обнаруживают сравнительно низкий уровень специализации в качестве органа поглощения и запасаания. Им свойствен мелкоклеточный эпидермис с прямыми антиклинальными стенками, недифференцированный мезофилл, слабое развитие межклетников, отсутствие хлоропластов и устьиц. Лишь в исключительных случаях у *S. recta* в нижнем эпидермисе образовывались инициальные клетки устьиц без последующей их дифференциации, что может служить показателем потенциальной способности подземных семядолей к формированию устьичного аппарата. У отличающегося неустойчивым типом прорастания *S. recta* var. *angustifolia* в том случае, если семядоли остаются под покровом семени (см. рис. 2, В, ∂), устьиц нет (см. рис. 4, ∂'), но если они выносятся на поверхность почвы (см. рис. 2, В, ∂'), то развиваются устьица обычного типа (см. рис. 4, ∂'').

В морфологии котиledonарно и подземно прорастающих ломоносов много общих черт. Подземное положение почечки у проростка позволяет осуществить переход в фазу всхода в наиболее благоприятный для этого период вегетации. Главный побег удлинённый, развитию ассимилирующих листьев предшествуют несколько пар чешуевидных, которые, видимо, защищают апекс побега, когда он пробивает почву. У ломоносов с гипокотиллярным типом прорастания главный побег полурозеточный, первые листья очередные, сближенные, ассимилирующие. Исключением является вечнозеленый *S. argandii*, у которого, кроме укороченного эпикотила, все междоузлия удлинённые, а листья супротивные, при этом первая пара представлена чешуевидными листьями.

Форма пластинок семядолей и листьев, их нервация, характер мезофилла, особенности эпидермального комплекса, длина черешков, их архитектоника, наличие опушения могут быть использованы для диагностики и экологической характеристики видов.

Характер узла сам по себе не имеет определенного таксономического значения и может быть применен для разграничения видов лишь в совокупности с другими признаками. Результаты изучения нодальной анатомии проростков и всходов позволили констатировать наличие в роде *Clematis* следующих типов узла. Семядольный узел бывает однолакунным одно-, двухпучковым (дискретность пучков выражена в разной степени) и трехлакунным трехпучковым, последний чаще встречается у видов, проростки которых имеют подземное положение почечки. Узлы, несущие чешуевидные листья, однолакунные однопучковые, а с первыми ассимилирующими листьями — трехлакунные трехпучковые или однолакунные однопучковые. Сочетание типов семядольных и листовых узлов у всходов изученных видов

примерно такое же, как было ранее указано Декан [Decamps, 1975]: I — однолакунный семядольный узел и однолакунный двух первых чешуевидных супротивных листьев (*C. recta*, *C. sampaniflora*) или при очередном листорасположении однолакунный первого и трехлакунный второго листа (*C. orientalis*, *C. songarica*, *C. lasiandra*); II — однолакунный семядольный и трехлакунные очередных ассимилирующих листьев (*C. stans*); III — трехлакунный семядольный и однолакунные узлы чешуевидных листьев (*C. integrifolia*, *C. viogna*, *C. viticella*). Среди исследованных ломоносов не оказалось видов, у которых наблюдалось бы сочетание трехлакунных семядольных и трехлакунных листовых узлов (IV тип). Наши исследования не подтвердили данные автора и в отношении *C. recta*. Нодальная структура проростков *C. recta* не отличается от таковой *C. chinensis*, *C. sampaniflora*. Просмотр большого числа экземпляров всходов *C. recta* убедил нас в том, что семядоли и первая пара чешуевидных листьев располагаются во взаимно перпендикулярных плоскостях, а не в одной и той же плоскости, как указывает Декан и на основании чего выделяет особый V тип нодальной структуры. Что касается второй пары чешуевидных листьев, то она размещается у *C. recta* перпендикулярно к первой, однако их листовые следы, пройдя всего лишь одно междузлие, прицеляются к листовым следам первой пары, в результате чего в средней части эпикотилия имеются лишь два синтетических пучка, в то время как у других видов их бывает, как правило, четыре — шесть.

Оценить эволюционное значение нодальной анатомии проростков на основании имеющегося материала пока не представляется возможным.

У всех видов с развертыванием первых ассимилирующих листьев происходит вторичное утолщение гипокотилия и корня (наиболее высокая камбиальная активность свойственна *C. furticosa*, *C. serratifolia*, *C. armandii*). Постоянный признак для рода — диархность корней. Четких видовых различий в их строении нет, за исключением *C. armandii*, который выделяется среди изученных ломоносов длинными бурыми корневыми волосками, густо покрывающими поверхность корня. Вместе с тем по ряду особенностей (сравнительно позднее и слабое ветвление быстро развивающегося главного корня, толстостенные клетки эпibleмы, многослойная мелкоклеточная крахмалоносная первичная кора, слабая камбиальная деятельность, отсутствие корневых волосков, механической ткани и пробки) группа подземно прорастающих видов хорошо отличается от гипокотиллярно прорастающих. Ломоносы, пластинки семядолей которых выносятся на поверхность почвы посредством черешков, занимают как бы промежуточное положение; по длине главного корня (более 10 см), его мясистости они сближаются с первой группой, а по степени ветвистости, наличию корневых волосков, механических элементов — со второй.

Результаты проведенного исследования позволяют высказать предположение о направлении эволюционных преобразований типов прорастания, структуры проростков и всходов в роде *Clematis* (рис. 6) Первичным, видимо, было надземное гипокотиллярное прорастание. Оно широко распространено в пределах данного таксона, свойственно многим современным видам, часть которых произрастает в горных лесах Китая — предполагаемом центре возникновения рода. Первичный побег был, вероятно, полурозеточным с очередным листорасположением, нижние листья с недоразвивающимися пластинками; корневая система стержневая.

Как дальнейший этап эволюционных преобразований, сопровождающийся сильным укорочением или недоразвитием гипокотилия, погружением почечки в землю, с одновременным удлинением черешков семядолей, более мощным развитием главного корня, возникли котиледонарно прорастающие ломоносы с чертами некоторой геофилии, типа *C. integrifolia*. За счет растягивания междоузлий розетки при одновременном преобразовании ее зеленых листьев в чешуевидные произошла структурная перестройка полурозеточного побега в удлиненный. Очередное листорасположение сменилось супротивным.

Эти формы в свою очередь могли быть исходными для типичных подземно прорастающих видов, биологически более приспособленных к жизни в умеренных областях по лесным опушкам, в зарослях кустарников и по берегам рек в лесостепной и степной зонах, по каменистым склонам. С безрозеточной структурой побега коррелирует большое число чешуй, которые обеспечивают защиту погруженной в почву почечки на первых этапах ее развития. Переходные формы всходов, наблюдаемые у ломоносов с неустойчивым типом прорастания, например у *C. recta* var. *angustifolia*, подтверждают реальность такой трансформации. В пользу вторичности подземного прорастания в роде *Clematis* говорят, в частности, особенности внутренней организации семядолей: потенциальная способность эпидермальных клеток к образованию устьиц (*C. recta*), присутствие в них таких рудиментарных структур, как гидатоды.

С другой стороны, у большинства гипокотиллярно прорастающих видов первые листья полурозеточного побега очередные, всегда ассимилирующие и часто лопастные. Основываясь на положении о примитивности простого листа с цельной пластинкой [Васильченко, 1936; Тахтаджян, 1964; и др.], можно судить о некоторой подвинутости и этой группы надземно прорастающих ломоносов, которая характеризуется широкой экофитоценотической амплитудой (растения равнинных и горных лесов, степей, полупустынь, открытых каменистых и щебнистых склонов) и представляет в некотором роде боковое направление в предполагаемом эволюционном «древе» всходов. В качестве более поздних производных этой группы, часто связанных с ней переходными формами, могут быть рассмотрены всходы видов *C. si-*

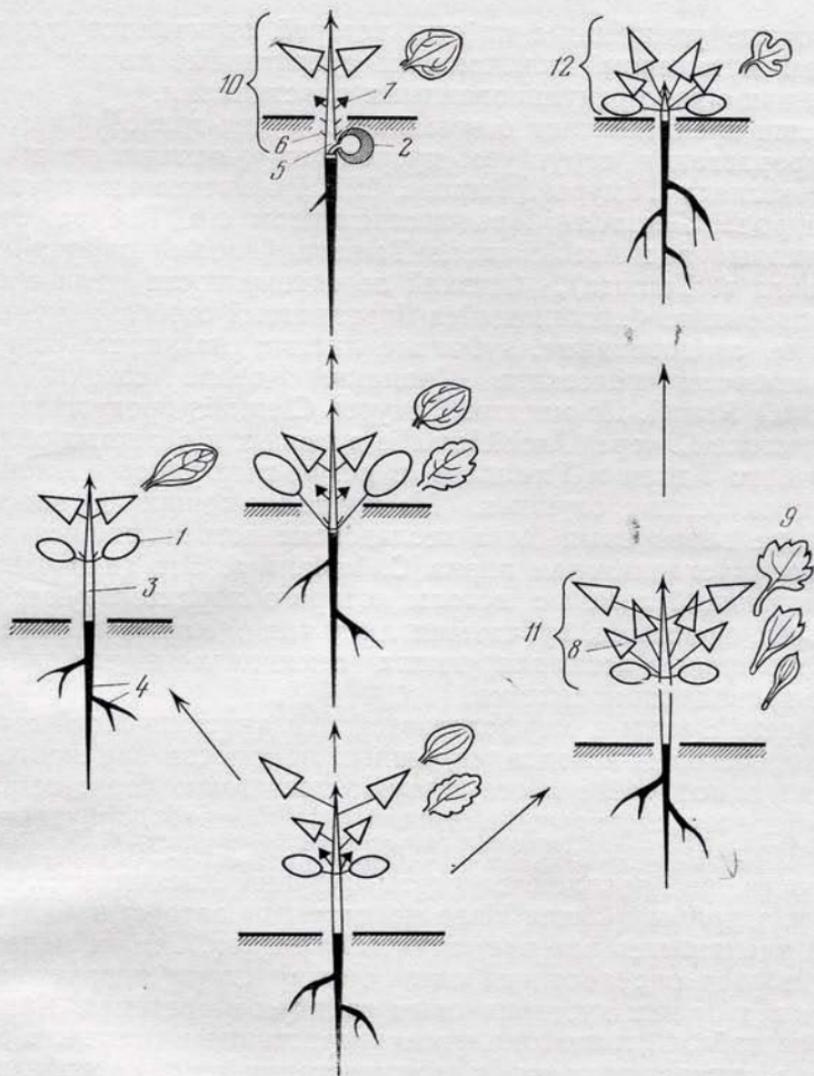


Рис. 6. Схема возможных направлений эволюции типов прорастания и всходов в роде *Clematis*

1 — надземные семядоли; 2 — подземные семядоли; 3 — гипокотиль; 4 — корневая система; 5 — удлинненный эпикотиль; 6 — чешуевидные листья; 7 — листья с недоразвившимися пластинками; 8 — первый ассимилирующий лист; 9 — его форма у разных видов; 10 — удлинненный побег с чешуевидными и ассимилирующими листьями; 11 — полурозеточный побег; 12 — розеточный побег

birica Mill. и *C. alpina* Mill., выделяемых некоторыми систематиками в род *Atragene* L. Им свойственны небольшая длина гипокотыля, розеточность побега, несущего очередные ассимилирующие листья, сильная разветвленность корневой системы.

Особую боковую ветвь эволюции и специализации, видимо, образуют всходы некоторых гипокотылярно прорастающих ломоносов, подобных лесной вечнозеленой лиане *C. armandii*, без-

розеточные удлиненные побеги которой отличаются коротким первым метамером, включающим супротивные листья нижней формации с явно редуцированными пластинками.

Наши представления о возможных путях трансформации типов прорастания, структуры проростков и всходов не противоречат взгляду Тамуры [Tamura, 1970] относительно происхождения рода *Clematis*. Предшественником его Тамура считает монотипный род *Archiclematis* Tamura (*Archiclematis alternata* Kitamura et Tamura), близкий по совокупности морфологических признаков (цепляющийся бороздчатый стебель; очередные, простые, сердцевидные, зубчатые листья; пазушные соцветия) к ломоносам подсекции *Connatae* Koehne секции *Viorna* (Reichb.) Prantl. По мнению Тамуры, *Clematis* произошел от рода *Anemone* L. через *Archiclematis* в теплых и влажных областях восточного Китая и Гималаев в результате приспособления к жизни на лесных опушках. Из принадлежащих к подсекции *Connatae* видов нами была исследована встречающаяся в Японии полукустарниковая лиана *C. lasiandra*. Это гипокотиллярно прорастающий ломонос, всходы которого характеризуются очередными, простыми, зубчатыми листьями и наиболее отчетливо выраженными в ассимилирующих семядолях двумя дискретными проводящими тяжами.

Вместе с этим в морфологической и анатомической структуре проростков и всходов изученных ломоносов замечается известное однообразие и отсутствуют достаточно четко выраженные признаки, которые позволили бы судить о характере жизненной формы взрослого растения. В этой фазе морфогенеза, в частности, не проявляются черты будущей лианоидности, которая для трибы *Clematideae* некоторыми авторами [Жукова, 1958] оценивается как примитивный признак. Тем не менее прослеживается определенная связь между типом прорастания и травянистым или кустарниковым габитусом растения. Как явствует из табл. 2, гипокотиллярное прорастание в основном сопряжено с кустарниковыми и полукустарниковыми жизненными формами, а надземное котиледонарное прорастание и особенно подземное — с травянистыми.

На первых этапах онтогенеза по комплексу анатомических признаков, преимущественно семядолей и листа, четко обособляется группа мезоксерофильных ломоносов (*C. tangutica*, *C. songarica*, *C. ispanhanica*, *C. orientalis*). В целом же род *Clematis* носит мезофильный характер, о чем, в частности, говорит свойственная проросткам и всходам всех исследованных видов гуттация.

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р. П. Морфолого-анатомическое исследование *Berberis vulgaris* f. *atropurpurea* Vgl. и *B. thunbergii* DC. в связи с вопросом преобразования жизненных форм в семействе *Berberidaceae*.— В кн.: Морфология цветковых растений. М.: Наука, 1971, с. 95—126.
- Васильченко И. Т. О значении морфологии прорастания семян для система-

- тики растений и истории их происхождения.— В кн.: Флора и систематика высших растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, вып. 3, с. 7—66.
- Васильченко И. Т.* Всходы деревьев и кустарников. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 102—104.
- Волосенко-Валенис А. Н.* Коллекция клематиса в Никитском ботаническом саду.— Тр. Никитского ботан. сада, 1971, 44, с. 61—86.
- Гатцук Л. Е.* Содержание понятия «травы» и проблема их эволюционного положения.— В кн.: Проблемы экологической морфологии растений. М.: Наука, 1976, т. 42, с. 55—130.
- Жукова Н. А.* Опыт построения системы семейства Ranunculaceae на основе анализа морфологического строя.— В кн.: Проблемы ботаники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, вып. 3, с. 97—107.
- Иванова И. А.* О внутреннем строении семян лютиковых.— Бюл. ГБС, 1966, вып. 61, с. 72—79.
- Имс А.* Морфология цветковых растений. М.: Мир, 1964. 497 с.
- Кемулария-Натадзе Л. М.* Раналиевые на Кавказе и их таксономия. Тбилиси: Мецниереба, 1966. 282 с.
- Крашенинников И. М.* Род Clematis.— В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1937, т. 7, с. 310—323.
- Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Советская наука, 1952. 391 с.
- Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962. 377 с.
- Серебряков И. Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение.— В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964, т. 3, 146—205.
- Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И.* Жизненные формы покрытосеменных и их эволюция в отдельных систематических группах.— Ботан. журн., 1969, 54, № 9, с. 1321—1325.
- Серебряков И. Г., Серебрякова Т. И.* Некоторые вопросы эволюции жизненных форм цветковых растений.— Ботан. журн., 1972, 57, № 5, с. 417—433.
- Соколова Н. П.* Морфогенез вегетативных органов и жизненные формы в роде *Rubus* L.— Бюл. МОИП. Отд. биол., 1973, 78, вып. 1, с. 84—99.
- Тахтаджян А. Л.* Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л.: Наука, 1964. 236 с.
- Тахтаджян А. Л.* Систематика и филогения цветковых растений. М.; Л.: Наука, 1966. 611 с.
- Цингер Н. В.* Семья, его развитие и физиологические свойства. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958. 285 с.
- Шипчинский Н. В.* Сем. Ranunculaceae.— В кн.: Деревья и кустарники. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954, т. 3. 872 с.
- Bailey I. W.* Nodal anatomy in retrospect.— J. Arnold Arboretum, 1956, 37, N 3, p. 269—287.
- Candolle de A. P.* Regni vegetabilis systems naturale. 2. Parisiis, 1821.
- Decamps O.* Structure nodale cotyledonaire et foliaire des Clematis (Ranunculaceae).— Bull. Soc. bot. France, 1975, 122, N 3/4, p. 125—138.
- Erickson R. O.* Taxonomy of Clematis section *Viorna*.— Ann. Mo. Bot. Gard., 1943, 30, N 1, p. 1—62.
- Fisk J.* Success with Clematis. L., 1962.
- Jeffrey E. C.* The anatomy of woody plants. Chicago, 1922. 478 p.
- Keener C. S.* A biosystematic study of Clematis subsection *Integrifoliae* (Ranunculaceae).— J. E. Mitchel Sci. Soc., 1967, 83, N 1, p. 1—41.
- Kuntze O.* Monographie der Gattung Clematis.— Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg, 1885, 26, S. 83—202.
- Lubbock J.* A contribution to our knowledge of seedlings. 1892, vol. 1. London.
- Netolitzky F.* Anatomie der Angiospermum-Samen.— In: Handbuch der Pflanzenanatomie, 1926, Bd. 10. S. 126—130.
- Prantl K.* Ranunculaceae.— In: Engler A., Prantl K. Die Natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1891, Bd. 3, N 2, S. 43—66.
- Rehder A.* Manual of cultivated trees and shrubs. N. Y., 1949. 996 p.
- Scharfetter R.* Biographien von Pflanzensippen. Wien, 1953. 546 S.

- Schnettker M.* Das Leitsystem im Keimling von *Clematis Vitalba* L. (Ranunculaceae).—*Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr.*, 1978, Bd. 99, N 2/3, S. 400—409.
- Sinnott E. W., Bailey I. W.* The origin and dispersal of herbaceous angiosperms.—*Ann. Bot.*, 1914, 28, p. 547—600.
- Sterckx R.* Contribution à l'anatomie des Renonculacées. Tribus des Clematidees.—*Arch. Inst. bot. Univ. Liège*, 1897, 1, p. 3—57.
- Sterckx R.* Recherches anatomiques sur l'embryon et les plantules dans la famille des Renonculacées.—*Arch. Inst. bot. Univ. Liège*, 1900, 2, p. 3—94.
- Tamura M.* Notes on *Clematis* of Eastern Asia. III.—*Acta phytotaxon. geobot.*, 1956, 16, N 3, p. 79—83.
- Tamura M.* Morphology, ecology and phylogeny of the Ranunculaceae. I.—*Sci. Repts Osaka Univ.*, 1963, 11, N 2, p. 115—126.
- Tamura M.* Morphology, ecology and phylogeny of the Ranunculaceae. III.—*Sci. Repts Osaka Univ.*, 1964, 13, N 1, p. 25—38.
- Tamura M.* Archiclematis, a precursory genus of *Clematis*.—*Acta phytotaxon. geobot.*, 1970, 24, N 4/6, p. 146—152.
- Tamura K., Mizumoto Y., Kubota H.* Observations on seedlings of Ranunculaceae.—*J. Jap. Bot.*, 1977, 52, N 10, p. 293—304.
- Thomas E.* Seedling anatomy of Ranales, Rhoeadales and Rosales.—*Ann. Bot.*, 1914, 28, N 112, p. 695—733.
- Winkler A.* Die Keimpflanzen der Koch'schen *Clematis*-Arten.—*Verh. Bot. Ver. Prov. Brandenburg*, 1888, Bd. 29, S. 37—40.
- Worsdell W. C.* The affinities of *Paeonia*.—*J. Bot.*, 1908, 46, p. 114—116.

ON TYPES OF GERMINATION AND THE FIRST STAGES OF ONTOGENESIS IN THE CLEMATIS L.

R. P. Barykina, N. V. Chubatova

S u m m a r y

The degree of embryo differentiation in a mature seed, the character of germination, morphological and anatomical structure of seedling were comparatively studied for 21 species. The embryo has a distinct morphological differentiation into separate organs. The period of intraseed development of embryo for the underground germinating species lasts during 3—9 months. Their morphology and anatomy have many common features with aboveground germinating species with shortened hypocotyl. It was established that the midrib of cotyledons by its origin is a rib of the second order. The nodal structure was studied in detail. The morphological-anatomical features, which can be applied for a species diagnostics, were revealed. The assumption on evolution trend for the types of germination was put forward. The aboveground hypocotylous germination is taken as a primary one.