

УДК 582.669.2:581.4:581.8

**Морфология и анатомия эндемика Кавказа  
*Eremogone lychnidea* (M. Bieb.) Rupr.**

**Morphology and anatomy *Eremogone lychnidea* (M. Bieb.) Rupr. –  
the endemic of Caucasus**

Любезнова Н. В.

Lyubeznova N. V.

МГУ имени М. В. Ломоносова, Биологический факультет, г. Москва, Россия. E-mail: nvlubeznova@gmail.com

*Lomonosov's Moscow State University, Biological Faculty, Moscow, Russia*

**Реферат.** Изучено морфологическое и анатомическое строение эндемика высокогорий Кавказа *Eremogone lychnidea* (M. Bieb.) Rupr. Проведено сравнение с морфологически близким видом *Minuartia circassica* (Albov) Woronow ex Grossh. Суровые условия жизни, характерные для альпийских лишайниковых пустошей, накладывают общие черты на морфологическое строение и онтогенез этих растений. В данном сообществе у этих видов наблюдается ксероморфное строение органов, больше характерное для аридных горных систем.

**Summary.** We have studied the morphological and anatomical structure of endemic alpine Caucasus *Eremogone lychnidea* (M. Bieb.) Rupr. It was compared with the close species of *Minuartia circassica* (Albov) Woronow ex Grossh. Harsh living conditions typical of the Alpine lichen heaths imposes common features on the morphological structure and ontogeny of these plants. In this community, these species have a xeromorphic structure of organs, more characteristic of arid mountain systems.

Своеобразные климатические условия высокогорий – небольшой вегетационный сезон, резкие суточные колебания температур, постоянные заморозки и периодические снегопады, повышенная инсоляция и сильные ветра – приводят к появлению у растений ряда специфических признаков, помогающих переносить неблагоприятные условия. Экстремальные условия альпийского пояса накладывают свой отпечаток на морфологическое и анатомическое строение высокогорных видов растений. Между тем, о тех видах, которые произрастают в труднодоступных районах и имеют ограниченный ареал, известно очень мало.

Род *Eremogone* Fenzl составляют растения каменистых склонов в степях, тундрах и альпийских поясах горных систем. Одним из таких видов является эндемичный для Кавказа *Eremogone lychnidea* (M. Bieb.) Rupr., который встречается на щебнистых пустошах в альпийском поясе (Шишкин, Кнорринг, 1936). Не смотря на то, что вид относительно обычен на малоснежных высокогорных лугах Кавказа, он никогда не был объектом морфологического и анатомического исследования. Наша работа является продолжением ряда исследований, посвященных изучению онтоморфогенеза и анатомического строения малоизученных видов высокогорий Северо-Западного Кавказа (Любезнова, 2015, 2016а, 2016б).

Наблюдения и сбор материала для морфолого-анатомического изучения нами были проведены в 2007–2008 годах на альпийских лишайниковых пустошах хребта Малая Хатипара, расположенного в Тебердинском государственном биосферном заповеднике (Карачаевский район Карачаево-Черкесской Республики), в альпийском поясе на высоте 2800 метров над уровнем моря. Альпийские лишайниковые пустоши занимают наветренные гребни и крутые склоны. В зимнее время, согласно преобладающей розе ветров, снежный покров с них сдувается, почвы подвергаются глубокому промораживанию (Состав и структура..., 1986). Длительность вегетационного сезона составляет 4,5–5,5 месяцев. В летнее время растения сообщества подвергаются иссушающему влиянию сильных ветров, а в солнечные дни поверхность почвы нагревается. Основными доминантами растительного покрова являются ку-

стистые лишайники, самый массовый вид – *Cetraria islandica* (L.) Ach. Из-за бедности почв растительный покров не сомкнут, среди жизненных форм преобладают гемикриптофиты (Состав и структура..., 1986). По нашим наблюдениям *E. lychnidea* является также травянистым гемикриптофитом.

Семена проращивали в чашках Петри после трехмесячной стратификации при температуре +2°C. Материал для анатомического анализа фиксировали в смеси этилового спирта, глицерина и воды (1:1:1). Морфологическую и анатомическую структуру растений изучали с помощью бинокулярной лупы МБС – 1 и микроскопа Биолам-70 и AxioPlan 2 imaging с программой Axiovision 15.0. Для выявления лигнина использовали реакцию флороглюцина с концентрированной соляной кислотой.

Семена овальной формы, сплюснуты по толщине, 1 мм дл. и 0,5 мм шир., с выемкой, из которой при прорастании выходит корень. Прорастание гипокотиллярное, семядоли располагаются на поверхности почвы. Семядоли имеют форму равнобедренного треугольника, мелкие, короткие, при разворачивании не удлиняются. Первые листья мелкие, более узкие и длинные, чем семядольные, располагаются перпендикулярно паре семядольных листьев. В зачаточной почке формируются сразу две пары листьев и, таким образом, в короткий срок формируется мелкая розетка. При переходе в имматурное и взрослое вегетативное возрастное состояние происходит увеличение длины листьев и их количества на годовом приросте. Листовая серия имматурных особей составляет 6 пар листьев в год, а у взрослых вегетативных возрастает до 12. Побег нарастает моноподиально, ветвление начинается в вегетативном возрастном состоянии, когда число пар листьев в годичном побеге становится от 12 и выше. Боковая почка закладывается в пазухе 6 или 7 листа побега текущего года, причем всегда только у одного листа из пары. Побег из почки прорастает силлептически в середине июля и обычно на нем разворачиваются 2–3 пары листьев в первый год.

При переходе в генеративное возрастное состояние моноподиальное нарастание сменяется симподиальным. Число листьев в год у апикальной меристемы возрастает до 14–20 пар, на годовом приросте формируется уже по 3 почки возобновления. При переходе апикальной меристемы в генеративное состояние, когда начинает формироваться ось соцветия, силлептически трогаются в рост 1–3 побега на приросте текущего года. Такие побеги всегда сформированы в пазухах разных пар листьев, начиная от 7 листа. На следующий год происходит цветение генеративного побега из апикальной меристемы, и продолжается развитие 2–3 боковых вегетативных побегов, у которых имеется по 2–3 пары сухих прошлогодних листьев в основании и по 6–10 пар зеленых текущего года. Прирост нынешнего года идет со слегка удлиненными междоузлиями в средней части годового прироста, примерно 1 мм на междоузлие и около 3 мм всего, что позволяет боковым побегам отодвинуться от главного. Иногда на прошлогоднем побеге пролептически трогаются в рост почка. Боковые побеги не ветвятся 2–3 года, пока их мощность не возрастет для того, чтобы сформировать новые генеративные побеги. Часть боковых побегов отмирает после 1–2 лет вегетации.

У генеративного побега в основании формируется розетка из 3 пар листьев, удлиненная часть состоит из 5, реже 4 пар листьев, считая прицветную пару. Очень редко розетка генеративного побега может формировать почку возобновления и побег из нее. Обычно попадают генеративные побеги без побегов возобновления, и полностью отмирают после цветения. Почки возобновления начинают рост в год образования или реже на следующий год. Длительно сохраняющихся почек возобновления на корневище не наблюдается. Соцветие цимозное – дихазий, высота в среднем  $14,3 \pm 0,9$  см. Самый развитый цветок верхушечный, число цветков в среднем составляет  $3,5 \pm 0,2$ . Из двух пазушных цветков один в развитии опережает другой. У более развитого цветка в пазухах его двух прицветных листьев может быть еще по одному цветку, часто один из них недоразвит. Заложение и формирование оси соцветия происходит во второй половине вегетационного сезона предыдущего года, а формирование цветков – в текущем году, и, соответственно, цветение происходит поздно – в конце июля – в августе.

Корневище вторично утолщается и сохраняется долго живым. На третий – четвертый год жизни корневище занимает горизонтальное положение, и на нем образуются придаточные корни. Многолетние корни формируются обычно в узлах, где отходят боковые побеги, но не на каждом годичном приросте, а примерно на одном из 3 последовательных. Иногда возможно укоренение без ветвления. Число корней составляет от 2 до 6. Кроме крупных вторично утолщенных корней эпигеогенное корневище имеет мелкие сезонные однолетние корни, ветвящиеся до 3–4 порядка, на концах утолщенные, что

характерно для микоризы. Данные корни вторично не утолщаются и вскоре отмирают. Такие корни позволяют полнее использовать верхний наиболее плодородный слой почвы.

Ксилема первичного корня триархная. В результате вторичного утолщения в корне формируется сплошной цилиндр ксилемы (рис. В). Вторичная ксилема рассеянно-сосудного типа. Кроме сосудов вторичная ксилема содержит мелкие паренхимные клетки со слабо утолщенными оболочками. Волокна в древесине и во флоэме отсутствуют. Кора узкая, ксилема занимает большую часть объема корня. Элементы флоэмы корня и корневища тангентально удлинены (рис.: В). Перидерма светло-коричневого цвета, клетки прямоугольные на поперечном срезе, расположены ровными слоями. Ксилема корневища расположена также в виде сплошного цилиндра, прерываемого лакунами листовых следов и следов боковых побегов (рис. А). При вторичном утолщении лакуны листовых следов не исчезают. Сердцевина в очертании квадратная и состоит из крупных плотно расположенных клеток (рис. А). Флоэма на периферии защищена толстым слоем коричневой перидермы, клетки которой прямоугольные на поперечном срезе, расположены ровными слоями. При вторичном утолщении старая кора лопается и сходит целиком большими участками.

Розеточные листья до 4 см дл., жесткие, игловидные, немного изогнутые, трехгранные в поперечном сечении. В основании влагалище образует полупрозрачные «крылья», состоящие из двух слоев – верхнего и нижнего эпидермиса, которые имеют одревесневшие стенки. По краю расположены одноклеточные одревесневшие шипики (рис. С). Стеблевые листья до 1 см дл. и также имеют «крылья». Клетки эпидермиса прямоугольные, на абаксиальной стороне – с чуть извилистыми стенками без устьиц. На адаксиальной – число устьиц составляет в среднем 210 на 1 мм<sup>2</sup>. Мезофилл изопалисадный: в 2 слоя на адаксиальной стороне из относительно коротких палисад. На абаксиальной – 1 слой столбчатого и 2–3 слоя губчатого мезофилла с мелкими межклетниками, что характерно для ксероморфных листьев (Меле, 1967). Под эпидермисом в мезофилле расположены звездчатые кристаллы оксалата кальция. В листе один крупный биколлатеральный пучок, имеющий с двух сторон склеренхимные обкладки (рис. С). В верхней половине листа, где он немного уплощается, пучок из округлой формы переходит в форму полумесяца. Выше «крыльев» по краю листа для придания жесткости проходит тяж склеренхимных волокон.

Стеблевая часть удлиненного цветоносного побега на поперечном срезе округлая. Толстостенный эпидермис, напоминающий колленхиму, несет редкие трехклеточные волоски. Хлоренхимная первичная кора однослойная, флоэма так же тонкая, 1–2-слойная. Центральный цилиндр узкий, 8–9 клеток

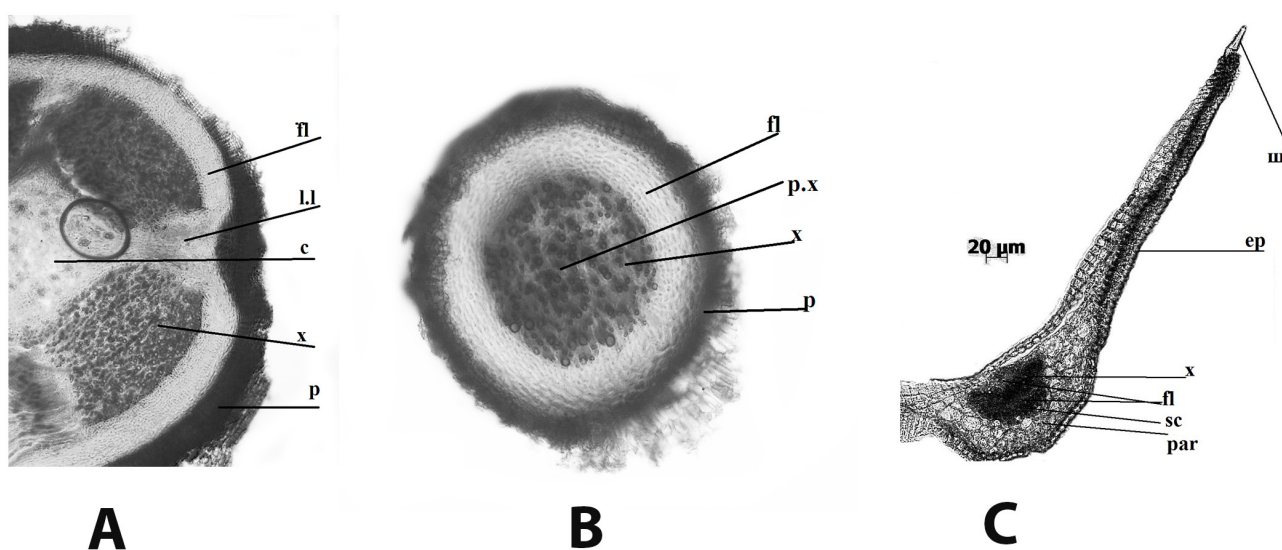


Рис. Анатомическое строение *Eremogone lychnidea* (M. Bieb.) Rupr.

А – поперечный срез корневища; В – поперечный срез корня; С – поперечный срез листа; fl – флоэма, x – ксилема, par – паренхима, ep – эпидермис, с – сердцевина, sc – склеренхима, p – перидерма, l.l – листовый след, ш – шипик.

в толщину из сильно лигнифицированных сосудов с лестничной перфорацией. Широкая сердцевина в центре с большой рексализиженной полостью.

Все изученные высокогорные виды рода *Minuartia* L. имеют черты ксерофитного строения листьев (Любезнова, 2016а, 2016б), но наиболее сильно они выражены у *Minuartia circassica* (Albov) Woronow ex Grossh., также обитающей на альпийских лишайниковых пустошах Кавказа. У *E. lychnidea* и *M. circassica* есть ряд общих черт по сравнению с другими видами *Minuartia*, обитающими в альпийском поясе (Любезнова, 2016а, 2016б). Для них характерны: большая листовая серия в год у вегетативных и генеративных побегов растений, маленький годовой прирост корневища и отсутствие длительно сохраняющихся спящих почек на нем. В пазухе большинства листьев почки даже не дифференцируются, а там, где возникает почка, то она находится в пазухе только одного листа из пары. Само корневище, горизонтально лежащее в подстилке, длительно сохраняется живым и ежегодно утолщается. Также отсутствует механизм заглубления корневища, которое находится на поверхности почвы и прикрыто прошлогодним растительным опадом. Такое положение корневища позволяет ограничить доступ на занятую площадь другим видам с аналогичной жизненной формой. На альпийских лишайниковых пустошах растительный покров не сомкнут, и основная конкуренция между видами происходит в подземной сфере (Состав и структура..., 1986).

Анатомическое строение корня и корневища практически идентично за исключением лакун от листовых следов в ксилеме у *E. lychnidea*, что обусловлено более крупными листьями. Листовые следы, по мере образования вторичного утолщения, не смыкаются, как у видов рода *Minuartia*. Анатомическое строение листа также имеет ряд общих черт, говорящих о ксероморфном строении. В частности, тяжи склеренхимных волокон и одревесневшие шипики по краю листовой пластинки. Также для обоих видов характерны пучки с двойной склеренхимной обкладкой, утолщенный, местами одревесневший, эпидермис, мелкоклеточная столбчатая хлоренхима и маленькие межклеточные полости в губчатой хлоренхиме.

**Благодарности.** Работа выполнена в рамках темы с регистрационным номером ААА-А-А16-116021660105-3.

#### ЛИТЕРАТУРА

Любезнова Н. В. Особенности морфологического строения генеративных особей *Androsace albana* Stev. // Фундаментальные и прикладные научные исследования. Сборник статей Международной научно-практической конференции, г. Уфа, 2015. – Т. 3. – С. 72–77.

Любезнова Н. В. Особенности морфологии и анатомического строения *Minuartia aizoides* (Boiss.) Bornm. и *Minuartia imbricata* (M. Bieb.) Woronow. // Новая наука: от идеи к результату, 2016а. – Т. 72, № 3–2. – С. 3–7.

Любезнова Н. В. Особенности морфологического и анатомического строения *Minuartia circassica* (Albov) Woronow ex Grossh. и *Minuartia oreina* (Mattf.) Schischkin, возникшие в разных сообществах альпийского пояса Северо-Западного Кавказа // Сб. науч. статей по материалам XV Междун. науч.-практ. конф. «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 23–26 мая 2016 г.). – Барнаул, 2016б. – С. 221–225.

Меле Л. С. Анатомическое строение листьев некоторых луговых растений Восточного Памира // Растительность и растениеводческое освоение Памира. – Душанбе: Из-во «Дониш», 1967. – С. 214–242.

Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. – М.: Изд-во Московского ун-та, 1986. – 88 с.

Шишкин Б. К., Кнорринг О. Э. Род *Arenaria* L. // Флора СССР. – М.-Л.: Из-во АН СССР, 1936. – Т. 6. – С. 517–539.