УДК 581.81

О.И. Жапова, Т.П. Анцупова

O.I. Zhapova, T.P. Antsupova

МОРФОЛОГИЯ И АНАТОМИЯ *ALLIUM SENESCENS L.*,ПРОИЗРАСТАЮЩЕГО НА ТЕРРИТОРИИ ЮГО-ВОСТОЧНОГО ЗАБАЙКАЛЬЯ

MORPHOLOGY AND ANATOMY OF *ALLIUM SENESCENS L.* GROWING IN THE SOUTH-EASTERN TRANSBAIKALIA

В статье представлены результаты исследования морфологии и анатомии *Allium senescens L.*, собранного в четырех растительных сообществах на территории Юго-Восточного Забайкалья. Морфометрический анализ показал, что длина стебля достигает 40,3±7,5 см, форма поперечного сечения округлая, в верхней части ребристая. Стебель покрыт одним слоем клеток эпидермиса с аномоцитным типом устьичного аппарата. Первичная кора представлена палисадной и губчатой хлоренхимой, а также неокрашенными клетками коровой паренхимы. Осевой цилиндр образован склеренхимой, где находятся мелкие проводящие пучки, а ближе к центру осевого цилиндра среди клеток основной паренхимы имеются крупные проводящие пучки. Проводящие пучки закрытого коллатерального типа, окружены клетками обкладки, характерной чертой является развитая флоэмная склеренхима. На одной особи формируется 6,3± ,5 листьев, длина которых 18,8±3,2 см, ширина 0,4±0,1 см. У экземпляров, собранных в луково-разнотравной и разнотравной степях, форма поперечного сечения приближается к полуцилиндрической, в петрофитно-хамеродосовой и пятилистниково-володушковой – плоская. Под эпидермисом находятся клетки палисадной хлоренхимы, далее – клетки мезенхимы, среди которых располагаются мелкие проводящие пучки с утолщенными стенками, окруженные клетками обкладки. Крупные проводящие пучки формируются в срединной части листа, окружены клетками склеренхимы и имеют развитую флоэмную и ксилемную склеренхиму. В листьях с полуцилиндрической формой поперечного сечения крупные проводящие пучки смещаются к верхней поверхности листа. Луковицы яйцевидно-цилиндрической формы, диаметром 0,9±0,2 см, имеют по два зачатка ассимилирующих листьев, часто различающихся по форме поперечного сечения. Цветки собраны в шаровидное соцветие, диаметром от 2 до 4 см, образованное 75,9±18,3 цветками. Листочки околоцветника продолговато-эллиптической формы, светло-сиреневые, длиной 0,4–0,5 см. Андроцей из 6 расходящихся тычинок. В одном соцветии могут встречаться цветки с тремя типами андроцея: смешанный, только с ланцетовидной формой пыльника и только с продолговатой формой пыльника. Пыльца зерновидная, однобороздчатая, белого цвета. Гинецей стоит из трех плодолистиков, синкарпный, короче листочков околоцветника, завязь верхняя. В каждом плодолистике находятся по две семяпочки. По мере созревания семян происходит разрушение боковых стенок, в результате завязь приобретает черты апокарпного строения. Таким образом, вариации морфометрических параметров, изменение формы поперечного сечения листа, некоторые различия в анатомии листьев являются результатом влияния условий произрастания. В качестве диагностических признаков можно использовать особенности строения цветка, анатомическое строение стебля, строение проводящих пучков листа и стебля.

Во флоре Даурии встречается 29 видов и подвидов рода *Allium* L. Близкородственные виды часто гибридизируют, и особи, появившиеся в результате этого, имеют совмещенные признаки, что затрудняет их видовое определение (Галанин, Беликович, 2011). К таким полиморфным видам относится *Allium senescens* L., который исследован систематиками недостаточно (Черемушкина, 2004). По современным данным, *A. senescens* L. в Сибири разделен на 4 вида (Фризен, 1988). *Allium austrosibiricum* N. Frisen – растение высотой до 35 см, с узкими линейными листьями, которые намного короче цветоноса, и густым полушаровидным соцветием. Произрастает в каменистых степях Юго-Восточного Алтая и Тувы. *Allium burjaticum* N. Frisen, высотой до 20 см, с узкими слегка желобчатыми листьями, равными высоте цветоноса и шаровидным густым соцветием. Произрастает на степных каменистых склонах, в остепененных сосновых лесах, на песках в Средней и Восточной Сибири. *Allium dahuricum* N. Frisen имеет узкие листья, длина которых не достигает середины высоты цветоноса, и полушаровидное соцветие. Произрастает в разнотравных степях, на остепененных пойменных лугах, среди кустарников в Восточной Сибири. *A. senescens* s. str. отличается широкими, короткими, часто серповидно изогнутыми листьями, густым многоцветковым соцветием и крупными размерами. Произрастает по степным, каменистым и щебнистым склонам в Восточной Сибири. Кроме

Рис. 1. Степь луково - разнотравная

Рис. 2. A. senescens

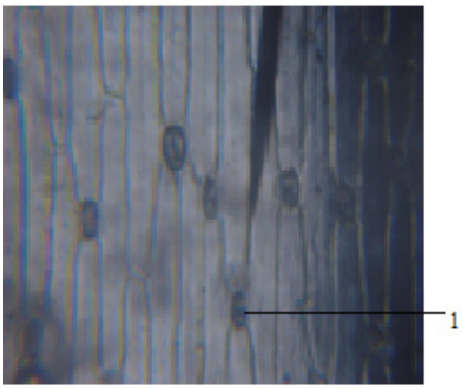

Рис. 3. Эпидермис A.*senescens*. *1*- устьичный аппарат

этих видов, Н.В. Фризен (1987) описывает подвид *A. senescens* subsp. *glacum* (Schrader) N. Frisen – растение с плоскими линейными сизыми листьями короче цветоноса и шаровидным соцветием. Этот подвид произрастает на сухих лугах, в степях, на степных каменистых склонах в Западной и Восточной Сибири.

Целью данного исследования явилось изучение морфологии и анатомии *A. senescens,* произрастающего на территории Восточного Забайкалья.

Сбор растительного сырья проводился на территории Могойтуйского и Агинского районов Забайкальского края. На подготовительном этапе была проведена глазомерная оценка обилия вида (Мальцев, 1990). Для выяснения строения фитоценозов с участием исследованного вида выбирали показатели, определяющие количественное соотношение между отдельными компонентами (Блюменталь, 1990; Работнов, 1983). Для изучения ценопопуляции *A. senescens* применяли общепринятые методики (Ценопопуляции, 1988). При классификации луков использовали диагностические признаки, которые наиболее полно описаны в монографии Н.В. Фризена (1988). Описание генеративных органов проводили с применением атласа описательной морфологии высших растений (Федоров, Артюшенко, 1975). Для проведения морфометрического анализа отбирали по 30 экземпляров из отдельных растительных сообществ в фазу цветения. При этом учитывали следующие показатели: количество листьев, длина листа, ширина листа, высота цветоноса, количество цветков в соцветии, диаметр луковицы. Для описания луковиц использовали унифицированную терминологию, разработанную З.Н. Филимоновой (1966). Большое внимание при обработке растительного материала уделяли особенностям анатомического строения лука, поскольку анатомические исследования растений в различных условиях обитания дают возможность установить признаки приспособления к условиям среды. Для анатомического исследования растения были собраны в фазу цветения в естественных условиях произрастания. Микроскопические признаки надземных частей устанавливали на основании соб-

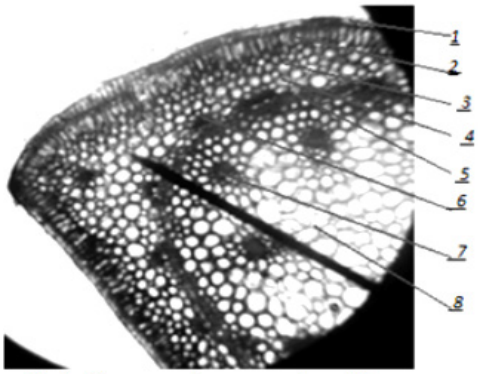

Рис.4 Поперечный разрез стебля *Allium senescens* . 1- эпидермис, 2- палисадная хлоренхима, 3-губчатая хлоренхима, 4-коровая паренхима,5- склеренхима, 6 - мелкие проводящие пучки, 7-крупные проводящие пучки, 8- основная паренхима

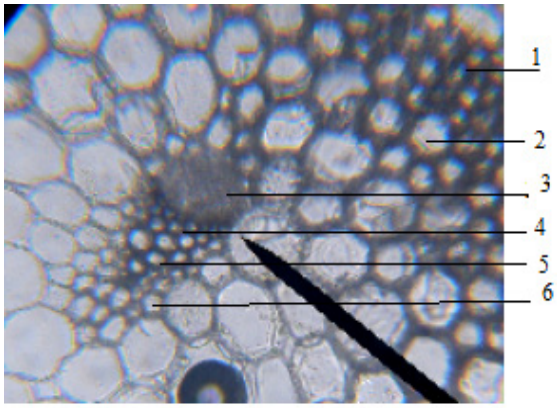

Рис. 5. Анатомическое строение A.*senescens*, 1 - склеренхима, 2- клетки паренхимы, 3- флоэмная склеренхима, 4- флоэма, 5- ксилема, 6- клетки обкладки.

Рис. 6. Листья *A. senescens*

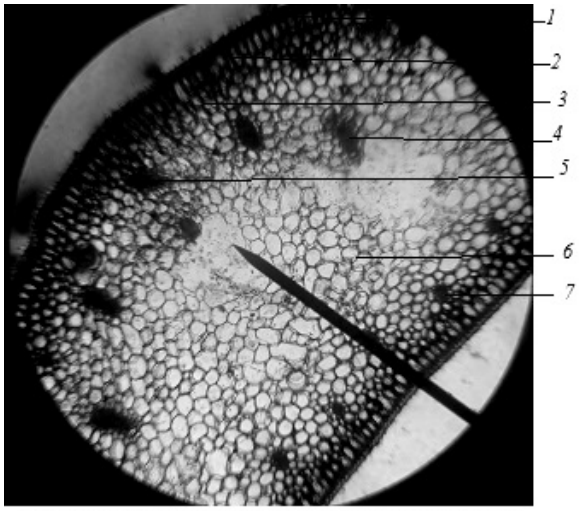

Рис. 7. Поперечный срез листа *A. senescens*, собранного в луково-разнотравной степи. 1- эпидермис, 2- палисадная хлоенхима, 3- губчатая хлоренхима, 4- крупный проводящий пучок, 5,7 - проводящие пучки с утолщенными стенками флоэмы и ксилемы

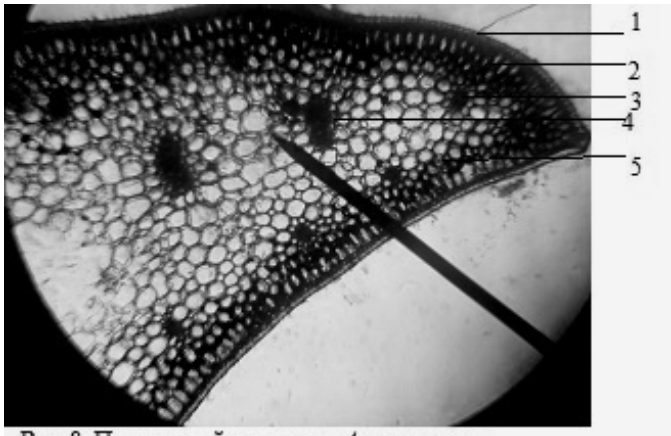

Рис. 8. Поперечный срез листа *A. senescens* , собранного в луково-разнотравной степи.1- эпидермис, 2- палисадная хлоренхима, 3- проводящий пучок с утолщенными стенками стенками флоэмы и ксилемы, 4- проводящие пучки, 5- клетки губчатой хлоренхимы

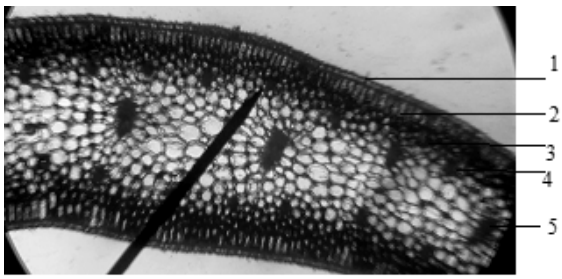

Рис. 9. Поперечный срез *A. senescens*, собранного в пятилистниково-володушковой степи. 1- эпидермис, 2- палисадная хлоренхима, 3- губчатая хлоренхима, 4- лигнизированный проводящий пучок, 5- крупный проводящий пучок.

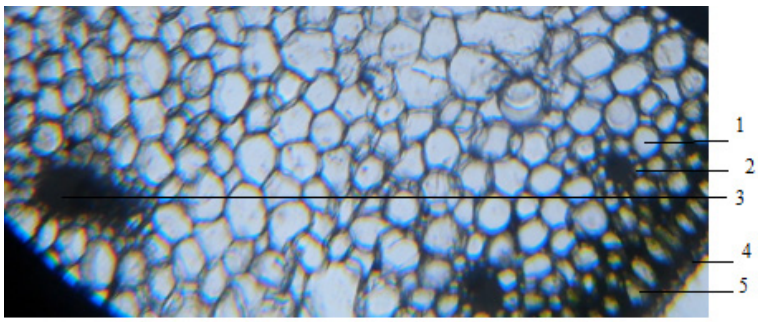

Рис. 10. Анатомия листа *A.senescens*. 1 - клетки мезенхимы, 1- лигнизированный проводящий пучок, 3- крупный проводящий пучок, 4- эпидермис, 5- палисадная хлоренхима.

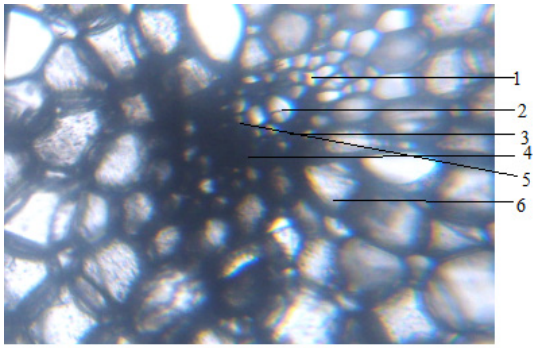

Рис. 11. Строение крупного проводящего пучка листа. 1- клетки обкладки, 2- ксилема, 3- ксилемная склеренхима, 4- флоэмная склеренхима, 5- ситовидные трубки, 6- клетки мезенхимы.

Рис. 12. Луковица *A. senescens*.

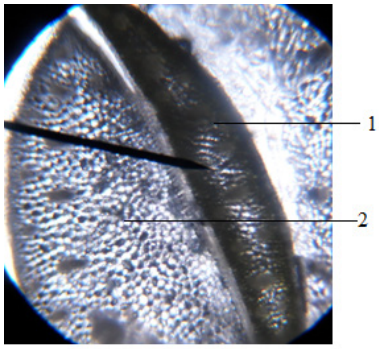

Рис. 13. Зачатки асимилирующих листьев в луковице *A.senescens*. 1- зачаток листа с плоской формой поперечного сечения, 2 - зачаток листа с полуцилиндрической формой поперечного сечения.

ственных исследований листа, стебля, луковицы и цветка растений, для чего были приготовлены срезы согласно методикам, изложенным в соответствующих общих статьях (Государственная …, 1987).

По природному районированию территория исследования относится к Онон-Аргунскому округу Даурско-Монгольской провинции, которая характеризуется преобладанием степной растительности. Сбор материала исследования проводили в четырех растительных сообществах: пятилистниково-володушковой степи, петрофитно-хамеродосовой степи, степи разнотравной, луково-разнотравной степи (рис. 1). Наибольший коэффициент обилия *A. senescens* отмечен в луково-разнотравной степи, где он равен 7, наиболее низ-

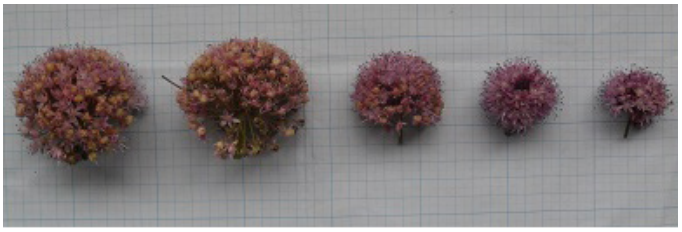

Рис.14. Соцветия A.senescens

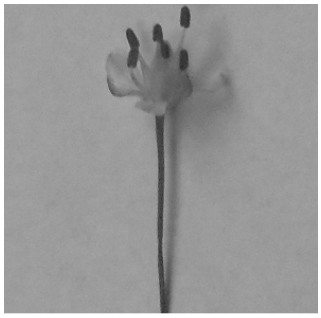

Рис. 15. Цветок *A. senescens*

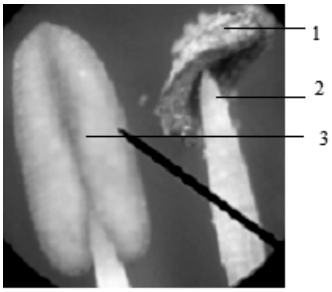

Рис. 16. Тычинки *A.senescens*.1- пыльник ланцетовидной формы. 2- тычиночная нить, 3 - пыльник линейной формы.

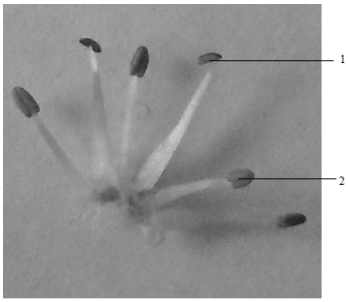

Рис. 17. Смешанный тип андроцея цветков. 1- пыльники ланцетовидной формы , 2- пыльники линейной формы

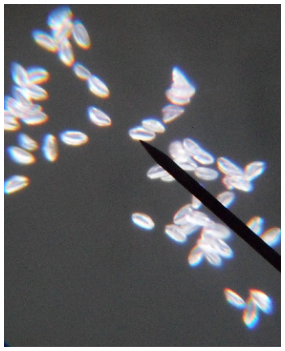

Рис. 18. Пыльца *A.senescens*

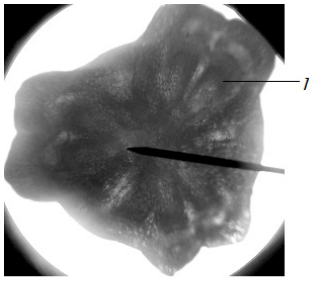

Рис. 19. Поперечный разрез завязи пестика. 1- семяпочка.

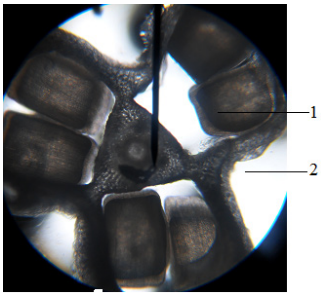

Рис. 20. Поперечный разрез завяз и пестика . 1- формирование семян, 2- разрушение боковых стенок.

кий – в пятилистниково-володушковой степи и петрофитно-хамеродосовой степи, где он равен 1 или 2. Возрастная структура вида указывает на то, что в данных сообществах возобновление происходит в основном вегетативно, поскольку нами наблюдались только особи, находящиеся в фазах полного развития цветоноса, цветения и плодоношения. Вероятно, существует и семенное возобновление, но обнаружить растения в виргинильной фазе онтогенеза нам не удалось.

Результаты морфометрического анализа стебля показали, что его длина в среднем достигает 40,3±7,5 см (рис. 2). Снаружи стебель покрыт одним слоем клеток эпидермиса. Клетки эпидермиса вытянуты в продольном направлении, тип устьичного аппарата аномоцитный, замыкающие клетки устьиц окружены клетками, не отличающимися от остальных клеток эпидермиса (рис. 3). Форма поперечного среза стебля округлая, в верхней части стебель ребристый (рис. 4). Первичная кора представлена палисадной хлоренхимой, состоит из вытянутых, плотно прилегающих друг к другу клеток. Под палисадной хлоренхимой формируется один слой округлых клеток губчатой хлоренхимы, под которой находятся неокрашенные клетки коровой паренхимы. Осевой цилиндр образован клетками склеренхимы, расположенными по всей окружности стебля. Здесь находятся мелкие проводящие пучки закрытого коллатерального типа, флоэма которых располагается экзархно, ксилема эндархно. Ближе к центру осевого цилиндра, среди клеток основной паренхимы, имеются более крупные проводящие пучки, количество которых равно 7 или 9. Данные проводящие пучки окружены клетками обкладки (рис. 5). Характерной чертой строения проводящих пучков является наличие развитой флоэмной склеренхимы. Проводящие пучки распределяются по всей окружности стебля на равном расстоянии друг от друга. У экземпляров, собранных в луково-разнотравной степи, в центре осевого цилиндра клетки основной паренхимы разрушаются, образуя полости.

Результаты морфометрического анализа листа показали, что на одной особи формируется 6,3±1,5 листьев, длина листа вдвое короче цветоноса и достигает 18,8±3,2 см, ширина 0,4±0,1 см. Листья винтообразно скрученные (рис. 6). Форма поперечного сечения листа зависит от условий произрастания. У экземпляров, собранных в луково-разнотравной и разнотравной степи, форма приближается к полуцилиндрической (рис. 7, 8). У экземпляров, собранных в пятилистниково-володушковой и петрофитно-хамеродосовой степи, форма поперечного сечения плоская (рис. 9). Снаружи лист покрыт однослойным эпидермисом. Строение эпидермиса листа и стебля идентично. У растений, собранных в пятилистниково-володушковой степи, под эпидермисом находится палисадная хлоренхима, образованная 2–3 слоями клеток. Далее следуют клетки мезенхимы, среди которых располагаются проводящие пучки. Мелкие проводящие пучки равномерно распределены на границе между хлоренхимой и паренхимой, окружены клетками обкладки, которые отличаются от остальных клеток мезенхимы более мелкими размерами и правильной округлой формой (рис. 10).

Стенки клеток проводящих пучков утолщены и, возможно, выполняют опорную функцию. Поскольку такие клетки не способны к растяжению, вероятно, они являются причиной винтообразной скрученности листовой пластинки. Крупные проводящие пучки находятся в срединной части листа, окружены клетками обкладки и склеренхимы, особенно развита флоэмная склеренхима (рис. 11). Анатомия листьев *A. senescens,* собранных в луково-разнотравной степи, имеет следующие особенности: полуцилиндрическую форму поперечного сечения, менее развитую палисадную хлоренхиму, крупные проводящие пучки смещаются от центральной части листа к его верхней поверхности.

Луковицы *A*. senescens имеют яйцевидно-цилиндричекую форму, слегка уплощенную в одном направлении, диаметр луковицы 0,9±0,2 см (рис. 12). Покровные чешуи пленчатые, не расщепляющиеся, неравномерно окрашены в темно-бурый цвет. Питательные вещества откладываются в нескольких запасающих чешуях и во влагалищах ассимилирующих листьев. В центре луковицы находятся два зачатка ассимилирующих листьев. Анатомическое строение зачатков схоже со строением ассимилирующих листьев формой поперечного сечения, расположением и строением проводящих пучков. Притом, в некоторых луковицах зачатки отличались: один имел полуцилиндрическую форму поперечного сечения, другой плоскую (рис. 13) и, соответственно, менялось расположение крупных проводящих пучков.

Цветки собраны в шаровидное многоцветковое соцветие, диаметр которого колеблется от 2 до 4 см (рис. 14). Соцветие образовано 75,9±18,3 цветками, наибольшее количество цветков в соцветиях собранных экземпляров достигало 104, наименьшее – 33. Количество цветков в соцветии зависит от условий произрастания: наибольшее количество цветков отмечено у экземпляров, собранных в луково-разнотравной и разнотравной степях. Цветоножки в 2 и более раз длиннее листочков околоцветника (рис. 15). Листочки околоцветника продолговато-эллиптической формы, окраска светло-сиреневая, с выраженной более темной жилкой, длина листочков 0,4–0,5 см. Андроцей состоит из 6 расходящихся тычинок, длина которых превышает длину листочков околоцветника. В одном цветке тычинки могут отличаться по строению пыльников, тычиночных нитей и срокам созревания пыльцы (рис. 16). У первого типа тычинок пыльник линейной формы, соединен с тычиночной нитью основанием, тычиночная нить может быть конусовидной или цилиндрической. У них пыльца созревает позже. У второго типа тычинок пыльник ланцетовидной формы, соединен с тычиночной нитью посередине, тычиночная нить также может быть конусовидной или цилиндрической формы. Созревание пыльцы здесь происходит несколько раньше. В одном соцветии могут встречаться цветки с тремя типами андроцея: смешанный, где имеются тычинки двух типов (рис. 17), только с ланцетовидной формой пыльника и только продолговатой формой пыльника. Пыльца зерновидная, одноборозд чатая, окрашена в белый цвет (рис. 18).

Гинецей сложный, стоит из трех плодолистиков, синкарпный, короче листочков околоцветника. Завязь верхняя, сиреневой окраски. Столбик белого цвета, рыльцевая часть не выражена. На поперечном срезе завязи пестика видно, что в каждом плодолистике находятся по две семяпочки (рис. 19). По мере созревания семяпочек происходит разрушение боковых стенок, в результате завязь приобретает черты апокарпного строения (рис. 20). Из завязи пестика формируется трехгнездная коробочка, в которой находится до 6 семян. Семена черные, трехгранные, до 0,2 см в длину.

Таким образом, морфологические особенности изученных нами представителей *A. senescens* подтверждают, что в исследованных сообществах произрастает *Allium senescens* s. str. В ходе исследования мы пришли к выводу, что морфологические параметры изученных экземпляров, форма поперечного сечения листа, некоторые различия в анатомии листьев и количестве цветков в соцветии являются результатом влияния условий произрастания. Относительно постоянными признаками, которые можно использовать для диагностики данного вида, являются: особенности строения цветка, анатомическое строение стебля, строение проводящих пучков листьев и стебля, а также строение луковицы.

ЛИТЕРАТУРА

Блюменталь И.Х. Очерки по систематике фитоценозов. – Л.: изд-во Лен. ун-та, 1990. – 184 с.

Галанин А.В., Беликович А.В. Флора Даурии. Т. 3. Осоковые, Лилейные. – Владивосток: Мор. гос. ун-т. им. адм. Г.И. Невельского. – 2011. – 235 с.

Государственная Фармакопея. Одиннадцатое издание. В-1. Общие методы анализа. – М.:Медицина, 1987. – 328с.

Мальцев И.И. Методика оценки запасов сырья лекарственных растений в горных районах Средней Азии // Растит. ресурсы. – М., 1990. – Т. 26. – С. 96–103.

Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во МГУ, 1983. – 174 с.

Федоров А.А., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии цветковых растений. Цветок. – Л.: Наука, Ленинград. отд-ние, 1975 – 352 с.

Филимонова З.Н. К вопросу о морфологии луковицы видов *Allium* L. // Интродукция и акклиматизация растений. – Ташкент: ФАН, 1966. – Вып. 4. – С. 91–99.

Фризен Н.В. Новый вид рода *Allium* (Alliaceae) с Алтая // Ботан. журн., 1987б. – Т. 6. – С. 815–820.

Фризен Н.В. Луковые Сибири. Систематика, кариология, хорология. – Новосибирск: Наука, Сибирское отд-ние, 1988. – 185 с.

Ценопопуляции растений / Л.Б.Заугольнова, Л.А.Жукова, А.С.Комарова и др. – М.: Наука, 1988. – 184 с.

Черемушкина В.А. Биология луковых Евразии. – Новосибирск: Наука, 2004. – 280 с.

SUMMARY

The article presents the results of study of the morphology and anatomy of the leaf blade, peduncles and bulbs of *Allium senescens* L. growing in the South-Eastern Transbaikalia. The influence of growth conditions on the anatomy of the leaf blade are shown and features that can be used to diagnose species are defined.