

УДК 582.918.3:581.4/.8

Анатомия, морфология и жизненная форма многолетних *Androsace* L.

The anatomy, morphology and life form of perennial *Androsace* L.

Любезнова Н. В.

Lyubeznova N. V.

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова, Биологический факультет, кафедра высших растений
E-mail: nvlubeznova@gmail.com

Lomonosov's Moscow State University, Biological Faculty, Dept. of the Higher Plants

Реферат. Изучено морфологическое и анатомическое строение двух многолетних видов *Androsace*. *A. capitata* осваивает большее число местообитаний, что приводит к изменениям в морфологии жизненной формы. Имея такие же потенциальные возможности, *A. villosa* ограничен более мелкими размерами и числом годных для произрастания сообществ. Данные анатомического строения позволяют предположить происхождение многолетних форм *Androsace* от однорозеточных двулетних форм.

Summary. We studied the morphological and anatomical structure of the two perennial species of *Androsace*. *A. capitata* is mastering a greater number of habitats, leading to changes in its morphological structure. Having the same potentialities, *A. villosa* is limited by smaller sizes and the number of fit for the growth of communities. Their anatomical structure suggests the origin of perennial forms from biennial forms with one rosette.

Прикрепленный образ жизни растений, модульная организация и непрерывный рост обуславливают пластичность организма (Заугольнова и др., 1988). При произрастании в различных сообществах наблюдается масштабная изменчивость в структуре жизненных форм, которая у многолетних *Androsace* мало изучена. Работа является продолжением изучения особенностей высокогорных *Androsace* (Любезнова, 2015), в частности, многолетних модульных форм, которые ввиду мелких размеров анатомически не изучались.

Материал для морфологического анализа фиксировали в смеси: этиловый спирт, глицерин и вода (1:1:1). Морфологическую и анатомическую структуру растений изучали с помощью бинокулярной лупы МБС–1 и микроскопов Биолам–70 и Axioption 2 imaging с программой Axiovision 15.0. Для выявления лигнина использовали реакцию флороглюцина с концентрированной соляной кислотой.

Собранные нами на Западном Кавказе образцы *Androsace* по «Флоре СССР» относятся к *Androsace barbulata* Ovcz. (Шишкин, Бобров, 1952), но А. Зернов (2006) во «Флоре Северо-Западного Кавказа» вернулся к широкому пониманию *Androsace villosa* L., так как не обнаружил признаков, отличающих его от *A. taurica* Ovcz., кроме ареала. *A. villosa* был собран нами на каменистых выступках на южном склоне по борту перевала Аишко (верховья р. Пслух), на границе альпийского и субальпийских поясов (около 1800 м над ур. м.). Растения очень мелкие: высота розеток и их диаметр не превышают 0,5 см, высота генеративных побегов – 2 см. В связи с мелкими размерами растения обитают на каменистых полочках небольших скал, где нет затенения другими видами. *A. villosa* зацветает в апреле – июле в зависимости от высоты над ур. м., места произрастания. Удлиненное междуузлие формируется у некоторых вегетативных розеток до зацветания генеративных побегов. Часть живых листьев, от 6 до 10, остается в укороченном побеге, на удлиненном междуузлии поднимается розетка из 6–8 листьев. Растущие во время цветения вертикально розетки ко времени плодоношения опускаются вбок. К концу сезона они укореняются и выглядят «прямосидячими», не отличаясь от других. Листья равномерно опушены длинными многоклеточными волосками. Реснички по краю не отличаются по размеру от основного опушения, но на верхушке имеется пучок длинных волосков (в 1,5 раза длиннее). Характерные для другого вида длинные реснички по краю имеют прицветники и чашелистики. Листорасположение супротивное, что довольно трудно отследить в розетке, но хорошо видно в соцветии. Розетки состоят из большого числа сидячих листьев, густо сидящих на укороченном побеге. Удлиненное междуузлие образуется не каждый год, иногда розетка нарастает 2–3 года на одном месте.

Почки формируются в пазухе верхней пары листьев у основания удлинённого междоузлия или соцветия. Обычно побег формирует одна почка, а вторая почка остается спящей и образует розетку и удлинённое междоузлие через 2–3 года, когда листья материнской розетки уже все засохли. У генеративного и удлинённого побега почки обычно трогаются в рост во время цветения и в первый год формируют укороченную розетку. Иногда почка трогается в рост без периода покоя осенью, образуя розетку, а ко времени цветения образует побег с удлинённым междоузлием. Иногда наблюдается разворачивание в побеги сразу двух почек (точнее, побега из апикальной почки и из двух боковых одновременно). На зиму отмирающие листья сжимаются, розетка закрывается, внутри заложена генерация из пяти пар относительно крупных, но не достигших нормального размера листьев. Генеративные розетки с заложённым соцветием более крупные, и в них вдвое больше листьев. На следующий год листья достигают размера взрослых, формируя розетку, удлинённое междоузлие располагается на границе листьев осенней генерации. Листья розетки на удлинённом междоузлии формируются в весенней генерации листьев. В год растение имеет две генерации листьев, что подтверждает пучок более длинных волосков на верхушке у молодых листьев, у перезимовавших листьев такого нет, по-видимому, они обламываются за время зимовки.

Androsace capitata Willd. ex Roem. et Schult. был собран нами у подножия Ключевской сопки на гераниево-копеечниковых лугах (*Hedysarum hedysaroides* (L.) Schinz. et Thell. – *Geranium erianthum* DC.) и на склоне гребня рядом с зарослями карликовой ивы *Salix tschuktschorum* A. Skvorts. Также этот вид часто распространен на осыпях и мелкоземных местах, в частности, на Авачинской сопке. Такое разнообразие местообитаний откладывает влияние на особенности жизненной формы растения. В последней сводке по Камчатке В. В. Якубов (2004) рассматривает этот вид как *Androsace chamaejasme* Wulfen subsp. *capitata* (Willd. ex Roem et Schult.) Korobkov. В сводке С. К. Черепанова (1995) это название идет как синоним, а вид назван *Androsace capitata*. Согласно «Флоре СССР» (Шишкин, Бобров, 1952) вид имеет беренгийский тип ареала, однако в Гербарии Московского университета есть образцы, собранные в Ненецком автономном округе.

Ювенильное возрастное состояние длится два года, за это время формируется укороченный побег с 20 листьями (10 пар) длиной 1–2 мм. Первое удлинённое междоузлие появляется на третий год, в новой розетке 5 пар листьев длиной 3 мм. В исследованной особи, собранной на гераниево-копеечниковых лугах, удлинённые междоузлия наблюдались каждый год и были значительной длины (2–3 см). Боковые почки дифференцируются в пазухе верхней пары листьев перед удлинённым междоузлием. Первые почки начали развиваться на пятый год жизни, но побеги из них засохли (возможно, не хватило мощности у растения). Однако в этот год впервые образовалось два удлинённых междоузлия в год, о чем свидетельствует промежуточная розетка из 3 пар листьев. Первый боковой побег появился на шестой год жизни. В это время розеточные листья достигали длины в 6 мм. В последующие годы жизни растение ветвится каждый год, но развивается в побег одна из двух почек. Вторая почка чаще отмирала, но иногда сохранялась спящей. Сведения о зимовке вида неизвестны, но наличие довольно больших розеток в начале года говорит о том, что листья до удлинённого междоузлия должны быть заложены с осени.

Мы наблюдали три варианта жизненной формы у *A. capitata*.

У растений, собранных на гераниево-копеечниковых лугах, наблюдалось образование двух удлинённых междоузлий в год. Кроме того, только там образуются удлинённые междоузлия до 3 см – это позволяет в травостое закидывать розетки на окружающие растения. В этом местообитании розетки не укореняются, у растения имеется только главный корень.

На более светлых местообитаниях, подверженных движению грунта – засыпанию мелкими камнями или погребению в мелком глиноземе – удлинённые междоузлия образуются меньшей длины. Полегающие розетки укореняются.

На светлых местообитаниях с относительно стабильным грунтом удлинённое междоузлие образуется не каждый год и формируется более крупная розетка.

У обоих видов корень диархный, около первичной ксилемы остается пространство с мелкоклеточной флоэмой, первичные элементы ксилемы и окружающие паренхимные клетки и клетки флоэмы очень мелкие, при вторичном утолщении создается ощущение мелкоклеточной сердцевинки (рис. А). При вторичном утолщении элементы ксилемы более крупные, вместе с мелкоклеточной плотной флоэмой создают центральный цилиндр (рис. А). По внешнему краю расположена эндодерма с таблит-

чатыми в поперечном сечении клетками и относительно крупноклеточная кора. Эпидермис с толстой коричневой оболочкой; клеточные стенки содержат пигменты и лигнин, как и лежащий под ним слой паренхимы. Крупноклеточная кора разрушается, и на центральном цилиндре остается чехол из клеток эпидермиса и подстилающего слоя. На рис. А приведен срез с разрушенной паренхимой коры и без эпидермиса. Строение корня *A. villosa* аналогично строению у *A. capitata* за исключением еще более мелких размеров.

Эпидермис удлиненного междоузлия *A. capitata* состоит из слоя толстостенных клеток желтоватого цвета, видимо, содержащих пигменты (рис. В). Лежащие ниже два слоя клеток одревесневают, ниже располагаются 4 слоя крупных клеток паренхимы коры. В коре в районе третьего слоя, считая от коры, наблюдаются 8–9 крупных секреторных каналов и 2–3 более мелких (рис. В). Центральный цилиндр состоит из широкого слоя мелкоклеточной флоэмы, кольца ксилемы, прерывающегося узкими нерегулярными лучами, и мелкоклеточной сердцевины (рис. В). У междоузлий, функционирующих не один год, крупноклеточная паренхима разрушается, и центральный цилиндр остается в чехле своеобразного эпидермиса. У удлиненного междоузлия *A. villosa* клетки ксилемы, флоэмы и сердцевины очень мелкие. Ксилема располагается нешироким кольцом, разделения на пучки нет. Слой флоэмы более широкий, в 2–3 раза шире слоя ксилемы. Сердцевина также мелкоклеточная, подобна по размеру клеткам флоэмы. Эпидермис толстостенный, коричнево-фиолетовый, окрашенный, дает реакцию на одревеснение. Размер клеток эпидермиса и паренхимы коры крупный относительно клеток центрального цилиндра. Кора составляет 5–6 слоев тонкостенных, легко сминающихся клеток.

У цветоноса *A. capitata* очертания стебля округло-фестончатые (рис. С). Эпидермис толстостенный, причем внешние и внутренние стенки утолщены одинаково. Клетки сердцевины и коры одинакового размера, сердцевина сохраняется хорошо (рис. С). Флоэма и ксилема собраны в 8 довольно мелких пучков. На уровне флоэмы находится кольцо склеренхимы из более мелких, чем паренхима, клеток (рис. С). У цветоноса *A. villosa* 8 проводящих пучков, склеренхимное кольцо располагается на уровне флоэмы, ксилема выступает в сердцевину (рис. D). Строение очень похоже на строение

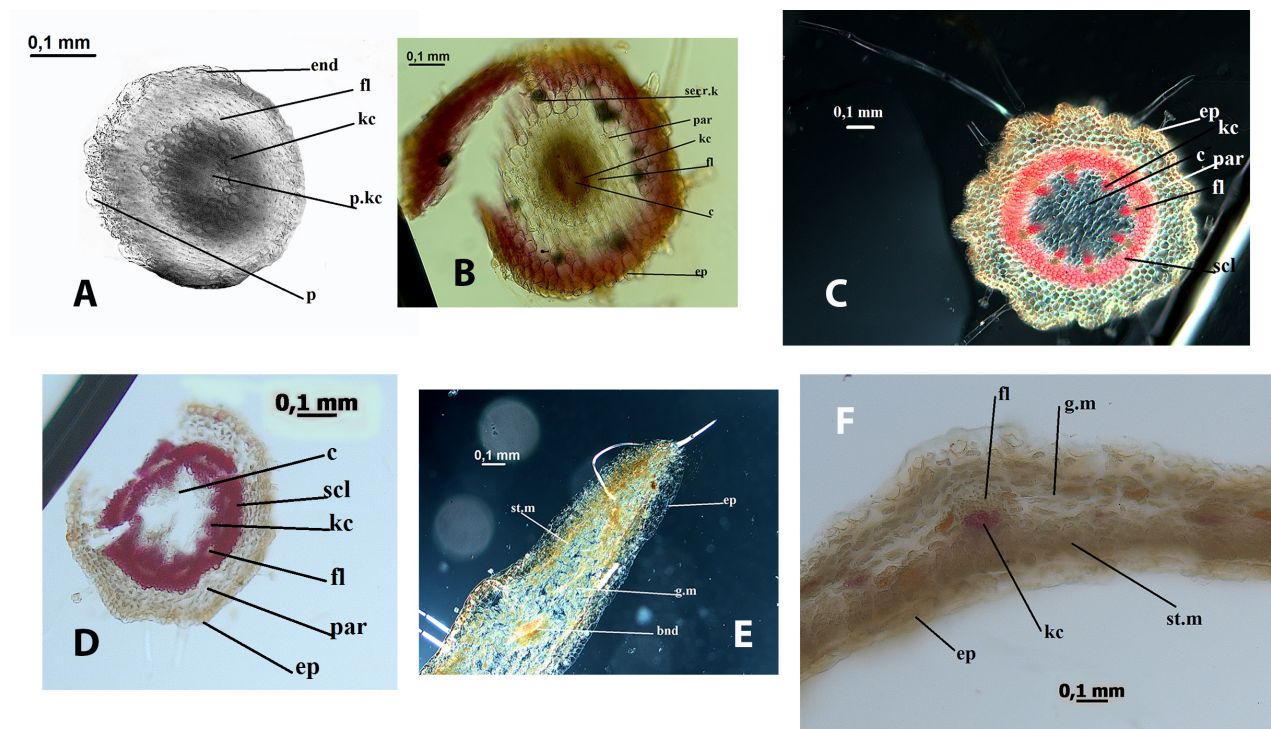


Рисунок. Анатомическое строение *Androsace capitata* и *Androsace villosa*: А – поперечный срез корня *Androsace capitata*; В – поперечный срез удлиненного междоузлия *A. capitata*; С – поперечный срез цветоноса *A. capitata*; D – поперечный срез цветоноса *A. villosa*; Е – поперечный срез листа *A. capitata*; F – поперечный срез листа *A. villosa*: fl – флоэма, kc – ксилема, p.kc – первичная ксилема, par, p – паренхима, ep – эпидермис, c – сердцевина, scl – склеренхима, sekr.k – секреторные каналы, st.m – столбчатый мезофилл, g.m – губчатый мезофилл.

цветоноса у *A. capitata*, но пучки имеют больший размер относительно клеток сердцевин и коры (рис. D). Железистых волосков больше также на единицу площади. Эпидермис с устьицами, хотя их число ниже, чем у листа.

У *A. capitata* длинные волоски и реснички по краю листа прозрачные, 3–4-клеточные, в основании с крупной овальной клеткой. На листе, цветоносе и удлинённом междуузлии, кроме длинных многоклеточных волосков, имеются короткие трехклеточные, состоящие из клетки в основании ножки и круглой головки явно с пахучим веществом (рис. E). Зафиксированное растение имеет неприятный запах, отдающий рыбой. Клетки эпидермиса листа овальные в очертании, с сильно извилистыми стенками, нижний эпидермис в районе средней жилки, и оба при сужении листа в месте прикрепления становятся прямоугольными в очертании. Листья амфистоматичные, устьица мелкие расположены неравномерно, к вершине листа их число возрастает от 450 на 1 мм² до 800 на 1 мм². Эпидермис с толстой внешней стенкой (рис. E). Столбчатый мезофилл из округлых коротких палисад состоит из двух слоев, губчатый – образует 8 слоев, располагается относительно плотно особенно к краю листа и нижнему эпидермису (рис. E). Лист *A. villosa* тонкий мелкоклеточный, самые крупные клетки у эпидермиса с толстой внешней стенкой (рис. F). Столбчатый мезофилл имеет округлые или неправильной формы клетки, относительно рыхло лежащие в 2 (иногда в 3) слоя (рис. F). Губчатый мезофилл состоит из 5–6 слоев вытянутых клеток с большими межклетниками. В толще мезофилла располагаются более крупные клетки с содержимым коричневого цвета (рис. F). Лист амфистоматичный, клетки эпидермиса прямоугольные в очертании, со слабоизвилистыми стенками. На верхнем эпидермисе 850 устьиц на 1 мм², на нижнем – 960 на мм². Лист *A. villosa* более широкий в сравнении с листом *A. capitata* при практически одинаковой толщине и значительно меньшей длине.

Таким образом, для *A. villosa* и *A. capitata* характерна мелкоклеточность проводящих систем корня и побегов. При этом внешняя кора более крупноклеточная, легко разрушается, и органы остаются в чехле из эпидермиса с подстилающим слоем, который имеет утолщенные, немного лигнифицированные клетки. У растений не имеется систем образования перидермы, длительного вторичного утолщения центрального цилиндра корня и междуузлия. Корень продолжает достаточно долго функционировать с разрушенной корой. У удлинённого междуузлия нахождение компактного центрального цилиндра позволяет изгибаться и ложиться розетке при достижении определенной длины. У цветоноса, который должен сохранять вертикальное строение, мы видим расположение механических элементов по типу трубы, что обеспечивает жесткость. У *A. capitata* наблюдаются более крупные размеры, большая лабильность жизненной формы и освоение большего числа местообитаний.

Вообще создается ощущение, что многолетние *Androsace* произошли от малолетних форм с одной розеткой – утрачены механизмы вторичного утолщения и поддержания многолетнего развития корней и побегов, удлинение жизненного цикла идет за счет вегетативного разрастания, а отдельная розетка живет столько же, сколько особь у однорозеточной малолетней формы, как например *Androsace albana* Stev. (Любезнова, 2015).

Благодарности. Работа выполнена в рамках темы «Изучение закономерностей морфогенеза и формирования элементов продуктивности под влиянием факторов внешней среды; разработка принципов морфофизиологической классификации растений» № АААА-А16-116021660105-3.

ЛИТЕРАТУРА

- Заугольнова Л. Б., Жукова А. А., Комаров А. С., Смирнова О. В. Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1988. – 183 с.
- Зернов А. С. Флора северо-западного Кавказа. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 664 с.
- Любезнова Н. В. Особенности морфологического строения генеративных особей *Androsace albana* Stev. // Фундаментальные и прикладные научные исследования: Сб. ст. Междунар. науч.-практ. конф. (Екатеринбург, 5 ноября 2015 г.). – Уфа: Аэтерна, 2015. – Т. 3. – С. 72–76.
- Черепанов С. К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). – СПб.: Мир и семья-95, 1995. – 992 с.
- Шишкин Б. К., Бобров Е. Г. Род *Androsace* L. // Флора СССР. – Л.: Изд-во АН СССР, 1952. – Т. 18. – С. 217–242.
- Якубов В. В., Чернягина О. А. Каталог флоры Камчатки (сосудистые растения). – Петропавловск-Камчатский: Изд-во «Камчатпресс», 2004. – 165 с.