

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В.Ломоносова
Биологический факультет

**МОРФОЛОГИЯ И ЭКОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ
УСМАНСКОГО БОРА
(ВОРОНЕЖСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

сборник научных работ, выполненных
студентами Биологического факультета МГУ
на летней учебной практике по ботанике на базе
Биологического учебно-научного центра «Веневитиново»
Воронежского государственного университета

Москва – 2010

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ:

А.С. Беэр, С.Р. Майоров, М.С. Нуралиев, С.Е. Петрова,
М.Е. Площинская, М.В. Ремизова, Д.Д. Соколов

Составление и верстка: М.В. Ремизова

Рецензент: И.А. Шанцер

Морфология и экология растений Усманского бора (Воронежская область): сборник научных работ, выполненных студентами Биологического факультета МГУ на летней учебной практике по ботанике на базе Биологического учебно-научного центра «Веневитиново» Воронежского государственного университета / под ред. А.С. Беэра, С.Р. Майорова, М.С. Нуралиева, С.Е. Петровой, М.Е. Площинской, М.В. Ремизовой, Д.Д. Соколова – М.: МАКС Пресс, 2010. – 144 с.

Печатается по постановлению Ученого совета Биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
<i>А. Бадикова, А. Кокорин. Сравнительное изучение осок ранней (Carex praecox) и колхидской (C. colchica)</i>	6
<i>В.О. Баркалова. Многообразие трихом и других эпидермальных структур растений семейства Cruciferae (Крестоцветные) и их таксономическое значение</i>	10
<i>Д.С. Бахтурина, И.А. Филькин, С.М. Цуриков. Уточнение видового состава рода Myriophyllum в окрестностях СОК «Веневитиново»</i>	19
<i>Е.Ю. Виноградова, Е.А. Ершова. Биология цветения пузырчатки обыкновенной (Utricularia vulgaris L.)</i>	28
<i>Ю.В. Деарт, Д.А. Шипилина. Строение проводящей системы проростка Липы мелколистной (Tilia cordata Mill.)</i>	33
<i>А.С. Зеленев, А.С. Полыгалов. Особенности репродуктивной сферы Chaerophyllum prescottii DC. (Apiaceae)</i>	37
<i>М.С. Капцова, З.Н. Винокурова, О.В. Воробьева. Изучение полового состава и полиморфизма особей в популяции Arenaria longifolia Vieb.</i>	48
<i>К.В. Котельникова, Д.Ю. Третьякова. Анатомия и морфология побега Symphytum officinale L. (Boraginaceae)</i>	55
<i>А.Ю. Красненко, Д.А. Плахина. Изучение анатомии стебля липы мелколистной - Tilia cordata Mill. (Tiliaceae)</i>	66
<i>К.Г. Кузнецова, В.С. Мухина. Сравнительно-морфологическое исследование представителей рода Scutellaria (Labiatae) в окрестностях биостанции «Веневитиново»</i>	76
<i>А.А. Лисенкова, М.И. Яворская. Полиморфизм цветков Juncus bufonius в окрестностях биостанции «Веневитиново»</i>	83
<i>М.В. Мардашова, А.А. Иващенко. Исследование побеговых систем и периодичности ветвления у некоторых представителей порядка Alismatales (Частухоцветные)</i>	91
<i>Е.Д. Милькова, К.Т. Фарукишина. Изучение морфологической изменчивости Ranunculus repens L. (Ranunculaceae) и ее связи с кариотипом</i>	101

<i>О.В. Мосунова, А.М. Соколова, А.Е. Талипова.</i> Биология цветения некоторых представителей семейства Asteraceae	107
<i>М.С. Нуралиев, О.Л. Кардымон, А.А. Макарова, А.Л. Сенчукова, В.В. Чижикова.</i> Опушение листьев <i>Artemisia campestris</i> как определительный признак и причины его variability	112
<i>М.П. Райгородская, В.А. Кудрявцева.</i> Изучение структуры побега копытня европейского (<i>Asarum europaeum</i> L.)	121
<i>Ан.Н. Семёнов, М.И. Лейзерович, М.В. Самсонова, Ал.Н. Семёнов.</i> Репродуктивная биология любки двулистной (<i>Platanthera bifolia</i> (L.) Rich.)	126
<i>А.А. Шанина, Л.С. Моисеенко.</i> Сравнение флоры высших водных растений трех участков реки Усманка в районе УНЦ «Веневитиново»	136

ПРЕДИСЛОВИЕ

Начиная с 2006 года, студенты 1 курса зоолого-ботанического отделения Биологического факультета МГУ проходят летнюю учебную практику по ботанике (высшие растения) и энтомологии на базе биостанции «Веневитиново» Воронежского государственного университета, которая находится в Новоусманском районе Воронежской области. Организация этой практики стала возможной благодаря инициативе директора Биологического учебно-научного центра «Веневитиново» ВГУ проф. Н.И. Простакова и директора Звенигородской биостанции Биологического факультета МГУ проф. В.М. Гаврилова, большой организационной работе начальника практики с.н.с. А.В. Щербакова и заинтересованной поддержке руководства Биологического факультета МГУ, Воронежского государственного университета и спортивно-оздоровительного комплекса «Веневитиново» ВГУ.

В ходе практики по высшим растениям студенты МГУ выполняют самостоятельные научные работы. Они позволяют студентам лучше ориентироваться в проблематике научных исследований в области ботаники. Большинство студентов подходят к выполнению самостоятельных работ с большим интересом. Некоторые из них с удивлением узнают, что в современной ботанике остались нерешенные вопросы, которые можно начать исследовать непосредственно на материале из окрестностей базы летней практики. Высшие растения – один из удобных объектов таких исследований, поскольку некоторые темы работ не требуют сложной экспериментальной базы, но в то же время позволяют получить интересные для «большой науки» сведения. Для многих студентов самостоятельные работы по высшим растениям – это первые в собственном смысле слова научные исследования. Естественно, самостоятельные научные работы студентов на всех этапах – от выбора темы до оформления результатов – проходят в тесном контакте с преподавателем.

Предлагаемый читателю сборник составлен из материалов некоторых научных работ студентов, выполненных на биостанции «Веневитиново» в разные годы. Хотя авторы представляют здесь свои первые шаги в науке (причем многие из них в дальнейшем не будут специализироваться в области ботаники) и по понятным причинам они не имели возможности учесть многие важные научные публикации, хочется верить, что эти работы будут интересны широкому кругу ботаников и внесут вклад в изучение природы Усманского бора.

Заведующий кафедрой высших растений
Биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова
доктор биологических наук
А.К.Тимонин

СРАВНИТЕЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ОСОК РАННЕЙ (*CAREX PRAECOX*) И КОЛХИДСКОЙ (*C. COLCHICA*)

А. Бадикова, А. Кокорин

Научный руководитель: С.Р. Майоров

Работа выполнена в 2007 году.

ВВЕДЕНИЕ

Определение видов осок в полевых условиях нередко вызывает затруднения. Это связано как с технической сложностью изучения морфологических признаков, так и со значительным сходством в строении близких видов. В Усманском бору такими сложными для определения являются осока ранняя (*Carex praecox* Schreb.) и осока колхидская (*C. colchica* J. Gay). Это обильные виды, нередко образующие значительные заросли. Их надежное определение основано прежде всего на строении зрелых мешочков, что затрудняет определение вегетирующих растений. Поэтому мы решили проанализировать известные диагностические признаки для изучения их надежности и попытаться найти новые отличия этих видов.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проведен в июне 2007 г. на территории, примыкающей к биостанции Веневитиново, то есть примерно в 7,5 км севернее ж.-д. платформы Дубовка, Новоусманского р-на Воронежской обл. Собрано по 30 растений *C. praecox* и *C. colchica* в различных условиях обитания. Для изучения строения системы корневищ были выкопаны достаточно длинные отрезки корневищ. Анатомические и морфологические признаки изучены с использованием световых микроскопов, измерения проведены с помощью окуляр-микрометра. Срезы изготавливали опасной бритвой с последующей обработкой флороглюцином с соляной кислотой. Для последующего сравнения препараты фотографировали компактной цифровой фотокамерой SONY DSC-P77 с разрешением матрицы 4,1 Мрх.

Для сравнения выбраны следующие группы признаков:

1) Мешочек - длина, ширина, глубина вырезки носика и его длина, ширина крыла, число жилок на адаксиальной и абаксиальной поверхности, анатомическое строение.

2) Соцветие - число простых колосков в соцветии, положение мешочков в сухом соцветии.

3) Стебель - форма сечения генеративного побега, поверхность стебля под соцветием.

4) Лист - количество чешуевидных и зеленых листьев на генеративном побеге, анатомическое строение листовой пластинки на поперечном срезе.

5) Корневище - количество чешуевидных листьев на горизонтальном участке корневища между генеративными побегами, диаметр корневища, анатомические признаки.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты сравнительно изучения признаков *C. praecox* и *C. colchica* отражены в таблице 1.

Таблица 1. Изменчивость изученных признаков *C. praecox* и *C. colchica*.

признак	<i>C. colchica</i>	<i>C. praecox</i>	диагностическая ценность
число жилок на абаксиальной поверхности мешочка	10–17	6–8	постоянный и надежный признак
число жилок на адаксиальной поверхности	около 10	3–4	постоянный и надежный признак
характер жилок	выступающие	не выступающие	не удобен для диагностики
длина мешочка (мм)	3,75–4,25	2,5–3	надежный диагностический признак
ширина мешочка (мм)	1,3–1,7	0,9–1,3	неудобный признак, зависит от длины мешочка
глубина вырезки носика (мм)	0,3–0,8	0,3–0,8	не является диагностическим
длина носика (мм)	1,2–1,6	0,8–1,25	дополнительный диагностический признак
ширина крыла (мм)	0,2–0,35	0,025–0,075	надежный диагностический признак, но сложен для измерения
край крыла мешочка	с зубчиками	ровный, редко с отдельными зубчиками	признак не постояен, не является диагностическим
количество колосков в соцветии	6–10	3–6	полезен как дополнительный признак

положение мешочков в сухом соцветии	б.ч. растопыренные	обычно прижаты к оси колоска	непостоянен, не является диагностическим
стебель под соцветием	с шипиками или голый	с шипиками	непостоянен, не является диагностическим
число чешуевидных листьев на генеративном побеге	5–8	0–5	важный диагностический признак
число зеленых листьев на генеративном побеге	4–6	3–5	непостоянен, зависит от условий произрастания
число чешуевидных листьев на корневище	4	4	не является диагностическим
поверхность листа	папиллы на адаксиальной поверхности	гладкая, либо редкие папиллы на обеих сторонах	надежный признак, но труден для наблюдения
толщина корневища (мм)	1,8–2,1	≈ 1	дополнительный признак

Срезы корневищ, ортотропных генеративных побегов, листьев, мешочков обнаружили высокое сходство у изученных видов, дополнительные диагностические признаки выявить не удалось. Число проводящих пучков в стебле зависит от диаметра стебля и положения среза на побеге. Форма поперечного сечения зависит от состояния среза: сухие срезы имеют вогнутые грани, влажные - плоские или немного выгнутые.

Наиболее надежным признаком для определения видов является ширина крыла в верхней части мешочка (рис. 1). У *C. praecox* крыло узкое, едва заметное, у *C. colchica* крыло широкое, хорошо заметное, обычно с зубчиками. Для определения растений в цветущем состоянии важным признаком является число чешуевидных листьев на ортотропном генеративном побеге: 0–5 у *C. praecox* и 5–8 у *C. colchica*. Ранее известные морфометрические признаки строения мешочков показали высокую диагностическую ценность.

Отметим, что некоторые растения осоки окрестностей Веневитиново соответствуют описанию *C. colchica* subsp. *ligerica* (J.Gay) T.V.Egorova, то есть у них стебель под соцветием шероховатый

и 10–12 тонких жилок на спинке мешочка. У типового подвида стебель всегда гладкий и хорошо выраженных 13–17 жилок (Егорова, 1999). Для территории бывшего СССР этот подвида указывался Т.В. Егоровой только для Прибалтики. Очевидно, что необходимо изучение географической изменчивости *C. colchica*.

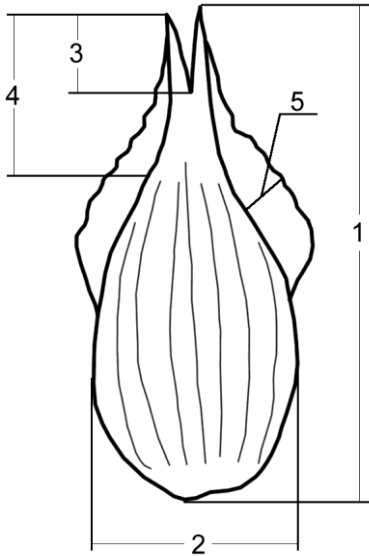


Рис. 1. Схема измерения размеров мешочка осы: 1 – длина мешочка, 2 – ширина мешочка, 3 – глубина вырезки мешочка, 4 – длина носика, 5 – ширина крыла.

В окрестностях Веневитиново обнаружены отличия в экологической приуроченности изученных видов. *C. colchica* обитает только на открытых борových песках, *C. praecox* растет преимущественно на суходольных и пойменных лугах, в том числе и на супесчаных почвах.

ВЫВОДЫ

C. colchica и *C. praecox* хорошо различаются по целому ряду признаков. Наиболее надежными и удобными признаками являются ширина крыла на мешочке и число чешуевидных листьев на генеративном побеге: у *C. colchica* крыло хорошо заметно, шириной 0,2–0,35 мм, чешуевидных листьев 5–8; у *C. praecox* крыло едва выражено, листьев 0–5.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Егорова Т.В. Осоки (*Carex* L.) России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб, Сент-Луис: Санкт-Петербургская ГХФА и Миссурийский ботанический сад, 1999. 772 с.

**МНОГООБРАЗИЕ ТРИХОМ И ДРУГИХ
ЭПИДЕРМАЛЬНЫХ СТРУКТУР РАСТЕНИЙ СЕМЕЙСТВА
CRUCIFERAE (КРЕСТОЦВЕТНЫЕ) И ИХ
ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ**

В.О. Баркалова

Научный руководитель: М.Е. Площинская

Работа выполнена в 2010 году.

ВВЕДЕНИЕ

Растения семейства *Cruciferae* представлены в России примерно 500 видами, из них 100 видов из 49 родов произрастают в Средней полосе. Многие крестоцветные обитают непосредственно в созданных человеком условиях – близ зданий, дорог, на стройках. Велико и их практическое значения – это кормовые и декоративные культуры, их употребляют в пищу и используют для производства сырья. Поэтому задача их определения весьма актуальна как для специалистов, так и для всех людей, интересующихся ботаникой.

Растения данного семейства характеризуются чрезвычайным однообразием общего внешнего вида, вегетативных структур и цветов. Вследствие этого основой определения крестоцветных в литературе являются их плоды. Это делает практически невозможным установление видовой и даже родовой принадлежности у неплодоносящих и нецветущих растений. Именно поэтому в основу данной работы легла идея поиска признаков для альтернативного определения крестоцветных, полностью исключающего генеративные структуры растения. Нам представляется, что такими признаками может стать опушение вегетативных частей растений, так как разнообразие трихом у представителей семейства весьма велико.

ЦЕЛЬ И ЗАДАЧИ

Целью данной работы было установить связь многообразия опушения растений семейства *Cruciferae* с их таксономическим разделением, а также создать ключ для их определения на основе полученных данных.

Для выполнения цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучение представленных в местной флоре видов семейства Cruciferae;
2. Исследование характера опушения, представленного у найденных видов;
3. Выявление типов трихом и других эпидермальных структур;
4. Составление ключа для определения на основе полученных данных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Было исследовано 20 видов крестоцветных, представленных в локальной флоре близ УНЦ Веневитиново и в других характерных биотопах Воронежской области – остепненных лугах и поймах крупных рек (названия растений приведены в соответствии с «Флорой Средней полосы европейской части России» П.Ф. Маевского, 2006):

- *Alliaria petiolata* (Bieb) Cavara et Grande - Чесночница черешковая
- *Alyssum desertorum* Stapf - Бурачок пустынный
- *Arabis glabra* (L.) Bernh. - Резуха гладкая
- *Barbarea arcuata* Reichb. - Сурепица дуговидная, или Сурепка
- *Berteroa incana* (L.) DC. - Икотник серый
- *Bunias orientalis* L. - Свербига восточная
- *Camelina microcarpa* Andrz. - Рыжик мелкоплодный
- *Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. - Пастушья сумка обыкновенная
- *Descurainia sophia* (L.) Webb et Prantl - Дескурайния Софии
- *Erysimum canescens* Roth - Желтушник седеющий
- *Erysimum cheiranthoides* L. - Желтушник лакфиолевый
- *Lepidium densiflorum* Schrad. - Клоповник густоцветковый
- *Raphanus raphanistrum* L. - Редька дикая
- *Raphanus sativus* L. - Редька посевная
- *Rorippa amphibia* (L.) Bess. - Жерушник земноводный
- *Rorippa brachycarpa* (C.A. Mey.) Hayek - Жерушник короткоплодный
- *Sisymbrium altissimum* L. - Гулявник высокий
- *Sisymbrium loeselii* L. - Гулявник Лёзеля
- *Sisymbrium polymorphum* (Murray) Roth - Гулявник изменчивый
- *Velarum officinale* (L.) Reichenb. - Желтец лекарственный

Для каждого вида мы изучили характер опушения различных вегетативных частей растения – стебля в нижней и верхней частях, прикорневых (если имелись) и стеблевых листьев с абаксиальной и адаксиальной сторон. Растения изучали под стереомикроскопом, при необходимости волоски и железки рассматривали под микроскопом.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На основе полученных данных были выделены несколько типов эпидермальных структур (для наименования различных типов трихом частично использованы общепринятые названия, частично предложенные нами).

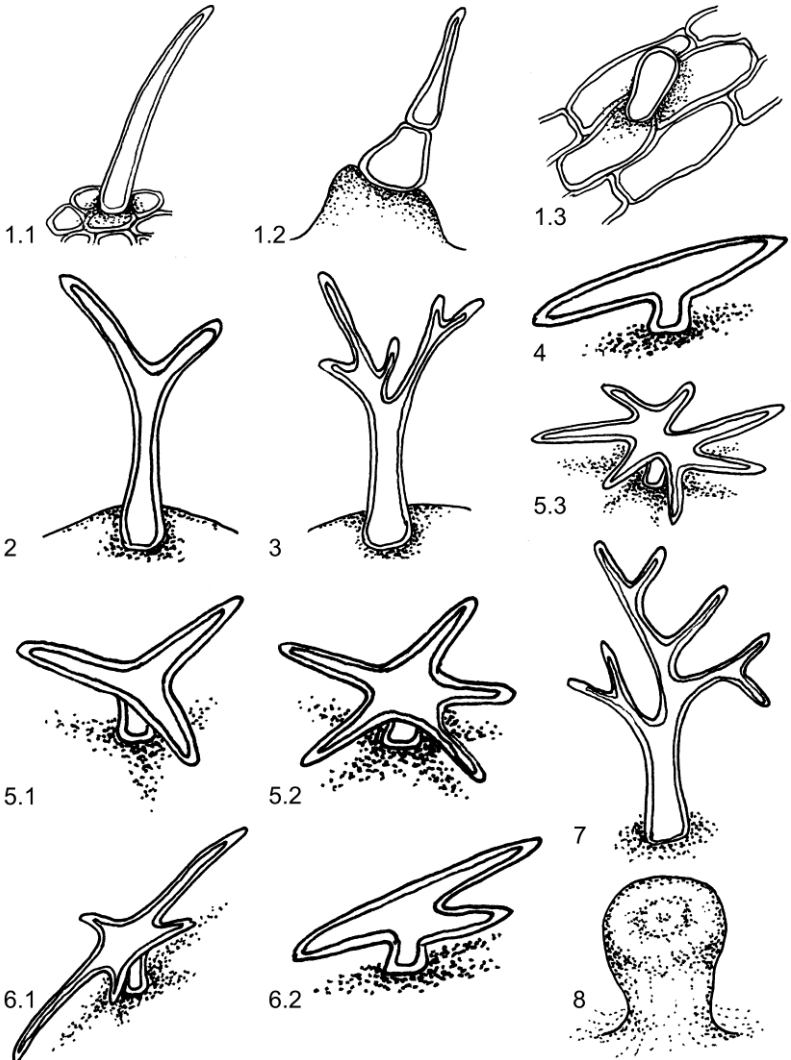


Рис. 1-8. Разнообразие трихом и иных эпидермальных структур у изученных объектов.

I. Трихомы (волоски) – одно- или многоклеточные выросты эпидермы:

1. Простые
 - 1.1. Сидячие (рис. 1.1)
 - 1.2. На эпидермальной подушечке (рис. 1.2)
 - 1.3. Булавовидные (рис. 1.3)
2. Двураздельные (рис. 2)
3. Ветвистые (рис. 3)
4. Т-образные (мальпигиевы) (рис. 4)
5. Округло-звездчатые:
 - 5.1. Малолучевые (лучей меньше 5) (рис 5.1 и 5.2)
 - 5.2. Многолучевые (лучей больше 5) (рис. 5.3)
6. Вытянуто-звездчатые
 - 6.1. Пятилучевые (рис. 6.1)
 - 6.2. Стреловидные (трехлучевые) (рис. 6.2)
7. Древовидные (рис. 7)

II. Железки - структуры, покрытые эпидермой, внутри состоящие из субэпидермальных клеток (среди них – секреторные), и имеющие собственный проводящий пучок:

1. Многоклеточные железистые образования (рис. 8)

Сочетание и распределение по растению данных структур, как выяснилось, является на нашем материале уникальным для вида.

Описание исследованных видов и их опушения

Alliaria petiolata (Чесночница черешковая)

Двулетнее растение до 20-100 см высотой, с чесночным запахом. Молодой стебель имеет сизый налет. Нижние листья на длинных черешках, крупно выемчатые, средние – сердцевидные, верхние – яйцевидно-сердцевидные или треугольные острозубчатые.

Опушение имеется только в нижней части стебля – волоски простые, тонкие и мягкие (рис. 1.1). У листьев опушены такими же волосками только черешки и иногда жилки на нижней стороне. Листовые пластинки голые.

Alyssum desertorum (Бурачок пустынный)

Однолетнее невысокое растение 8-20 см (редко выше), обитатель степей и остепненных мест. Стебель по всей длине покрыт небольшими продолговато-ланцетными листьями. Ветвление преимущественно розеточное.

Стебли и листья с обеих сторон густо покрыты прижатыми многолучевыми округло-звездчатыми волосками (рис. 5.3).

Arabis glabra (Резуха гладкая)

Растение одно-двулетнее, высокое – до полутора метров. Имеется прикорневая розетка из ланцетных выемчато-крупнозубчатых листьев, суженных к основанию в черешок. Стеблевые листья сидячие, яйцевидно-ланцетные, цельные, стреловидные при основании.

Нижняя часть стебля опушена относительно густо простыми волосками (рис. 1.1). В средней и верхней частях стебля – опушение редкое, такое же в месте прикрепления сидячего стеблевого листа, продолжающееся снизу по центральной жилке, листовая пластинка голая. Листья прикорневой розетки опушены дву- и многоветвистыми волосками (рис. 2 и 3).

Barbarea arcuata (Сурепица дуговидная, или Сурепка)

Многолетнее растение 20-70 см высотой. Нижние листья ланцетно-перисторассеченные с крупной овальной конечной долей и 3-4 парами боковых сегментов. Верхние листья цельные, обратно-яйцевидные, зубчатые на конце, сидячие.

Опушение редкое, на стебле главным образом в узлах и на молодых побегах, в междоузлиях сильно разрежено. Листья голые. Волоски простые, слабые, короткие (рис. 1.1).

Berteroa incana (Икотник серый)

Двулетнее растение 25-70 см высотой. Листья по всей длине стебля, ланцетные, острые, с редкими зубцами. Побеги выглядят сероватыми от опушения.

Опушение густое, на стебле и листьях с обеих сторон, состоит из прижатых вытянуто-звездчатых волосков (рис. 6.1).

Bunias orientalis (Свербига восточная)

Дву- и многолетнее растение до 120 см высотой, раскидисто-ветвистое. Нижние листья струговидно-перистораздельные, с крупной треугольной конечной долей, средние листья цельные, зубчатые, с копьевидным основанием, верхние – ланцетные с суженным основанием.

На стебле имеются многоклеточные железистые образования (рис. 8), такие же есть на нижней стороне листа по краю, и на верхней – на центральной жилке. Также на листовой пластинке с обеих сторон имеется смесь простых (рис. 1.1) и двураздельных (рис. 2) волосков.

Camelina microcarpa (Рыжик мелкоплодный)

Однолетнее растение 20-60 см высотой. Стеблевые листья стеблеобъемлющие, с ушками, продолговатые и с острой верхушкой.

Верхняя часть стебля голая, нижняя густо опушена сочетанием простых (рис. 1.1) и двураздельных волосков (рис. 2). Такое же опушение имеют и листья с обеих сторон. По краю листовой пластинки расположены простые жесткие колючкообразные волоски.

Capsella bursa-pastoris (Пастушья сумка обыкновенная)

Однолетнее невысокое растение до полуметра высотой. Прикорневые розеточные листья обычно перистораздельные, с хорошо выраженными черешками, стеблевые листья ланцетные, мелкие, сидячие и стреловидные при основании.

Стебель (разреженно) и листья с обеих сторон (густо) опушены округло-звездчатыми малолучевыми волосками (рис. 5.1 и 5.2). По краю листовой пластинки имеются простые волоски (рис. 1.1).

Descurainia sophia (Дескурайния Софии)

Однолетнее растение до метра высотой. Листья дважды- или триждыперисторассеченные с узкими сегментами.

Стебель по всей длине (преимущественно в верхней части) и листья с обеих сторон густо опушены древовидными волосками (рис. 7).

Erysimum canescens (Желтушник седеющий)

Двулетнее, реже многолетнее растение 20-100 см высотой. Розеточные и стеблевые листья линейные и цельнокрайные, плоские.

Стебель густо опушен T-образными (мальпигиевыми) волосками по всей длине (рис. 4).

Erysimum cheiranthoides (Желтушник лакфиолевый)

Однолетнее или двулетнее растение до 160 см высотой. Листья продолговато-ланцетные, острые и зубчатые.

Опушение стебля включает как T-образные волоски (рис. 4), так и стреловидные (рис. 6.2). Листья с обеих сторон опушены малолучевыми округло-звездчатыми волосками (рис. 5.1 и 5.2).

Lepidium densiflorum (Клоповник густоцветный)

Одно- и двулетнее растение 10-40 см высотой, не имеет неприятного запаха. Стебель ветвится только в верхней части. Нижние листья продолговато-лопатчатые, пальчатые по краю, редко рассеченные, верхние – линейные, цельнокрайные.

Стебель густо опушен мелкими булавовидными волосками (рис. 1.3). Листья опушены очень короткими конусовидными простыми волосками.

Raphanus raphanistrum (Редька дикая)

Однолетнее растение до 70 см высотой. Листовые пластины крупные, лировидно-перистораздельные с обширной конечной долей и небольшими боковыми лопастями.

Стебли опушены редкими простыми волосками на эпидермальных подушках (рис. 1.2), сам волосок состоит из двух и более клеток, он часто изогнут и отклонен вниз. На нижней стороне листьев эти волоски расположены только по жилкам, на верхней, наоборот, по всей листовой пластинке вне жилок.

Raphanus sativus (Редька посевная)

Одно- и двулетнее растение до метра высотой. Нижние листья лировидно-перистораздельные, реже почти цельные. Имеется толстый веретенообразный главный корень.

Стебли опушены редкими простыми волосками на эпидермальных подушках (рис. 1.2), сам волосок короткий, конусовидный и одноклеточный, перпендикулярен стеблю. На нижней стороне листьев эти волоски расположены только по жилкам, на верхней, наоборот, по всей листовой пластинке вне жилок.

Rorippa amphibia (Жерушник земноводный)

Земноводное многолетнее растение с полым, укореняющимся в узлах стеблем. Нижние листья черешковые, цельные или рассеченные, верхние почти сидячие с суженой к основанию пластинкой.

Опушение полностью отсутствует, растение голое в связи с частичным обитанием в водной среде.

Rorippa brachycarpa (Жерушник короткоплодный)

Одно- или двулетнее растение, до 40 см высотой. Стеблевые листья перисторассеченные с продолговато-линейными крупнозубчатыми долями.

Стебель покрыт мелкими папиллообразными эпидермальными выростами, преимущественно в нижней части стебля и в узлах. Листья голые.

Sisymbrium altissimum (Гулявник высокий)

Двулетнее растение 30-100 см высотой. Листья перистораздельные, нижние с широкими долями, средние и верхние – с линейно-ланцетными и линейными.

Стебель опушен длинными простыми волосками (рис. 1.1), в основном в нижней части, в верхней опушение сильно разрежено. Нижние стеблевые листья опушены только с нижней стороны более короткими простыми волосками. Опушение верхних стеблевых листьев очень редкое.

Sisymbrium loeselii (Гулявник Лёзеля)

Однолетнее растение 30-90 см высотой, стебель часто ветвистый в верхней части. Листья зубчатые, с продолговатыми боковыми долями и большой треугольно-ланцетной или копьевидной конечной долей.

Стебель, листья с обеих сторон имеют равномерное и относительно густое опушение из длинных простых сидячих волосков (рис. 1.1).

Sisymbrium polymorphum (Гулявник изменчивый)

Многолетнее растение до 70 см высотой. Верхние стеблевые листья цельные, продолговато-линейные. Нижние листья зубчатые или перисторассеченные, с линейными долями.

Верхняя часть стебля голая, нижняя опушена редкими простыми сидячими волосками (рис. 1.1). Молодые развивающиеся побеги имеют густое опушение.

Velarum officinale (Желтец лекарственный)

Однолетнее растение 25-50 см высотой, с отходящими почти горизонтально боковыми ветвями. Листья струговидно-перисторассеченные, с зубчатыми долями, конечная доля копьевидная. Боковые сегменты листа отходят почти перпендикулярно.

Растение полностью (стебли по всей длине, листья с обеих сторон) густо опушено простыми относительно короткими волосками (рис. 1.1).

На основе полученных данных был составлен ключ.

1. Растение полностью голое в связи с частичным обитанием в воде.....**Rorippa amphibia**
- Растение опушенное.....2
2. Есть многоклеточные железистые образования (на стебле, листьях), листья опушены смесью простых и двураздельных волосков.....**Bunias orientalis**
- Опушение только трихомное, железки отсутствуют.....3
3. В опушении присутствуют в разной степени разветвленные волоски.....4
- Растение опушено только простыми волосками..... 11
4. Все волоски разветвленные.....5
- Наряду с разветвленными имеются простые волоски9
5. На стебле имеются Т-образные (мальпигиевы) волоски.....6
- Т-образных волосков на стебле нет.....7
6. Стебель опушен только прижатыми Т-образными волосками.....**Erysimum canescens**
- На стебле, кроме Т-образных волосков, имеются стреловидные волоски. Листья опушены прижатыми округло-звездчатыми малолучевыми волосками.....**Erysimum hieranthoides**
7. (5) Волоски древовидные, на стебле и листьях с двух сторон.....**Descurainia sophia**
- Волоски в той или иной степени звездчатые.....8
8. Стебель опушен вытянуто-звездчатыми волосками, листья – малолучевыми округло-звездчатыми с примесью вытянуто-звездчатых.....**Berteroa incana**
- Все растение опушено округло-звездчатыми многолучевыми волосками.....**Alyssum desertorum**
9. (4) Волоски звездчатые малолучевые, по краю листовой пластинки – простые волоски.....**Capsella bursa-pastoris**

- Волоски двураздельные или ветвистые, звездчатое опушение отсутствует.....10
10. Опушение нижней части стебля и листьев с двух сторон – смесь простых и двураздельных волосков.....*Camelina microcarpa*
- Опушение стебля и стеблевых листьев – простые сидячие волоски, а прикорневых розеточных листьев – смесь двураздельных и ветвистых волосков.....*Arabis glabra*
11. (3) Волоски на эпидермальных подушечках. На листьях опушение снизу по жилкам, сверху – по всей листовой пластинке вне жилок.....12
- Волоски сидячие, расположение волосков на листьях иное.....13
12. Волоски состоят из 2 или более клеток, длинные, загнуты назад.....*Raphanus raphanistrum*
- Волоски одноклеточные, короткие и конусовидные.....*Raphanus sativus*
13. (11) Волоски очень короткие (длина сравнима с толщиной), папиллообразные.....14
- Волоски длинные (длина во много раз превышает толщину).....15
14. Волоски булавовидные на стебле, заостренные на листьях.....*Lepidium densiflorum*
- Опушение имеется только на стебле в виде мелких папиллообразных эпидермальных выростах, преимущественно в узлах.....*Rorippa brachycarpa*
15. (13) Густое или редкое опушение распределено более или менее равномерно по всему растению.....16
- Опушение имеется только в нижней части растения, на других частях оно отсутствует или редкое.....18
16. Опушение редкое, в основном в узлах, волоски мелкие.....*Barbarea arcuata*
- Опушение густое.....17
17. Волоски длинные (более 2 мм).....*Sisymbrium loeselii*
- Волоски короткие (менее 1 мм).....*Velarum officinale*
18. (15) Опушение нижней части стебля состоит из мягких, часто изогнутых волосков, на листьях – на черешках и центральной жилке снизу.....*Alliaria petiolata*
- Волоски перпендикулярны стеблю, прямые и жесткие.....19
19. Волоски на нижних стеблевых листьях короче волосков на стебле.....*Sisymbrium altissimum*
- Длина волосков везде одинакова, опушение разреженное.....*Sisymbrium polymorphum*

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: КМК, 2006. 600 с.
- Барабаш Г.И., Камаева Г.М., Майоров С.Р., Хлызова Н.Ю. Список сосудистых растений окрестностей учебно-научного центра ВГУ Вeneвeтитиново. М.: Макс Пресс, 2008. 44 с.

**УТОЧНЕНИЕ ВИДОВОГО СОСТАВА РОДА
MYRIOPHYLLUM В ОКРЕСТНОСТЯХ
 СОК «ВЕНЕВИТИНОВО»**

Д.С. Бахтурина, И.А. Филькин, С.М. Цуриков
 Научный руководитель: М.С. Нуралиев
 Работа выполнена в 2010 году.

ВВЕДЕНИЕ

Род *Myriophyllum* относится к цветковым растениям из небольшого семейства Haloragaceae (Saxifragales: APG III, 2009). Другие роды этого семейства обитают преимущественно в южном полушарии, в частности в Австралии (Белавская, 1981). На территории СОК «Венеvитиново», как и по всей России, имеется лишь один род этого семейства – *Myriophyllum*. Его представители имеют длинные (до 1,5 метров) стебли с глубоко рассеченными на нитевидные доли листьями, собранные в мутовки, образуют в воде густое кружево подводных зарослей. Мелкие розоватые или беловатые цветки, опыляющиеся преимущественно ветром, собраны в редкий колос, возвышающийся над водой. Виды урути живут в стоячих или медленно текущих пресных водах и, как исключение, на морских побережьях. Подводные луга из урути играют очень важную роль в жизни водоема. В её зарослях отмечаются большие скопления мелких беспозвоночных животных, которые являются пищей для многих обитателей водоема. Сама же уруть служит кормом для многих растительноядных рыб и птиц (семена), а так же субстратом для метания икры рыбами и убежищем для всего животного населения водоема, особенно для мальков рыб (Белавская, 1981).

Виды рода *Myriophyllum* нередко вызывают сложности с определением, так как отличаются мелкими и не всегда четкими признаками, многие из которых связаны с репродуктивной сферой. В южной части Европейской России обитают два вида этого рода: *M. spicatum* и *M. verticillatum* (Горшкова, 1949), которые не всегда удается надежно разграничить, особенно в вегетативном состоянии.

Таким образом, во многих местообитаниях представители этого рода нуждаются в более тщательном определении. Кроме того, существует необходимость уточнения признаков, разделяющих упомянутые выше виды.

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

Цель работы - уточнить видовой состав рода *Myriophyllum* в реке Усманка в окрестностях СОК «Веневитиново».

Задачи:

- 1) Сравнение приведенных в определителях диагностических признаков *M. spicatum* и *M. verticillatum*.
- 2) Обнаружение и определение представителей рода *Myriophyllum* в окрестностях СОК «Веневитиново».
- 3) Картирование популяций рода *Myriophyllum* на исследуемом участке.
- 4) Установление границ изменчивости некоторых диагностических признаков вида *M. verticillatum*.
- 5) Уточнение значимости приведенных в определителях признаков для разграничения видов *M. spicatum* и *M. verticillatum*.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Согласно списку сосудистых растений окрестностей СОК «Веневитиново», в реке Усманка встречаются следующие виды рода: *Myriophyllum spicatum* L. – **Уруть колосистая** [р. Усманка. Нередко] и *M. verticillatum* L. – **Уруть мутовчатая** [до начала 1990-х гг. небольшая популяция существовала в р. Усманка у базы отдыха «Колос»] (Барабаш и др., 2008).

Полный перечень признаков, по которым, согласно различным определителям, можно разграничить эти два вида, представлен в таблице 1. Одними из наиболее важных признаков являются длина прицветника относительно цветка и его рассечённость. У *M. verticillatum* все прицветники перистораздельные, превышающие цветки или равные им по длине (Федченко, Флеров, 1913; Рычин, 1948; Горшкова, 1949; Станков, Талиев, 1956; Соколовская, 1981; Определитель..., 1987; Гринталь, 1996; Цвелев, 2000; Губанов, 2002; Маевский, 2006). У *M. spicatum* верхние прицветники цельные, короче цветков, нижние — перисторассечённые, длиннее цветков или равные им (Рычин, 1948; Станков, Талиев, 1956; Определитель..., 1987; Губанов, 2002; Маевский, 2006).

Прицветнички у *M. verticillatum* отсутствуют или представлены полупрозрачными бахромчатыми чешуйками (Гринталь, 1996; Маевский, 2006), у *M. spicatum* их 2, цельнокрайних, непрозрачных, в 1,5-4 раза короче прицветника (Маевский, 2006).

Длина растения у *M. verticillatum* 5-50 см, у *M. spicatum* — 40-150 см (Станков, Талиев, 1956).

Число листьев в мутовках у *M. verticillatum* 4-6 (Рычин, 1948; Горшкова, 1949; Станков, Талиев, 1956; Соколовская, 1981; Определитель..., 1987; Гринталь, 1996; Цвелев, 2000; Губанов, 2002; Маевский, 2006), у *M. spicatum* обычно 4, редко — 5 (Федченко, Флеров, 1913; Рычин, 1948; Станков, Талиев, 1956; Определитель..., 1987; Губанов, 2002; Маевский, 2006).

Число пар сегментов на листе у *M. verticillatum* 4-12 (Гринталь, 1996), у *M. spicatum* — 14-24 (Гринталь, 1996; Цвелёв, 2000).

Маленькие чешуйки у основания сегментов листьев имеются у *M. verticillatum*, а у *M. spicatum* их нет (Маевский, 2006).

Таблица 1. Признаки, используемые для разграничения *M. verticillatum* и *M. spicatum*

	<i>M. verticillatum</i> (Уруть мутовчатая)	<i>M. spicatum</i> (Уруть колосистая)
Флора средней полосы европейской части России <i>П.Ф. Маевский</i>	Все прицветники. (даже верхние) перистораздельные, значительно длиннее цветков или равны им. Прицветнички отсутствуют или представлены полупрозрачными розоватыми бахромчатыми чешуйками. Листья в мутовках по 4-6, у основания сегментов листа обычно имеются маленькие розоватые чешуйки, а на сегментах листа - многочисленные железки. Стебель густооблиственный, простой или слабо ветвистый.	Верхние прицветники цельные, короче цветков, нижние - перистораздельные, равные цветкам или немного длиннее их. Прицветничков 2, цельнокрайних, непрозрачных, в 1,5-4 раза короче прицветников. Листья в мутовках по 4 (редко по 5), у основания сегментов листа чешуек обычно нет. Стебель ветвистый, мутовки листьев обычно расставлены.
Определитель растений Мещеры <i>Под ред. В.Н. Тихомирова</i>	Все прицветники перистораздельные, превышающие по длине цветки или равны им. Листья в мутовках по 5-6. Стебель простой или маловетвистый	Верхние прицветники цельные, короче цветков, нижние прицветники перистораздельные, длиннее цветков или равны им. Листья в мутовках обычно по 4. Стебель ветвистый.
Иллюстрированный определитель растений средней России <i>И.А. Губанов и др.</i>	Все прицветники перистораздельные, превышающие по длине цветки или равны им. Листья в мутовках по 5-6. Стебель простой или маловетвистый	Верхние прицветники цельные, короче цветков; нижние прицветники перистораздельные, длиннее цветков или равны им. Листья в мутовках обычно по 4. Стебель ветвистый.
Флора европейской части СССР	Прицветники перисторассеченные, обычно превышающие цветки, редко почти равные им по длине; прицветнички отсутствуют. Лепестки розоватые, в 2 раза длиннее чашечки. Листья в мутовках по 4-6, 2-5 см длиной и 1.5-2 см шириной, с 4-12 парами сегментов. Плоды гладкие, с	Листья с 14-24 парами сегментов, отклоненных под углом около 45°, редко больше; расстояние между основаниями сегментов 1-1.3 мм; в пазухах листьев железки отсутствуют. Стебли зеленоватые, часто с розоватым оттенком. Прицветники пестичных цветков почти равные цветкам. Плоды на спинке мерикарпиев сильно

	закругленной верхушкой.	бугорчатые. Зимующие почки отсутствуют.
Флора СССР	Прицветников у каждого цветка по 1, подобны листьям и все перисто надрезанные, нижние длиннее, верхние равны цветкам; л. По (4) 5–6 в мутовке, 2.5–5 см дл., 2 см шир. С нитевидными дольками 1.3–2.5 мм дл.	Цветки. в мутовках, собранные в колосья 3–8 см длиной, торчащие из воды; тычиночные цветки с лепестками эллиптическими, вогнутыми, в 2–2.5 раза длиннее чашечки.
Определитель высших растений европейской части СССР <i>С.С. Станков, В.И. Талев</i>	Листья в 5–6 членных мутовках; кроющие прицветники гребенчато-надрезанные. Стебли 5–50 см длиной.	Листья в 4-членных мутовках; из кроющих прицветников только нижние гребенчато-надрезанные, верхние же цельные, ромбические, обратноовальные и короче цветков. Стебли 40–150 см длиной.
Определитель высших растений Северо-запада европейской части РСФСР <i>Н.А. Миняев и др.</i>	Прицветники по одному у каждого цветка; листья погруженные, по 5–6 в мутовке.	Соцветие колосовидное, 3–8 см длиной, всегда прямостоячее; все цветки в мутовках.
Определитель сосудистых растений Северо-Западной России <i>Н.Н. Цвелев</i>	Все прицветники перисторассеченные, обычно длиннее цветков, реже почти равные им. Листья в мутовках по (4)5(6), 2–6 см длиной. Плоды гладкие. Прицветнички отсутствуют. Лепестки розоватые.	Листья с 14–24 парами сегментов, отклоненных под углом около 45°; расстояние между основаниями сегментов 0.8–1.3 мм; в пазухах листьев нет железок. Стебли зеленоватые, обычно с розоватым оттенком. Зимующие почки отсутствуют.
Водная флора Европейской России <i>Б.А. Федченко и А.Ф. Флеров</i>	Все прицветники перистораздельные. Листья в мутовках по 5–6.	Колос прямостоячий. Доли листа супротивные. Листья в мутовках по 4. Все цветы в мутовках.
Флора гидрофитов <i>Ю.В. Рычин</i>	Мутовки листьев сближенные, состоящие, как правило, из 5–6 и лишь в редких случаях из 4 гребенчато-перистых листьев, доли их пластинок линейные или щетинковидные. Все прицветники, которые сидят при цветках по 1, как верхние, так и нижние, перистораздельные, по форме схожие со стеблевыми листьями, а по длине не короче цветков. Трубочатый стебель ломкий, простой или маловетвистый. Венчик цветков белый или несколько зеленоватый.	Мутовки широко расставленные, состоящие обыкновенно из 4 гребенчато-перистых с нитевидными или волосовидными долями листьев. Верхние прицветники цельные, очень маленькие, короче цветков, так что верхние цветочные мутовки кажутся лишенными прицветников; только нижние прицветники перистораздельные, схожие по форме с остальными листьями и равны по длине цветкам или немного длиннее их. Обычно прицветников при каждом цветке по 3. Трубочатый стебель более или менее ветвистый, до 150 см длиной. Венчик цветков розоватый
Flora of China	Стебель слегка разветвленный или неразветвленный. Верхние листья перистораздельные. У мужских цветков брактеолы с ланцетными долями. Женские цветки зеленоватые или белые, маленькие. Брактии перистые или отсутствуют.	Стебель неразветвленный. Верхние листья цельные. У мужских цветков брактеолы цельнокрайние. Женские цветки отсутствуют либо маленькие и рано опадающие. Брактии короче цветков или шире своей длины.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала производился с 24 по 27 июня 2010 г. в окрестностях СОК «Веневитиново» (Воронежская область, Новоусманский район). С помощью лодки были собраны представители всех цветущих популяций *Myriophyllum* на протяжении 1 км вверх по течению и 1,5 км вниз по течению р.Усманка от пристани. Общая протяжённость маршрута составила 4,6 км. При обнаружении популяции мы отмечали её координаты и впоследствии наносили их на карту. Из каждой найденной популяции изымались экземпляры *Myriophyllum* и по возвращении в лабораторию подвергались определению.

У каждого экземпляра мы отмечали различные признаки, важные для определения (согласно изученной литературе): длину растения от основания корня до вершины соцветия, длину соцветия, длину листьев и их сегментов, вид прицветника и наличие прицветничков, число листьев в мутовках по всей длине растения и число сегментов на каждом листе, наличие чешуек у основания сегментов, цвет венчика и прицветничков. Полученные данные были проанализированы на предмет пригодности этих признаков для определения видов *Myriophyllum*, а также сопоставлены с приводимыми в литературе границами изменчивости видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В результате исследования было собрано 83 растения из 18 популяций, и все они были определены нами при помощи всех доступных определителей как *Myriophyllum verticillatum*. Ни одного экземпляра *M. spicatum* найдено не было. Все обнаруженные цветущие представители *M. verticillatum* были нанесены на карту (рис. 1).

Опираясь на полученные данные, мы построили диаграммы морфологического разнообразия *M. verticillatum* по основным признакам: длина растения без корня (рис. 2), высота соцветия (рис. 3), число листьев в мутовках (рис. 4), длина листьев (рис. 5) и число пар сегментов в листьях (рис. 6).

Были получены следующие данные по морфологии *M. verticillatum*:

- 1) Длина стебля: 60-135 см.
- 2) Высота соцветия: 2–19 см (в основном – 6-12 см).
- 3) Листья в мутовках по 4–5 (у 44 экземпляров в большинстве мутовок по 5 листьев). На некоторых растениях наблюдалось неодинаковое число листьев в мутовках на протяжении стебля. При этом никакой приуроченности этого признака к основанию или верхушке растения не наблюдалось.
- 4) Длина листьев 1,5–5,5 см.

5) Число сегментов листьев 9-16 (подавляющее большинство – 12–13).

6) Венчик бело-зелёно-розовый.

7) Все прицветники перистораздельные, большие или равные цветкам.

8) Прицветничков два: полупрозрачные с коричневым краем, бахромчатые.

9) На нижней стороне листа у основания сегментов имеются чешуйки.

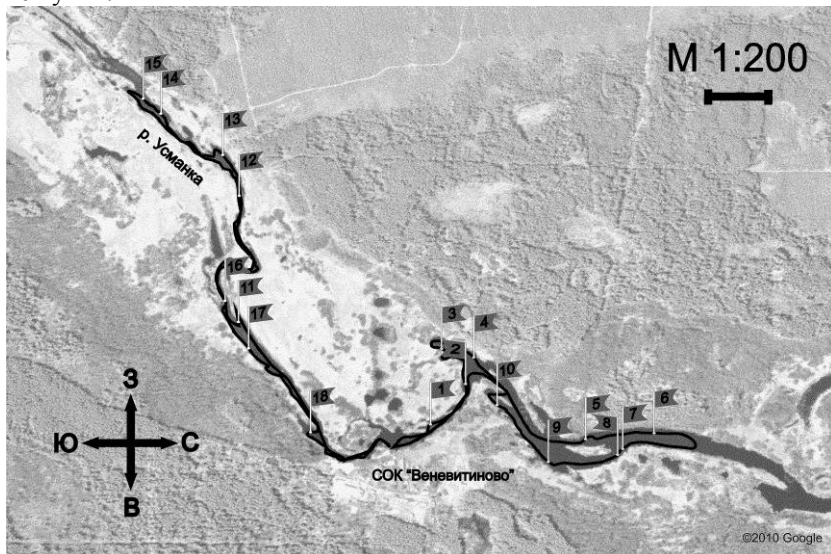


Рис. 1. Схема маршрута исследования.

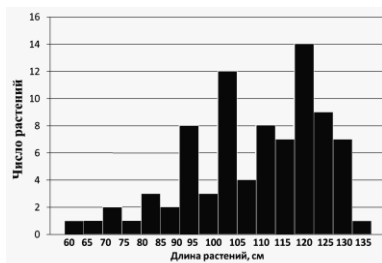


Рис. 2. Диаграмма распределения длины стебля *Myriophyllum verticillatum*.

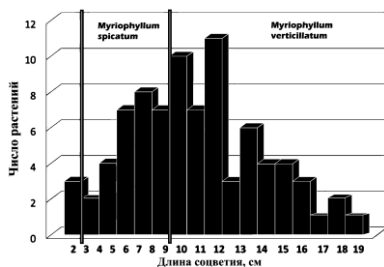


Рис. 3. Диаграмма распределения длины соцветия *M. verticillatum*. Вертикальные полосы показывают длину соцветия, характерную для *M. verticillatum* и *M. spicatum* согласно литературным данным..

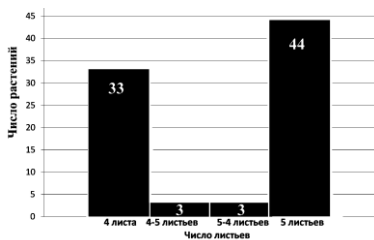


Рис. 4. Диаграмма распределения числа листьев в мутовках *M. verticillatum*. Значения 4-5 и 5-4 означают, что на протяжении стебля растения снизу вверх число листьев в мутовках меняется в соответствующем диапазоне.

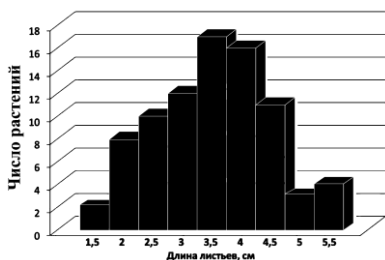


Рис. 5. Диаграмма варьирования длины листа *M. verticillatum*.

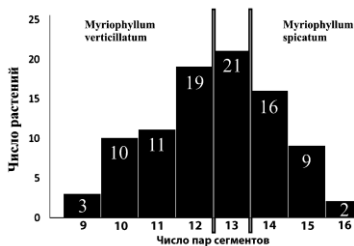


Рис. 6. Диаграмма распределения числа пар сегментов в листьях *M. verticillatum*. Вертикальная полоса обозначает границу между *M. spicatum* и *M. verticillatum* по этому признаку согласно литературным данным.

ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно «Определителю высших растений европейской части СССР» (Станков, Талиев, 1956), длина цветущего растения *M. verticillatum* должна составлять от 5 до 50 см, а *M. spicatum* 40–150 см. Однако за все время исследования мы не встретили ни одного экземпляра *M. verticillatum* длиной менее 60 см (рис 2).

Согласно «Флоре СССР» и «Определителю высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР», длина соцветия *M. spicatum* 3-8 см; в других определителях об этом признаке ничего не сказано. О длине колоса у *M. verticillatum* также не написано ни в одном определителе. По нашим же данным, высота соцветия *M. verticillatum* может быть как больше, так и в пределах указанной в определителях длины соцветия *M. spicatum* – 2–19 см.

Мы выяснили, что число листьев в мутовках растений *M. verticillatum* от 4 до 5. Растений же с 6 листьями найдено не было, в то время как во всех определителях (кроме «Flora of China») число листьев в мутовках, равное 5–6, является одним из основных определительных признаков для *M. verticillatum* (Федченко, Флеров,

1913; Рычин, 1948; Горшкова, 1949; Станков, Талиев, 1956; Соколовская, 1981; Тихомиров, 1986; Гринталь, 1996; Цвелев, 2000; Губанов, 2002; Маевский, 2006).

Длина листьев у *M. verticillatum* — 2(2,5)-5 см (Горшкова, 1949; Гринталь, 1996). По нашим данным, длина листа варьирует чуть больше — 1,5-5 см.

Согласно «Флоре Восточной Европы», а также «Определителю сосудистых растений Северо-Западной России» (Цвелёв, 2000), число пар сегментов в листьях у *M. verticillatum* находится в пределах от 4 до 12, у *M. spicatum* – 14-24. В нашем исследовании изменчивость этого признака у *M. verticillatum* приходилась на 9-16 пар сегментов, то есть по этому признаку изученные нами растения являются промежуточными между *M. verticillatum* и *M. spicatum*.

Интересно заметить, что некоторые признаки касательно одного и того же вида в разных определителях различались. Например, одни авторы приписывают *M. verticillatum* розоватый цвет венчика (Гринталь, 1996; Цвелёв, 2000). Согласно же «Флоре гигрофитов» (Рычин, 1948), лепестки у *M. verticillatum* белые или зелёные, а розовые приписываются *M. spicatum*. На нашем материале цвет венчика при рассмотрении соцветия снизу вверх переходит от зеленоватого к розовому.

Некоторые авторы утверждают, что прицветнички у *M. verticillatum* отсутствуют (Гринталь, 1996; Цвелёв 2000; Маевский, 2006), остальные ничего не говорят о них. В реальности их два: прозрачных, с коричневым краем, бахромчатых.

В итоге, нами составлен список признаков, используемых в определителях, которые по нашим данным не могут быть применены для определения вида, так как их границы сильно вариабельны и могут быть одинаковыми у разных видов:

- 1)Цвет венчика.
- 2)Число листьев в мутовке.
- 3)Длина листьев.

ВЫВОДЫ

1. На территории СОК «Веневетиново» и близлежащих окрестностях в реке Усманка обитает единственный вид рода *Myriophyllum* – *M. verticillatum*.
2. Выявлены границы изменчивости вида по следующим диагностическим признакам: длина растения без корня, высота соцветия, число листьев в мутовках, длина листьев и число пар сегментов в листьях.

3. Среди признаков, используемых в определителях как диагностические для *M. verticillatum*, выделены непригодные для разграничения этого вида с *M. spicatum*: цвет венчика, число листьев в мутовке, длина листьев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барабаш Г.И., Камаева Г.М., Майоров С.Р., Хлызова Н.Ю. Список сосудистых растений окрестностей учебно-научного центра воронежского государственного университета «Веневитиново». Предварительный вариант: Учебное пособие к летней практике по ботанике. М.: МАКС Пресс, 2008. 44 с.
- Белавская А.П. Семейство Haloragaceae // Жизнь растений Т. 5. Ч. 2. М.: Просвещение, 1981. С. 230-231.
- Горшкова С.Г. Halorrhagidaceae // Флора СССР. 1949. Т. 15. С. 662–668.
- Гринталь А.Р. Семейство Haloragaceae // Флора Восточной Европы. Т. 9. СПб.: Мир и семья-95, 1996. С. 322–324.
- Губанов И.А., Киселёва К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Т. 1. Папоротники, хвощи, плауны, голосеменные, покрытосеменные (однодольные). М.: КМК, 2002. 526 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: КМК, 2006. 600 с.
- Определитель растений Мещеры. Часть 2 / Под ред. В.Н. Тихомирова. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1987. 224 с.
- Рычин Ю.В. Флора гигрофитов. М., 1948. 448 с.
- Соколовская А.П. Haloragaceae // Определитель высших растений Северо-Запада европейской части РСФСР (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). 1981. С. 263.
- Станков С.С., Талиев В.И. Определитель высших растений европейской части СССР. 1956. 741 с.
- Федченко Б.А., Флеров А.Ф. Водная флора Европейской России. Изд. 3, испр. и доп. М., 1913. 65 с.
- Цвелев Н.Н. Определитель сосудистых растений Северо-Западной России (Ленинградская, Псковская и Новгородская области). СПб.: Изд-во СПХФА, 2000. 781 с.
- APG III. An update of the Angiosperm Phylogeny Group classification for the orders and families of flowering plants // Bot. J. Linn. Soc. London. 2009. Vol. 161. P. 105–121.
- Jiarui C., Funston A.M. Haloragaceae // Flora of China. Vol. 13. 2007. P. 428–432.

БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ ПУЗЫРЧАТКИ ОБЫКНОВЕННОЙ (*UTRICULARIA VULGARIS* L.)

Е.Ю. Виноградова, Е.А. Ершова

Научный руководитель: М.В. Ремизова

Работа выполнена в 2006 году.

ВВЕДЕНИЕ

Представители семейства Leutibulariaceae (Пузырчатковые) – это многолетние или однолетние травы с очередными или собранными в пучки листьями. Эти растения чаще всего произрастают в воде, на болотах, во влажных местах.

Самый большой род в семействе – *Utricularia* (Пузырчатка) – представлен более чем 200 видами и распространен в основном в восточной части тропической Южной Америки, на севере Центральной Африки, а также в Юго-Восточной Азии и в тропической Австралии (Земскова, 1981). В средней полосе России встречается только 4 вида пузырчатки, среди которых наиболее широко распространена *Utricularia vulgaris* (Пузырчатка обыкновенная) (Маевский, 2006). Это растение с погруженными в воду довольно крупными, многократно перисторассеченными листьями, несущими ловчие пузырьки и с выступающими над водой цветоносами.

Цветки у *U. vulgaris* зигоморфные, обоеполые, собранные в кистевидные соцветия. Ярко окрашенный двугубый венчик с короткой трубкой снабжен при основании шпорцем. Андроцей состоит из двух тычинок с плоскими расширенными нитями, прикрепленными при основании венчика. Гинецей составляют 2 плодолистика; завязь верхняя. Плод – одногнездная коробочка шаровидной формы, вскрывающаяся двумя створками (Земскова, 1981).

Перекрестное опыление у *U. vulgaris* осуществляется насекомыми, которых привлекает нектар, находящийся в шпорце. На вздутии нижней губы желтого венчика находятся оранжевые пятна, являющиеся указателем нектара для насекомых. Это вздутие плотно закрывает вход в цветок и служит местом посадки насекомых. Под тяжестью опылителя нижняя губа отклоняется вниз, а тычинки, плотно прилегающие к верхней губе, касаются головы и спинки насекомого. Если перекрестное опыление не произошло, у *U. vulgaris* наблюдается самоопыление. При самоопылении нижняя лопасть рыльца, нависающая над пыльниками, может заворачиваться таким образом, что поверхность рыльца касается пыльников (Земскова, 1981). Возможно также и вегетативное размножение: каждая часть стебля обладает способностью давать новое растение.

U. vulgaris является одним из немногих представителей тропического рода *Utricularia*, произрастающих в умеренной зоне. Поэтому изучение некоторых аспектов биологии ее цветения представляет большой интерес. Особое внимание мы решили уделить опылению, так как вопрос о составе опылителей этого вида мало освещен в доступной нам литературе.

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

Главной целью нашей работы было прояснение некоторых аспектов биологии цветения *U. vulgaris*. Для этого были поставлены следующие задачи:

1. Провести описание части популяции *U. vulgaris* на болоте, находящемся в 1 км к северу от поселка Маклок.
2. Выяснить эффективность опыления на выбранном участке.
3. Выявить время функционирования отдельного цветка.
4. Провести наблюдения за активностью опылителей в зависимости от времени суток и погодных условий.
5. По возможности произвести отлов опылителей и определить их систематическую принадлежность.
6. Выяснить, насколько распространен у *U. vulgaris* процесс самоопыления.

МЕТОДЫ

Исследования проводили с 23.06.06 по 28.06.06 на болоте, находящемся в 1 км к северу от поселка Маклок.

Из популяции *U. vulgaris* случайным образом было выбрано 200 растений и проведено их полное обследование (подсчитано число цветков, бутонов, завязавшихся и незавязавшихся плодов).

Время функционирования отдельных цветков вычисляли следующим образом: было выбрано 12 растений, за которыми вели наблюдение. Два раза в день проводили их полный осмотр. Полурастущие цветки условно были разделены на 2 категории в зависимости от степени распускания.

Наблюдение за активностью опылителей вели в течение всего светового дня (с 5.00 до 20.00). В ночное время наблюдения не проводили, так как желтый цвет венчика должен привлекать преимущественно дневных насекомых. Опылителем считали насекомое, которое целенаправленно садилось на цветок и задерживалось на нем. Отлов производили в течении четырех дней на двух участках: первый участок был выбран на мелководной зоне около берега (максимальная глубина – 0,4 м); второй несколько глубже (0,8-1,1 м).

Для проверки наличия самоопыления был поставлен следующий опыт: цветоносы пяти растений были заключены в мешочки из прозрачной ткани, и тем самым изолированы от опылителей. Через несколько дней был произведен осмотр этих растений на предмет завязавшихся плодов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Для исследований была выбрана северо-западная краевая часть болота. Благодаря тому, что в этом месте растения *U. vulgaris* произрастают в неодинаковых условиях, были выявлены некоторые закономерности их распространения. В той части краевой зоны, которая довольно густо заросла деревьями и кустарниками, *U. vulgaris* встречается единично. На участке, где непосредственно к воде прилегает зрелый сосновый лес, пузырчатка встречается чаще, но плотность ее распространения также невелика. Это, видимо, связано с тем, что эта часть болота затенена большую часть дня. Наиболее обильна *U. vulgaris* на открытых, хорошо прогреваемых солнцем местах, освещенных на протяжении всего дня.

В результате осмотра 200 растений было выяснено, что соцветия в наблюдаемой популяции *U. vulgaris* состоят из 3-10 цветков. Наиболее часто встречаются 6-7 цветковые экземпляры. Большую часть соцветия на момент наблюдений составляли бутоны и плоды разной фазы зрелости; одновременно были раскрыты не более двух цветков. Анализ молодых коробочек показал, что все они содержат хорошо развитые формирующиеся семена. Это свидетельствует об эффективности опыления.

Изучение динамики цветения *U. vulgaris* показало, что для полного распускания бутона требуется около двух дней. Полностью раскрытый цветок функционирует в течении 2-3 суток (рис. 1). Следовательно, этот промежуток времени является достаточным для того, чтобы плоды успели завязаться. Также мы выяснили, что на цветоносе продолжают формироваться новые бутоны по мере того, как старые цветки отцветают и опускаются под воду.

Наблюдение за активностью опылителей вели, как было сказано выше, с 5.00 до 20.00. Пик активности опылителей наблюдался примерно с 13.00 до 15.00. В остальное время опылители посещали цветки значительно реже. А в промежутках с 5.00 до 9.30 и с 19.00 до 20.00 их не было замечено вообще. Также числа опылителей зависит погодных условий и от места произрастания растений. В солнечную безветренную погоду опылители наиболее многочисленны. При переменной облачности их число резко падает. В пасмурную погоду насекомые практически не посещают цветки.

Зависимость частоты посещений опылителями цветков *U. vulgaris* от места произрастания оказалась довольно интересной. Первый участок наблюдений был расположен непосредственно около берега. Здесь *U. vulgaris* произрастала в окружении *Hydrocharis morsus-ranae* (Водокраса лягушачьего), причем число цветущих растений последнего во много раз превышало число растений цветущей пузырчатки. Число опылителей *U. vulgaris* на этом участке в самое активное время было не более 3-5 насекомых в час. Второй участок был выбран на глубине примерно 1 м. Здесь вокруг *U. vulgaris* почти не было водокраса и других растений с крупными цветками, хотя плотность произрастания пузырчатки на этом участке была не намного выше, чем на первом. В этом месте число посещений насекомыми в пик активности достигало 10 насекомых в час и более. Затененность участка никак не влияла на посещаемость опылителями. Мы предполагаем, что, возможно, *Hydrocharis morsus-ranae* и *U. vulgaris* обладают сходным составом опылителей, и цветки водокраса с его широко раскрытым венчиком опылителей привлекают больше. Это подтверждалось тем, что одни и те же насекомые посещали близко растущие особи обоих видов.

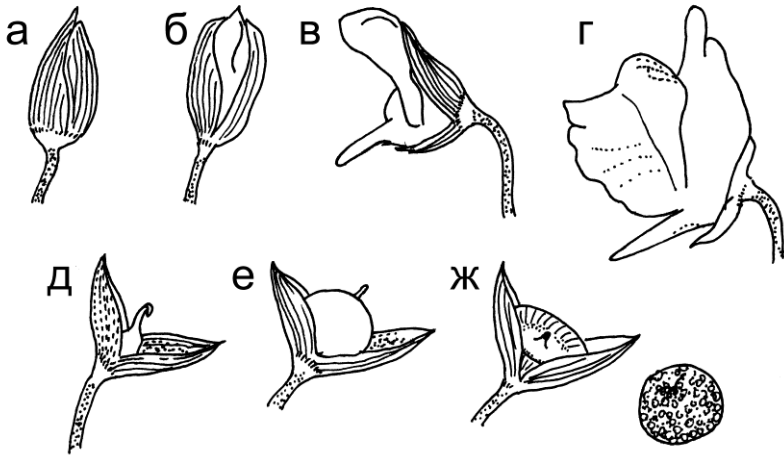


Рис. 1. Стадии развития цветка и плода *Utricularia vulgaris*. А – бутон. Б-В – раскрывающиеся бутоны. Г – раскрывшийся цветок. Д – молодой плод. Е – зрелый плод. Ж – вскрывшийся плод.

Визуально большинство опылителей были определены как Syrphidae. За время наблюдений на цветках было поймано 3 особи насекомых, 2 из которых относятся к семейству Syrphidae и, по нашему

мнению, достоверно являются опылителями. Третье насекомое было определено как представитель надсемейства Proctotrupoidea, либо надсемейства Cynipoidea. Скорее всего, это насекомое попало на цветок случайно – опылителем оно не является. Один раз был отмечен представитель надотряда Apoidea.

Наличие хорошо выраженного шпорца у *U. vulgaris*, скорее всего, предполагает опыление ее насекомыми с длинным хоботком. Видимо, как представитель тропического семейства, пузырчатка не имеет специализированных опылителей в умеренной зоне.

Опыт по определению эффективности самоопыления у *U. vulgaris*, к сожалению, завершился только на одном растении: здесь завязался 1 плод. Следовательно, при отсутствии насекомых-опылителей, у *U. vulgaris* возможно самоопыление.

ВЫВОДЫ

1. Соцветие *U. vulgaris* состоит из 3-10 цветков. Наиболее часто встречаются 6-7 цветковые экземпляры. В соцветии одновременно функционируют не более 2-х цветков, каждый цветок открыт в течение 2-3 суток.
2. Все плоды *U. vulgaris*, произрастающей на исследуемом болоте, содержат семена, что свидетельствует об эффективности опыления.
3. Пик активности насекомых-опылителей приходится на период с 13.00 до 15.00. Число посещений опылителями зависит от погодных условий и условий произрастания растений.
4. Основными опылителями *U. vulgaris* являются представители семейства Syrphidae.
5. При отсутствии насекомых-опылителей *U. vulgaris* способна к самоопылению.

БЛАГОДАРНОСТИ

Мы благодарны И.Г. Довгоброду за помощь в определении насекомых, а также Д.Д. Соколову за внимание к нашей работе.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: КМК, 2006. 600 с.
- Земскова Е.А. Сем. Leutibulariaceae. // Жизнь растений. Т. 5, ч. 2 / под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: «Просвещение», 1981. С. 440-443.

СТРОЕНИЕ ПРОВОДЯЩЕЙ СИСТЕМЫ ПРОРОСТКА ЛИПЫ МЕЛКОЛИСТНОЙ (*TILIA CORDATA* MILL.)

Ю.В. Деарт, Д.А. Шипилина

Научный руководитель: М.В. Ремизова

Работа выполнена в 2006 году.

ВВЕДЕНИЕ

Вопрос о связи между морфологически различными первичными проводящими системами стебля и корня у семенных растений представляет интерес, как с точки зрения онтогенеза, так и филогенеза, и поэтому усиленно обсуждается в ботанической литературе (см. Эсау, 1969; Лотова, 2000).

Наличие существенных различий между проводящими системами стебля и корня обуславливает необходимость существования сложно устроенной переходной зоны. Однако строение проводящей системы переходной зоны изучено лишь на небольшом числе объектов. Нам показалось интересным изучить строение проводящей системы *Tilia cordata* (Липы мелколистной), так как в доступной нам литературе обсуждалось только морфологическое строение ее проростка, а также морфология и анатомия вторично утолщенных побегов (см. Эсау, 1969; Лотова, 2000; Вехов и др., 1980; Лотова, Тимонин, 1989, 1990). Об устройстве же анатомической структуры проростков липы нам не удалось найти каких-либо указаний. Кроме того, по нашим предварительным наблюдениям у проростка липы в некоторых случаях наблюдается очередное (а не супротивное) расположение семядольных листьев, что само по себе представляет некоторый интерес, так как подобное расположение семядолей достаточно редко встречается у двудольных растений, занимающих высокое положение в системе.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Мы изучали проростки *T. cordata* разных возрастов. Для этого от руки изготавливали серии поперечных срезов. Срезы окрашивали с помощью стандартной реакции на одревеснение (флороглюцин, соляная кислота) и помещали их в глицерин. Дальнейшее изучение срезов проростков осуществляли с помощью бинокулярного микроскопа Ломо МБС-1 и микроскопа Ломо МБР-1. Наиболее характерные срезы были зарисованы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Tilia cordata (Липа мелколистная) – крупное (до 20 м), симподиально нарастающее дерево с богато лиственной кроной. Цветение наступает в конце июня – начале июля. Соцветие состоит из 5-10 актиноморфных

цветков. Завязь верхняя одногнёздная с 5-ю семязачатками, из которых лишь один даёт начало семени односемянного нескрывающегося плода. Ножка соцветия с приросшим к ней прицветным листом (крылом) используется для распространения соплодий. Летом следующего года семена прорастают. Для липы характерно надземное прорастание.

У проростка *T. cordata* хорошо выражен главный корень. Семядольные листья молодого проростка пальчатораздельные, что резко отличает их от остальных (цельных с пильчатым краем) листьев растения. В ходе исследования мы обнаружили, что у липы наблюдаются различные варианты расположения семядольных листьев. У части проростков (особенно у самых молодых) семядоли расположены супротивно, у других они смещены друг относительно друга и располагаются очередно, также варьирует и длина черешков семядолей.

В случае очередных семядолей участок стебля от корневой шейки до первого настоящего листа делится на три части: гипокотиль (от корневой шейки до первого семядольного листа), мезокотиль (от первого до второго семядольного листа) и эпикотиль (от второго семядольного до первого настоящего листа). У проростков с супротивным расположением семядольных листьев отсутствует мезокотиль.

Перейдём к описанию полученных срезов. Округлый в поперечном сечении корень в дистальной своей части покрыт ризодермой, в проростальной - экзодермой. Под покровными тканями расположены несколько слоев клеток паренхимы первичной коры. Самый внутренний слой клеток первичной коры представлен эндодермой, боковые стенки клеток которой одревесневают и лигнифицируются. Под эндодермой расположен однослойный перицикл. В центральном цилиндре корня проходят, чередуясь друг с другом, четыре массива ксилемы и четыре массива флоэмы. Таким образом, расположение пучков в первичном корне радиальное и корень имеет тетраархное строение. Протоксилема экзархная, более крупные элементы метаксилемы расположены внутри от протоксилемы ближе к центру корня. Форма отдельных тяжей ксилемы узкотреугольная (рис. 1а).

В силу определенных сложностей при исследовании нам удалось проследить лишь изменение взаимного расположения тяжей ксилемы, поэтому в дальнейшем мы подробнее остановимся на этом. Выше по корню в районе корневой шейки в структуре корня наблюдаются некоторые изменения: узко-треугольные массивы ксилемы становятся широко-треугольными или почти Т-образными (рис 1б). Чуть выше они объединяются в кольцо (рис. 1в). При этом метаксилема начинает

«перемещаться» наружу, разделяясь в каждом массиве на две части, и таким образом оказывается приблизительно на одном уровне с протоксилемой (рис. 1в). Выше кольцевой массив ксилемы начинает разбиваться на восемь приблизительно равных тяжей (рис 1г, д). Каждый из этих тяжей имеет вид запятой. В их широкой части расположена метаксилема, в узкой – протоксилема. Эти тяжи сгруппированы таким образом, что они обращены друг к другу широкими частями.

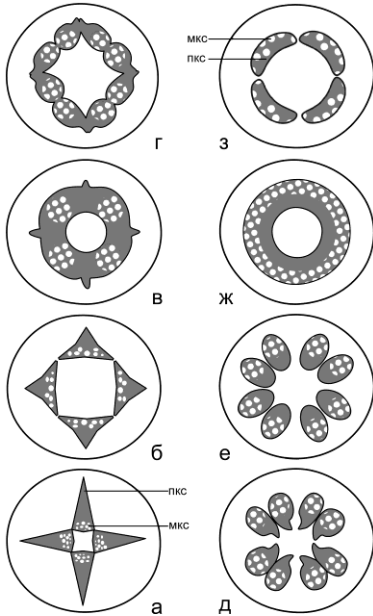


Рис. 1. Переход от радиального пучка корня к коллатеральным пучкам гипокотыля и стебля у проростков *Tilia cordata* (схемы поперечных срезов, показано только очертание массивов первичной ксилемы). А – срез средней части корня. Б и В – срезы в области корневой шейки. Г и Д – срезы нижней части гипокотыля. Е и Ж – срезы средней и верхней части гипокотыля. З – поперечный срез гипокотыля непосредственно под семядолями, пкс – протоксилема, мкс - метаксилема.

Далее вверх по гипокотылю метаксилема окончательно «перемещается» ближе к периферии органа, и протоксилема оказывается расположенной внутри от метаксилемы (рис. 1е). В середине гипокотыля мы наблюдаем восемь отдельных коллатеральных (с наружной флоэмой и внутренней ксилемой) проводящих пучков с эндархной протоксилемой, т.е. имеет место окончательный переход от экзархного к эндархному заложению элементов протоксилемы.

Выше середины гипокотыля пучки сливаются или попарно, образуя четыре крупных пучка, или образуют кольцо, которое затем также разделяется на 4 крупных пучка (рис 1 ж, з). В любом случае непосредственно под семядолями расположены четыре проводящих пучка с эндархной протоксилемой (рис 1 з).

В отхождении семядольных следов реализуются два варианта. При супротивном расположении семядолей два проводящих пучка, расположенных напротив друг друга, начинают одновременное расхождение в разные стороны (рис. 2 а, б). Это следы семядолей. Семядольные узлы однолакунные (и однопучковые). В самом стебле остаются только два пучка, которые вскоре делятся надвое и могут выше по эпикотилу образовать кольцо (рис. 2 в). В случае очередного расположения семядольных листьев мы не наблюдаем одновременного отхождения пучков семядольного следа (рис 2 г-е). После отхождения следа первой семядоли в стебле остаются три проводящих пучка, один из которых в дальнейшем уходит во вторую семядолю. Дальнейшая картина такая же, как и у проростков с супротивными семядолями. Другую картину мы наблюдаем в узле первого настоящего листа (рис 2 ж-и). В отличие от семядольных однолакунных и однопучковых узлов узлы настоящих листьев трёхпучковые трёхлакунные. Кроме семядольных, никакие листья растения не расположены супротивно. В процессе дальнейшего развития стебли и корни подвергаются утолщению, образуя мощные массивы вторичных проводящих тканей.

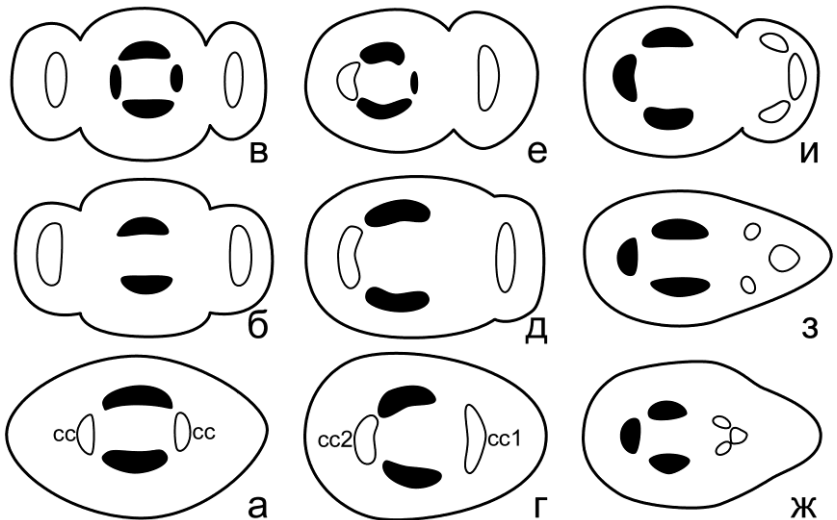


Рис. 2. Схемы строения семядольных узлов и узла первого листа проростка *Tilia cordata*. А-В – семядольный узел проростка с супротивными семядолями (сс – семядольные следы). Г-Е – узел первой семядоли проростка с очередными семядолями (сс1 – след нижней семядоли, сс2 – след верхней семядоли). Ж-И – узел первого настоящего листа проростка (вправо отходят три пучка листового следа).

ВЫВОДЫ

1. Проростки липы мелколистной характеризуются вариабельностью в расположении семядольных листьев.
2. Переход от проводящей системы корня к проводящей системе стебля осуществляется в гипокотиле. При этом наблюдается переход от сложного радиального пучка корня с экзархной протоксилемой к коллатеральным пучкам гипокотиля и стебля с эндархной протоксилемой.
3. Иннервация семядольных листьев отличается от иннервации настоящих фотосинтезирующих листьев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Васильев И.В. Семейство липовые (Tiliaceae). // Жизнь растений. Т. 5, ч. 2 / под ред. А.Л. Тахтаджяна. М.: Просвещение, 1981. с. 117-120.
- Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 526 с.
- Вехов В.Н., Лотова Л.В., Филин В.Р. Практикум по анатомии и морфологии высших растений (вегетативные органы). М.: Изд-во МГУ, 1980. 192 с.
- Лотова Л.В., Тимонин А.К. Сравнительная анатомия высших растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989. 80 с.
- Лотова Л.В., Тимонин А.К. Анатомия стеблей и вторичных проводящих тканей древесных растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1990. 60 с.
- Эзау К. Анатомия растений. М.: Мир, 1969. 564 с.

ОСОБЕННОСТИ РЕПРОДУКТИВНОЙ СФЕРЫ *CHAEROPHYLLUM PRESCOTTII* DC. (APIACEAE)

А.С. Зеленов, А.С. Полыгалов

Научный руководитель: С.Е. Петрова

ВВЕДЕНИЕ

Репродуктивный успех растения зависит в большей мере от морфологии и функциональных характеристик его цветков и соцветий.

Явление андромоноэтии, т.е. формирование двух типов цветков – обоеполых и мужских на одном растении, широко распространено среди представителей семейства зонтичных. Структурные особенности цветков и соцветий, а также закономерности их формирования у андромоноэтичных видов представляют значительный интерес для понимания адаптационных механизмов репродуктивной биологии покрытосеменных растений.

Выбранный для изучения в данном ключе объект – *Chaerophyllum prescottii* DC., широко распространенное на пойменных лугах клубневое малолетнее растение, часто выступающее в роли трудно искореняемого сорняка полей и огородов. В то же время в конце 20 века близко родственный ему вид *Ch. bulbosum* L., подвидом которого часто рассматривают *Ch. prescottii* (*Ch. bulbosum* ssp. *prescottii* (DC.) Nym.), стал активно вводиться в культуру ряда западных стран как альтернативное пищевое неприхотливое для возделывания растение, содержащее в клубнях до 14% крахмала и около 25% сахарозы (Régon, 1990). В связи с этим получение новых данных о фенологии, системе скрещивания, распределении полов и сменной продуктивности *Ch. prescottii* представляет несомненную ценность как для практических целей, так и для решения спорных вопросов систематики близкородственных видов *Chaerophyllum*.

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

Цель данной работы – изучение особенностей репродуктивной сферы андромоноэтичных зонтичных на примере *Ch. prescottii*.

В связи с этим перед нами стояли задачи:

1. Проанализировать распределение типов цветков в зонтиках и зонтичках разных порядков.
2. Проследить динамику раскрытия цветков, в том числе порядок созревания тычинок и этапы функционирования пестика.
3. Подсчитать потенциальную продуктивность у особей с нормальной и пониженной жизнеспособностью.
4. Определить соотношение обоеполых и функционально мужских цветков на растениях разной степени разветвленности.
5. Оценить фертильность пыльцы в функционально мужских и обоеполых цветках.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Было изучено 12 растений *Ch. prescottii* из популяции, расположенной на притеррасной части поймы реки Усманка, в 150 метрах от учебно-научной базы «Веневитиново», из которых два экземпляра наиболее подробно: один (P1) имел 2 порядка ветвления, другой (P2) – 1 (рис. 1). Подсчитывалось число ветвей, зонтиков и зонтичков разных порядков. Измерения линейных размеров особей (всего растения, клубня, отдельных частей цветков) проводили с помощью сантиметровой ленты, линейки и миллиметровой бумаги. Для исследования пола цветков и закономерностей их раскрытия использовали лупу и бинокуляр МБС–1. Определение фертильности пыльцы проводили по стандартной методике с использованием ацетокармина (Барыкина,

2004), результат окрашивания наблюдали под микроскопом МБИ-1. Процент фертильных пыльцевых зерен подсчитывали от общего числа пыльцевых зерен (в нашем исследовании на 300 пыльцевых зерен), наблюдаемых в 3-5 полях зрения.

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ

Ch. prescottii – стеблеклубневой малолетний монокарпик, широко распространенный на территории европейской части России, в Предкавказье, Западной и Восточной Сибири, в Средней Азии и Монголии. Произрастает в пойме рек, на лесных опушках, полях, среди кустарников и вдоль дорог (Флора Вост. Европы, 2004). В первые годы жизни накапливает запасные вещества в клубне, при этом надземная сфера представлена розеточным побегом. Зацветает, как правило, на втором-третьем году жизни, формируя разветвленный полурозеточный побег; после цветения и плодоношения целиком отмирает.

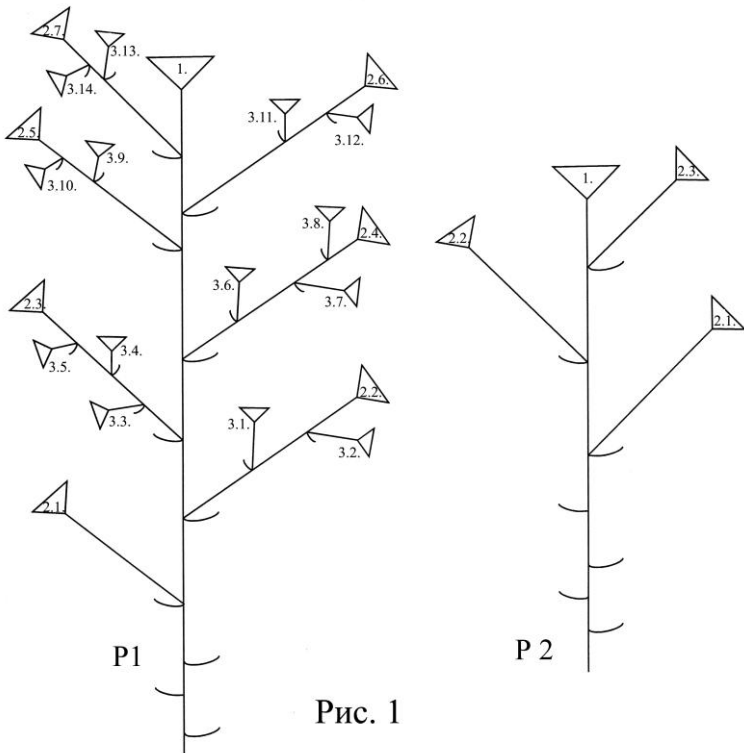


Рис. 1

Рис. 1. Схема соцветия у P1 и P2.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологическая характеристика *Chaerophyllum prescottii*

При выборе для анализа особей с нормальной (P1) и низкой (P2) степенью разветвленности нами было проведено изучение их морфологии.

Таблица 1. Макроструктура P1, P2.

№ растения	Клубень		Высота растения (см)	Число зонтиков	
	Диаметр (см)	Длина (см)		2 порядка	3 порядка
P1	4,8	2,7	150	7	14
P2	1,7	1,5	100	3	0

Для выявления спектра разнообразия размерных характеристик особей *Ch. prescottii*, а также выяснения зависимости архитектоники побега от размера клубня было дополнительно исследовано 10 особей из той же популяции, что P1, P2.

Таблица 2. Макроструктура выборочных особей *Ch. prescottii*.

№ растения	Клубень		Высота растения (см)	Число зонтиков	
	Диаметр (см)	Длина (см)		2 порядка	3 порядка
1	4	3	183	5	-
2	3	3,5	160	5	-
3	2	2,5	140	4	-
4	1,5	3	115	4	3
5	2,5	2,8	130	5	9
6	3	13	147	9	19
7	4	8	173	4	7
8	3	2,8	160	5	10
9	2	1,9	129	6	11
10	2,8	3	128	5	5

По результатам сравнительного изучения размерных характеристик вегетативной сферы и осевых частей соцветия P1 можно охарактеризовать как растение с нормальной жизненностью, P2 – как растение с пониженной жизненностью. Под жизненностью понимают биоэкологическую стойкость особей, их приспособленность к условиям данного экотопу, проявляющуюся в мощности развития (Скользнева и др., 2003).

Измерения растений из выборки показали, что прямой зависимости степени разветвленности и числа зонтиков от величины клубня нет.

Среди изученных нами особей скоррелированным мощным развитием выделялся лишь один экземпляр (№ 6).

Морфологическое строение цветков, особенности их расположения и раскрытия

Соцветие *Ch. prescottii* – метелка из двойных зонтиков. Терминальный зонтик включает 11–14 лучей, зонтики 2 порядка – 11–16 лучей, 3 порядка – 12–14 (табл. 5). Обертка состоит из 1–3 линейных рано опадающих листочков, оберточка – из 5–10 широко ланцетовидных, по краю белопленчатых листочков, равномерно расположенных вокруг зонтика. Зонтики закрытые, в зависимости от их положения в соцветии состоят из 14–27 (28) цветков, среди них обоеполые, включая центральный, в числе 6–19 (24), остальные – функционально мужские. Обоеполые цветки имеют тенденцию располагаться во внешних кругах (1, 2-ом) зонтика, в то время как функционально мужские ближе к центру (рис. 2).

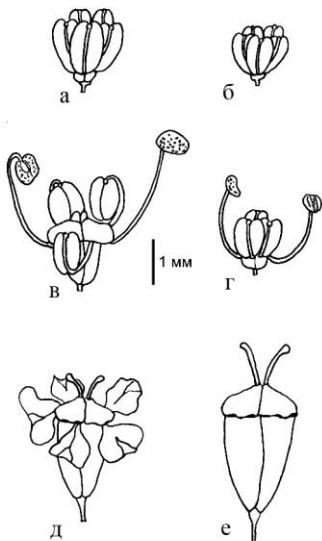


Рис. 2. Строение обоеполых (а, в, д, е) и функционально мужских (б, г) цветков на разных стадиях функционирования: а, б – стадия бутона; в, г – мужская; д – женская; е – начало плодоношения.

Репродуктивные структуры разных порядков ветвления у изученных экземпляров находились на разных стадиях функционирования. Нами было выделено 4 стадии: бутона, мужская, женская и плодоношения. На момент изучения (17 июня 2010 года) терминальный зонтик находился в фазе плодоношения, зонтики 2

порядка только перешли к цветению, цветки зонтиков 3 порядка пребывали в стадии бутонов (рис. 3). Из такого распределения следует, что зонтики зацветают базипетально. Значительная разновременность в развитии цветков, предотвращающая гейтеногамию, наблюдается только между терминальным и зонтиками 2 порядка. Определенная временная изоляция главной репродуктивной структуры растения (терминального зонтика) необходима, чтобы достичь большего процента перекрестного опыления и завязывания генетически обогащенных семян.

Подробное изучение строения зонтичков и динамики распускания цветков (зонтик 2.5) дало следующие результаты (табл. 3). Цветки имеют характерное для большинства представителей семейства строение. Венчик белый, из 5 лепестков с загнутой внутрь верхушкой и выраженным перистым жилкованием. Зубцы чашечки не заметны. Завязь нижняя; подстолбие коническое, по краю волнистое; стилодии в 1,5–2 раза длиннее подстолбия, вверх торчащие, позднее слегка расходящиеся. В функционально мужских цветках завязь и стилодии редуцированы, развито только подстолбие. Тычинки в числе 5, интрорзные.

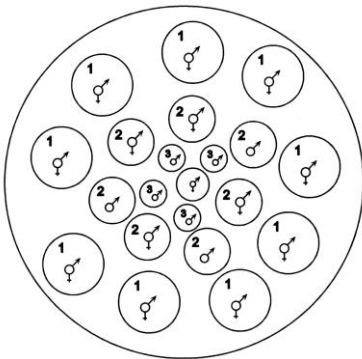


Рис. 3. Схема расположения и распускания цветков в зонтичке.

Как только вскрываются пыльники, на поверхности нектарных дисков как в обоеполых, так и в функционально мужских цветках начинает выделяться нектар. Таким образом, в мужских цветках происходит значительная редукция только завязи и стилодиев пестика, в то время как нектарные подстолбия хорошо развиты и продолжают выполнять функцию привлечения насекомых. Разворачивание и вытягивание тычиночных нитей у цветков разных кругов зонтика идет по очереди: сначала у терминального (всегда обоеполого) и обоеполых цветков наружного – 1 круга (см. схему), затем обоеполых цветков 2

круга, далее у мужских цветков 2 круга и, наконец, у мужских цветков внутреннего – 3 круга. В каждом отдельном цветке первыми начинают раскручиваться тычинки, прилежащие к нектарным дискам с боков, затем – тычинки, располагающиеся между ними. Тычиночные нити разворачиваются попарно, при этом одна из двух нитей немного опережает другую, что в свою очередь оказывает влияние на вскрывание пыльников. Так обеспечивается бесперебойность и пролонгация пыления каждого отдельного цветка. После засыхания пыльников у обоеполых цветков начинается женская стадия развития.

При наблюдаемом порядке созревания тычинок есть вероятность перекрывания женской и мужской фаз в разных кругах зонтика, что может приводить к гейтеногамии. Отмечаемая рядом авторов (Reuther, 2008a) несовместимость пыльцы и рыльца цветков терминального зонтика у ряда представителей семейства зонтичных требует у *Ch. prescottii* отдельного исследования.

Таблица 3. Морфометрия цветков зонтика

Размерные характеристики (мм)	3 круг зонтика		2 круг зонтика		1 круг зонтика	
	Обп.	Муж.	Обп.	Муж.	Обп.	Обп.
Тип цветка						
Большой диаметр нектарных дисков	0,5	0,4	0,5	0,4	1,1	1,3
Высота нектарных дисков	0,3	0,2	0,5	0,3	0,5	0,9
Длина завязи	0,2	0,1	0,9	0,2	1,5	3,1
Ширина завязи	0,3	0,15	0,8	0,2	0,9	1,0
Длина стилодиев	0,05	0	0,1	0	0,6	1,3
Длина пыльника	0,8	0,5	0,9	0,6	0	0
Диаметр цветка	1,5	1,2	3	1,5	3,5	-

Соотношение типов цветков и потенциальная продуктивность

Таблица 4. Соотношение цветков разных типов на P1 и P2.

№ растения	Обоеполые		Мужские		Все цветки	
	Число цветков	% от общего числа	Число цветков	% от общего числа	Общее число	% от общего числа
P1	3568	60,4	2339	39,6	5907	100
P2	440	57,7	322	42,3	762	100

Таблица 5. Соотношение цветков разных типов в зонтиках 1, 2 и 3 порядков у Р1.

№ зонтика	Число зонтичков	Обоеполые		Мужские		Все цветки	
		Число цветков	% от общего числа	Число цветков	% от общего числа	Общее число	% от общего числа
Терминальный зонтик							
1	11	213	99,5	1	0,5	214	100
Зонтики 2 порядка							
2.1	13	139	52,1	128	47,9	267	100
2.2	14	204	71,3	82	28,7	286	100
2.3	16	235	69,3	104	30,7	339	100
2.4	16	233	68,3	108	31,7	341	100
2.5	16	240	71,2	97	28,8	337	100
2.6	15	249	79,3	65	20,7	314	100
2.7	14	235	81,6	53	18,4	288	100
Зонтики 3 порядка							
3.1	13	107	45,0	131	55	238	100
3.2	13	106	42,7	142	57,3	248	100
3.3	13	116	47,3	129	52,7	245	100
3.4	14	124	49,0	129	51	253	100
3.5	12	102	45,9	120	54,1	222	100
3.6	13	125	49,2	129	50,8	254	100
3.7	14	147	52,7	132	47,3	279	100
3.8	13	131	52,6	118	47,4	249	100
3.9	13	145	54,9	119	45,1	264	100
3.10	13	166	63,6	95	36,4	261	100
3.11	13	137	52,9	122	47,1	259	100
3.12	13	130	50,6	127	49,4	257	100
3.13.	13	147	59,0	102	41	249	100
3.14	13	137	56,4	106	43,6	243	100

Таблица 6. Соотношение цветков разных типов в терминальном и ближайшем к нему зонтике 2 порядка у Р2.

№ зонтика	Обоеполые		Мужские		Все цветки	
	Число цветков	% от общего числа	Число цветков	% от общего числа	Общее число	% от общего числа
1	142	100	0	0	142	100
2.3	103	48,8	108	51,2	211	100

У Р1 в зонтиках 2 порядка образуется больше лучей (в среднем 15) и цветков (в среднем 310) по сравнению с зонтиками 3 порядка (13 и 251 соответственно). Однако в связи с многочисленностью зонтиков 3 порядка их потенциальный количественный вклад в репродукцию выше: 3521 цветок, из которых 1820 (52%) обоеполых, тогда как в сумме зонтики 2 порядка дают всего 2172 цветка, из которых 1535 обоеполых (рис. 4).

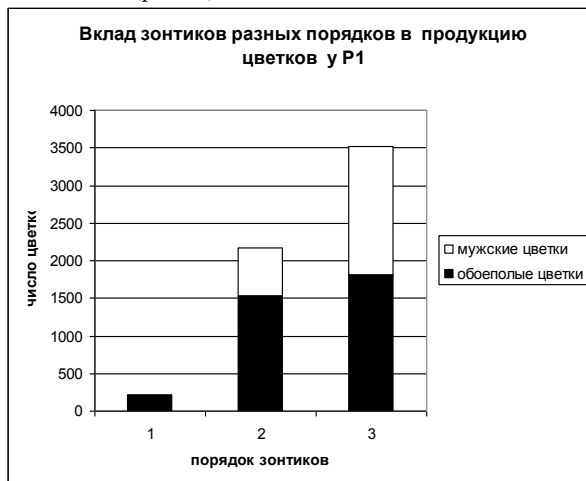


Рис. 4. Вклад зонтиков разных порядков в продукцию цветков у Р1.

Отношение числа обоеполых и функционально мужских цветков на растениях разной степени разветвленности сохраняется и составляет 3:2. Число обоеполых цветков может значительно варьировать: по нашим данным от 142 у растений с пониженной жизненностью при наличии лишь терминального зонтика до 3568 у растений нормальной жизненности с разветвленностью до 3 порядка (табл. 4). Потенциальная семенная продуктивность (число семязачатков, образующихся в расчете на побег или особь, по И.В. Вайнагий (1974)), с учетом состава плода зонтичных из двух односемянных мерикарпиев, может быть от 284 до 7136 соответственно.

С повышением порядка оси уменьшается общее число обоеполых цветков (табл. 5, 6). Такая закономерность свойственна и другим андромоноэтичным видам (Reuther, Classen-Bockhoff, 2008a,b); это, вероятно, связано с ограничением сроков цветения и плодоношения, когда завязать наибольшее количество семян способны лишь терминальный и боковые зонтики 2 порядка, на которые растение и затрачивает максимальное количество ресурсов. На единицу развития

поздних и более многочисленных репродуктивных структур высших порядков приходится меньше энергии, здесь закладывается больше мужских цветков, служащих только донорами пыльцы. Относительное число обоеполых цветков, способных к завязыванию плодов, у изученных растений в терминальных зонтиках около 100 %, в зонтиках 2 порядка их относительное число выше у P1 и составляет около 70%, в то время как у P2 чуть меньше – 50%. Наибольший процент (82%) обоеполых цветков среди зонтиков 2 порядка наблюдается в ближайшем к терминальному, наименьший (52,1%) в самом от него удаленном. Общий потенциальный выход семян оказывается значительно выше у P1, ~ в 8 раз. У менее развитого габитуально P2 слабая разветвленность не компенсируется большим числом обоеполых цветков в боковых зонтиках, их число по сравнению с P1, наоборот, уменьшается.

Фертильность пыльцы

Изучая данный аспект репродуктивной биологии *Chaerophyllum prescottii*, мы сделали предположение, что процент фертильности пыльцы в тычинках обоеполых цветков может отличаться от такового в мужских цветках, в частности, в сторону увеличения стерильности пыльцевых зерен: либо в обоеполых цветках, если имеется тенденция перехода к функционально женскому типу, либо в мужских, если на них происходит общая экономия растением пластических веществ. Анализ проводили на тычинках произвольно выбранных цветков зонтиков 2 и 3 порядков, так как терминальные зонтики находились в фазе плодоношения.

Результаты показали, что фертильность пыльцы обоеполых цветков высокая – 95,7% и практически не отличается от таковой у функционально мужских цветков – 97,3%.

ВЫВОДЫ

1. Разворачивание и вытягивание тычиночных нитей у цветков разных кругов зонтичков 2 порядка идет по очереди. Тычиночные нити разворачиваются попарно, но с незначительным смещением во времени, что обеспечивает бесперебойность и пролонгацию пыления каждого отдельного цветка.
2. Общее число цветков на растении может значительно варьировать в зависимости от степени разветвленности и габитуальных особенностей особей, по нашим результатам от 762 до 5907.
3. Потенциальная продуктивность растения с нормальной жизненностью (P1) составляет 3568 плодов, или 7136 семян, на

- побег и превосходит таковую растения пониженной жизненности (P2) ~ в 8 раз.
4. Соотношение обоеполых и функционально мужских цветков на побег у растений разной жизненности приблизительно одинаково и составляет 3:2.
 5. С повышением порядка зонтика уменьшается число обоеполых цветков, более резко у мало разветвленного растения P2. В терминальных зонтиках обоеполые цветки составляют почти 100%, в зонтиках 2 порядка у P1 их в 2 раза больше, чем мужских, в зонтиках 3 порядка у P1 и 2 порядка у P2 они находятся почти в равном соотношении. При этом слабая разветвленность P2 не компенсируется большим числом обоеполых цветков в боковых зонтиках.
 6. Фертильность пыльцы обоеполых цветков высокая – 95,7% и практически не отличается от таковой у функционально мужских цветков – 97,3%.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Вайнагий И.В. О методике изучения семенной продуктивности растений // Бот. журн. 1974. Т. 59, № 6. С. 826–831.
- Барыкина Р.П. Веселова Т.Д., Девятов А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Основы и методы ботанической микротехники. Справочное руководство. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2004. 312 с.
- Скользнева Л.Н. Кирик А.И., Агафонов В.А.. Популяционная экология растений: практический курс. Воронеж: Изд-во Воронежского гос. ун-та, 2003. 120 с.
- Флора Восточной Европы. Т. 11. М.-СПб.: КМК, 2004. 356 с.
- Péron J.-Y. Tuberous-rooted chervil: a new root vegetable for temperate climates // J. Janick, J.E. Simon (eds.). Advances in new crops. Portland, OR: Timber Press, 1990. P. 422–423.
- Reuther K., Classen-Bockhoff R. Autecological studies in *Daucus carota* L. – architecture, floral biology and breeding system // The programme and proceedings of the 6th International Symposium on Apiales (Moscow, 2008, June 25th–27th). Moscow, 2008a. P. 116–119.
- Reuther K., Classen-Bockhoff R. Diversity and adaptive significance of inflorescence architecture in selected Apiaceae-Apioideae. // The programme and proceedings of the 6th International Symposium on Apiales (Moscow, 2008, June 25th–27th). Moscow, 2008b. P.115.

ИЗУЧЕНИЕ ПОЛОВОГО СОСТАВА И ПОЛИМОРФИЗМА ОСОБЕЙ В ПОПУЛЯЦИИ *ARENARIA LONGIFOLIA* VIEB.

М.С. Капцова, З.Н. Винокурова, О.В. Воробьева

Научный руководитель: А.С. Беэр

Работа выполнена в 2007 году.

ВВЕДЕНИЕ

Семейство Гвоздичные, *Caryophyllaceae*, — одно из наиболее крупных семейств в порядке гвоздичных. В нем насчитывается примерно 80 родов и 2000 видов. Гвоздичные встречаются на всех континентах земного шара, в самых различных местообитаниях. Представители семейства произрастают в тундре, степях, полупустынях и пустынях, среди гвоздичных много лесных и луговых растений.

Подавляющее большинство гвоздичных — однолетние или многолетние травянистые растения. Листья супротивные, редко очередные, простые, цельные, часто узкие — линейные или линейно-ланцетные, снабженные чешуевидными прилистниками или без них.

Цветки актиноморфные, у большинства представителей 5-членные. Чашелистиков 5, свободных, почти свободных или сросшихся в трубку; часто имеются сближенные с чашечкой прицветные листья. Лепестков обычно 5, всегда свободных; у некоторых видов лепестки едва развиты или совсем отсутствуют. Опыление совершается преимущественно насекомыми.

Цветки целого ряда гвоздичных протандричны. Для некоторых гвоздичных характерна **гинодиэция** — женская двудомность (некоторые гвоздики, звездчатки, смолевки) и триэция — трехдомность (отдельные виды мыльнянки и смолевки).

У вида *Arenaria longifolia* Vieb. наблюдается гинодиэция. Мы решили узнать, существуют ли устойчивые различия в строении женских и обоеполых цветков и в их расположении в соцветии, изучить половой состав особей в популяциях центра Европейской России.

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

Цель работы: всестороннее исследование явления гинодиэции у *Arenaria longifolia* Vieb.

Для достижения цели мы поставили перед собой следующие задачи:

1. изучить строение цветков у *Arenaria longifolia* Vieb.;
2. выявить морфологические различия между растениями разного пола;
3. изучить половой состав особей в популяции.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводились с 16 по 19 июня 2006 года в Воронежской области, в трех км юго-восточнее поселка Маклок. В окрестностях биостанции нами было обнаружено 2 популяции *Arenaria longifolia*, обе находятся в средней части правобережной поймы реки Усманка. Первая располагается в 200 м от берега реки на площади около 1600 м² и насчитывает 4286 генеративных побегов. Вторая популяция менее многочисленна, находится в 10 м от берега реки Усманки, на расстоянии 300 м от первой.

Для изучения половой структуры популяции проводился подсчет числа генеративных побегов. В нашей работе обсуждается число и строение именно побегов, а не особей, т.к. *Arenaria longifolia* — длиннокорневищное растение, и изучение особей было затруднено из-за большой протяженности подземных корневищ. Поэтому мы считаем более приемлемым оценивать численность особей в популяции по числу генеративных побегов.

Для изучения морфологических различий между растениями разного пола мы случайным образом выбрали по 120 женских и обоеполых побегов из популяции №1. Для сравнения мы выбрали следующие признаки:

- 1) высота побега;
- 2) число метамеров в зоне торможения и возобновления генеративного побега;
- 3) длина листьев нижнего метамера главной оси соцветия;
- 4) число метамеров главной оси соцветия;
- 5) длина нижнего метамера главной оси соцветия;
- 6) число метамеров на нижней оси соцветия II порядка;
- 7) длина главной оси соцветия.

Затем с помощью программы STATISTICA FOR WINDOWS 6.0 были найдены среднее, минимальное, максимальное значения, вычислен доверительный интервал по каждому из признаков и произведено сравнение полученных данных у разных типов побегов.

Чтобы определить различия в числе цветков разнополых побегов мы случайным образом выбрали по 20 женских и обоеполых побегов и на каждом из них посчитали число цветков.

Для изучения строения завязи в лаборатории с растений были сняты верхушечные цветки. Под биноклем МБС-1 измеряли длину и ширину завязей обоеполых и женских цветков.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Вначале обсудим внешний вид обоеполых и женских цветков *Arenaria longifolia*. Обоеполые цветки немного крупнее, их лепестки открыты

шире. Женские цветки более компактны, их лепестки собраны и широко не открываются. В женских цветках сильно недоразвиты тычинки, имеются лишь их рудименты, тогда как в обоеполых цветках имеются функционирующие тычинки и на первый взгляд, нормально развитая завязь (рис. 1).

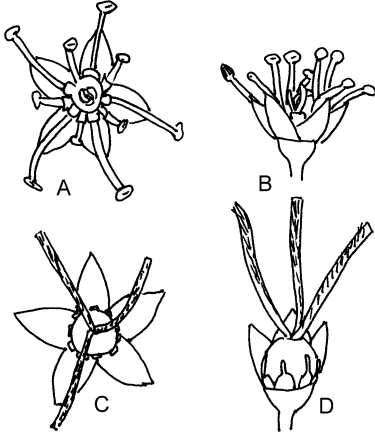


Рис. 1. Внешний вид обоеполого и женского цветков (лепестки удалены). А – обоеполый цветок; вид сверху; В – обоеполый цветок, вид сбоку; С – женский цветок, вид сверху; D – женский цветок, вид сбоку.

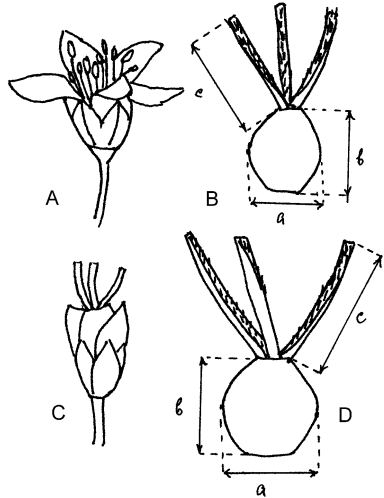


Рис. 2. Внешний вид и отпрепарированная завязь обоеполого и женского цветков. А – общий вид обоеполого цветка; В – его отпрепарированная завязь; С – общий вид женского цветка; D – его отпрепарированная завязь. а – ширина завязи; б – высота завязи; с – длина стилодия.

Изучение строения завязи разнополых цветков показало, что длина стилодиев составляет 5,4 мм у женских и 2,35 мм у обоеполых цветков (рис. 2с), длина завязи — 2,33мм и 1,9 мм (рис. 2б), а ширина завязи — 2,05мм и 1,81мм соответственно (рис. 2а). Таким образом, длина стилодиев у женских цветков больше на 20%, высота завязи — на 21%, ширина завязи — на 11%, чем у обоеполых. Обнаружились различия и во внешнем облике семязачатков. В завязи обоеполых цветков они были сморщенные и значительно мельче, чем в женских.

Всего в первой популяции присутствует 2549 женских и 1747 обоеполых побегов, что составляет 60% и 40% соответственно. На растениях первой популяции женских цветков в общей сложности составило 293517 (63,31%) цветков, обоеполых — 170070 (36,69 %). Общее число цветков равно 463587 (таблица 1). При этом среднее

количество цветков в соцветии женской особи равно 115,15, а у обоеполой — 97,35 (таблица 2, рисунок 3).

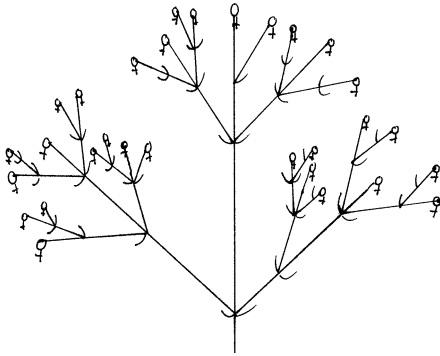


Рис. 4. Схема строения женского соцветия — закрытого тирса.

Во второй популяции наблюдалась сходная картина: 210 женских и 95 обоеполых побегов (69% и 31% соответственно), всего на растениях было выявлено 33430 цветков, из них 24182 женских и 9248 обоеполых. Что составляет 72,34% и 27,66% соответственно.

Рисунок 3. Число цветков в женских и обоеполых соцветиях первой популяции.

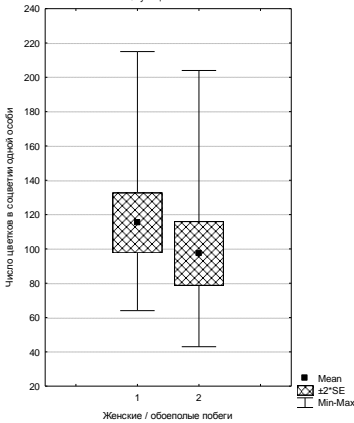


Рис. 3. Число цветков женских и обоеполых цветков в первой популяции

Рисунок 5. Различия в длине листьев нижнего метамера соцветия у женских и обоеполых особей.

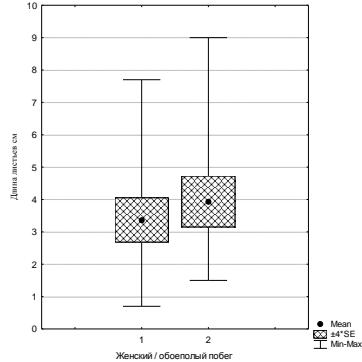


Рис. 5. Различия в длине листьев нижнего метамера соцветиев женских и обоеполых побегов

Проведенное сравнительное изучение морфологии генеративных женских и обоеполых побегов показало принципиальное сходство во внешнем облике генеративных побегов, структуре соцветия, однако выявило количественные различия по некоторым морфологическим признакам между ними (таблица 3). У всех растений генеративные побеги устроены по единому плану. В нижней части присутствует зона

возобновления, выше нее располагается, представленная несколькими метамерами, зона торможения. Соцветие у всех растений — закрытый многочленный тирс или метелка (рис. 4). Длина листьев нижнего метамера главной оси соцветия генеративного побега существенно больше у обоеполюх особей (рис. 5). Число метамеров нижней боковой оси соцветия больше у женских особей (рис. 6). Число метамеров в зоне торможения и возобновления генеративных побегов наоборот больше у обоеполюх растений (рис. 7).

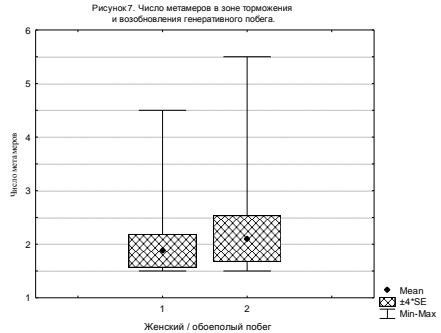
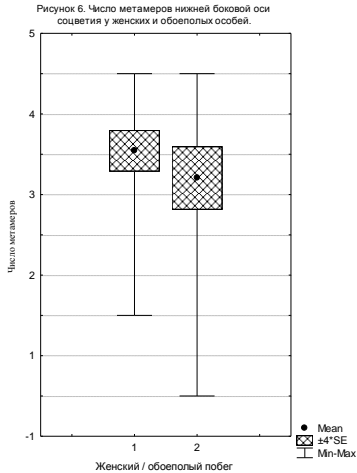


Рис. 6. Число метамеров нижней боковой оси в женских и обоеполюх особей

Рис. 7. Число метамеров в зоне торможения и возобновления генеративного побега.

ОБСУЖДЕНИЕ

Различия в степени раскрытия лепестков могут быть обусловлены тем, что обоеполюм цветкам необходимо распространять пыльцу. Поэтому лепестки обоеполюх цветков широко открыты для контакта пыльников с насекомыми.

Значительные различия в размерах завязей в цветках различных побегов свидетельствуют, возможно, о том, что сначала опыляются женские цветки, и лишь затем обоеполюе. Этим же можно объяснить и различие в размерах семязачатков: обоеполюе цветки, возможно, были еще не оплодотворены.

Однако можно предположить, что завязь и семязачатки обоеполюх цветков так и остаются недоразвитыми (что более вероятно). То есть обоеполюе побеги постепенно становятся мужскими. Расхождение полов должно было произойти сравнительно недавно, что объясняет

наличие у женских цветков недоразвитых тычинок и небольшое различие в морфологии цветков.

Количество женских цветоносов и цветков значительно превосходит количество мужских. Это явление привело нас к следующему выводу: изначально *Arenaria longifolia* имела только обоеполые цветки. Однако в результате влияния каких-то внешних факторов численность популяции резко сократилась. Для восстановления численности потребовалось большее число растений, выполняющих только женскую репродуктивную функцию. К тому же при разделении полов растение получает возможность не тратить энергию на выполнение функции другого пола, т.е. количество заменяется качеством. Также у женских растений наблюдается сокращение вегетативной сферы (длина листьев, число метамеров в зоне торможения и возобновления). С другой стороны, число цветков и метамеров на боковых осях соцветия у них больше. Таким образом, экономия энергии у женских цветков касается и вегетативной сферы, что, по нашему мнению, позволяет увеличивать число цветков и разветвленность побегов.

Можно предположить, что эволюция данного вида приведет к окончательной раздельнополости.

ВЫВОДЫ

1. В цветках женских побегов недоразвиты тычинки, пыльники не функционируют. В обоеполых цветках развиты и функционируют тычинки, однако развитие гинецея несколько подавлено, хуже развиты семязачатки.
2. Исследования строения вегетативных органов показали, что в строении разнополюх побегов существуют различия. У женских побегов меньше длина листьев, число метамеров в зоне торможения и возобновления. Однако число цветков и метамеров на боковых осях соцветия у них больше. По остальным признакам существенных различий не обнаружено.
3. В популяции преобладают побеги с женскими цветками – их 60%, а так же среднее число цветков на них на 8,4% больше, чем на мужских. В женских цветках завязи крупнее, чем в обоеполых.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р.П. и др. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2004. 312 с.
- Гуленкова М.А., Пятунина С.К. Дрема белая // Биологическая флора Московской области. Вып. 13. М.: Полиэкс, 1997. С. 88–96.

Маевский Л.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л.: Колос, 1964. 880 с.

Имс А. Морфология цветковых растений, М.: Мир, 1964. 212 с.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Таблица 1. Половой состав популяций.

	Популяция №1		Популяция №2	
	Число	% от общего числа	Число	% от общего числа
Женские побеги	2549	60%	210	69%
Мужские побеги	1747	40%	95	31%
Всего	4286		305	

Таблица 2. Число цветков в соцветиях в первой популяции. Случайная выборка из популяции, по 20 побегов каждого типа.

	Женские	Обоеполые		
	135	162	88	46
	111	112	138	106
	129	152	105	90
	99	204	168	93
	85	138	64	100
	67	94	79	53
	132	110	106	78
	89	59	188	94
	94	53	107	95
	215	43	Всего	2303
	104	65	Среднее	115,15
			Общее кол-во	4250

Таблица 3. Средние значения параметров.

Параметры	Женские соцветия	Обоеполые соцветия
Высота побега, см	43,5	44,23
Число метамеров в зоне торможения и возобновления генеративного побега	1,4	1,6
Длина листьев нижнего метамера главной оси соцветия, см.	3,37	3,94
Число метамеров главной оси соцветия	4,96	4,93
Длина нижнего междоузлия главной оси соцветия, см	3,04	2,70
Число метамеров на нижней оси соцветия II порядка	3,98	3,87
Длина главной оси соцветия, см	10,18	10,03

АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ ПОБЕГА *SYMPHYTUM OFFICINALE* L. (BORAGINACEAE)

К.В. Котельникова, Д.Ю. Третьякова
 Научный руководитель: М.С. Нуралиев
 Работа выполнена в 2010 году.

ВВЕДЕНИЕ

Все семенные растения являются геммаксилярными, т.е. их боковые побеги развиваются только в пазухах листьев (Лотова, 2000). Однако среди них встречаются растения, у которых побеги при внешнем осмотре оказываются расположенными вне пазухи какого-либо листа. Примерами могут служить все виды семейства *Helwingiaceae* (Грушвицкий, 1981) и некоторые представители рода *Thesium* из семейства *Santalaceae* (Тахтаджян, 1981), у которых соцветия развиваются на листьях. Такие случаи являются примерами гетеротопии — явления, при котором орган развивается в несвойственном для него месте организма. Одним из таких нетипичных растений является *Symphytum officinale* L. На стебле этого растения имеются как пазушные побеги, так и побеги, расположенные (по крайней мере, на первый взгляд) внепазушно, т.е. в основании которых не имеется кроющих листьев, что не укладывается в общепринятую схему.

S. officinale — представитель семейства *Boraginaceae*, растущий на заболоченных лугах, пойменных болотах и берегах рек. Это многолетнее травянистое растение размером 50—120 см с окрашенным в фиолетовый цвет венчиком. Стебель *S. officinale* всегда имеет крылья (Маевский, 2006).

Описанные выше примеры гетеротопии с нарушением геммаксилярности чаще всего объясняются гипотезами сдвигов, которые предполагают прирастание бокового побега вдоль различных структур материнского. Сдвиг может быть как осевым (внепазушный побег прирастает к материнской оси), так и эпифилльным (внепазушный побег сростается с кроющим листом) (Troll, 1937; Шорина, 1988).

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

Цель данной работы - изучить васкулярную анатомию побега и установить природу отклонений от геммаксилярности у *S. officinale*.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить отклонения от типичной схемы ветвления во внешнем строении побега,

2. Восстановить трехмерную структуру проводящей системы стебля *S. officinale*,
3. Поиск подтверждений гипотезы сдвигов в проводящей системе растения.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Для подавляющего большинства семенных растений характерно пазушное ветвление. Образование боковых побегов происходит за счет почек, образующихся в пазухах листьев (Серебрякова, Воронин, 1988). Однако встречаются растения, у которых эта схема нарушается и боковые побеги оказываются (во всяком случае, внешне) вне пазух листьев. Такие аномалии встречаются в различных таксонах. Так, например, у всех видов семейства Helwingiaceae соцветия эпифилльные (расположены на листьях) (Грушвицкий, 1981). Такое же явление характерно и для некоторых представителей рода *Thesium* (Santalaceae) (Тахтаджян, 1981). И.В. Грушвицкий (1981) также указывает на то, что эпифилльные соцветия свойственны преимущественно растениям тропических и субтропических областей. Однако это явление встречается и у растений гораздо более северных широт. Таким примером может служить *Streptopus amplexifolius* (Convallariaceae) (Troll, 1937) — растение, произрастающее в различных местообитаниях, вплоть до тундры (Федченко, 1935). В семействах Boraginaceae и Solanaceae нередки случаи отхождения боковых побегов без видимой связи с кроющим листом (Соколов, Шипунов, 2009). Примерами являются *Anchisa italica*, *Borago officinalis*, *Symphytum officinale* из семейства Boraginaceae, а также *Solanum dulcamara* из семейства Solanaceae (Troll, 1937; Пояркова, 1955; Серебрякова, Воронин, 1988; Соколов, Шипунов, 2009). По мнению Н.И. Шориной (1988), такие сдвиги у *Borago officinalis* являются результатом прирастания цветоножек к составной оси соцветия. Однако в доступной нам литературе этот вопрос не рассматривается с точки зрения особенностей васкулатуры стебля.

Большинство исследований по анатомии и морфологии видов семейства Boraginaceae описывают взаимное расположение тканей побега только в плоскости поперечного сечения, не реконструируя строение васкулатуры вдоль побега (например, Aldridge, 1981; Akcin et al., 2004; Akcin, 2005, 2007; Akcin, Ulu, 2007; Binzet, Orcan, 2009; Akcin, Binzet, 2010). Детальное изучение морфологии представителей рода *Symphytum* проведено Р.П. Барыкиной и В.Ю. Алёнкиным (2008), однако авторы не рассматривали васкулатуру осей соцветия. Об особенностях васкулатуры стебля рода *Symphytum* известно следующее: проводящие пучки коллатеральные и имеют различный размер (Akcin,

2007). W. Troll (1937) упоминает *Symphytum officinale* как один из примеров морфологических отклонений от типичного для семейства строения побега. Согласно Troll, протяженность прирастаний (сдвигов) у этого вида увеличивается к верхушке растения. Соцветия достигают середины междоузлия следующего листа — особенность, видимая при изучении строения апекса. Автор пишет о малоизученности данного вида и ссылается на Schumann, установившего для другого представителя семейства Boraginaceae, *Anchisa italica*, следующие закономерности: почки изначально пазушные и сидят широким основанием на междоузлии. Известно, что для *S. officinale* характерно наличие крыльев, образованных низбегающими основаниями листьев (Соколов, Шипунов, 2009). Однако анатомические подтверждения избегания листьев также не описаны.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Данная работа проводилась на территории СОК «Венивитиново» в период с 22 по 29 июня 2010 г., а также на кафедре высших растений МГУ в сентябре 2010 г. Сбор растений *S. officinale* проводился 22.06.10 и 07.09.10 на левом берегу р. Усманка и в парке «Воробьевы горы» соответственно. Восемь цветущих побегов *S. officinale* было изучено на предмет внешнего строения побеговой системы. Для изучения васкулярной анатомии в каждой точке сбора по одному цветущему побегу *S. officinale* было зафиксировано в 70% этаноле.

Лабораторная часть работы проходила в несколько этапов:

1. Изготовление серий срезов вручную с помощью лезвий.
2. Окраска получившихся срезов при помощи стандартной реакции на одревеснение с использованием флороглюцина и соляной кислоты. После окраски срезы заключали либо в воду, либо в глицерин для длительного хранения.
3. Микроскопирование получившихся препаратов, выборочная зарисовка и фотографирование срезов.
4. Обобщение получившихся схем и создание трехмерной модели васкулатуры стебля.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изучение побеговой системы *S. officinale* показало, что для данного вида характерно наличие от двух до шести осевых сдвигов на каждом растении (рис. 5). Других гетеротопий обнаружено не было. Так, например, на одном из выбранных для анатомирования побегов *S. officinale* находилось 9 листьев и было отмечено 3 осевых сдвига. Другое растение имело 11 листьев и 4 осевых сдвига.

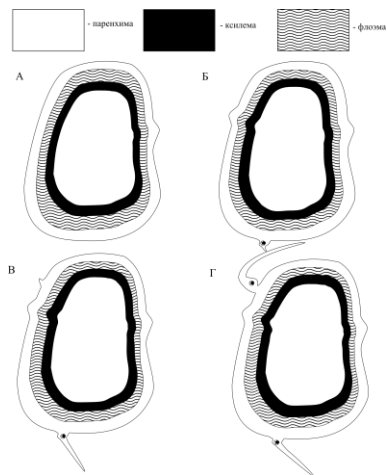


Рис. 1. Поперечные срезы междоузлия *S. officinale* (А — нижний срез серии; Г — верхний срез серии - ближе к узлу).

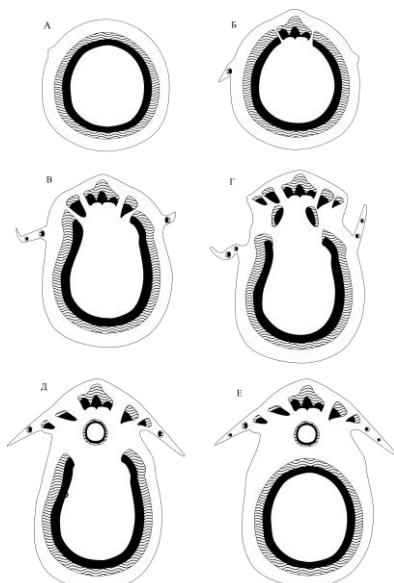


Рис. 2. Поперечные срезы узла *S. officinale* при отсутствии сдвига (А — нижний срез серии; В — верхний срез серии).

S. officinale имеет дихазальное соцветие. Однако схема соцветия не отвечает типичной схеме дихазия. Основное отличие заключается в том, что центральный цветок выглядит несколько смещенным по одной из боковых осей (рис. 7).

Стела стебля в междоузлиях имеет следующее строение (рис. 1): на поперечном срезе она выглядит практически как непрерывное кольцо, состоящее из большого числа коллатеральных проводящих пучков, соединенных между собой одревесневшей паренхимой.

Тип стелы стебля — эустела. На протяжении всего стебля структура кольца проводящих тканей динамична: соседние проводящие пучки могут сливаться на некотором протяжении, и разделяться снова. Четкой картины расположения проводящих пучков, единой в отдельно взятом междоузлии, выделить не удалось. В некоторых междоузлиях имеются сердцевинные полости.

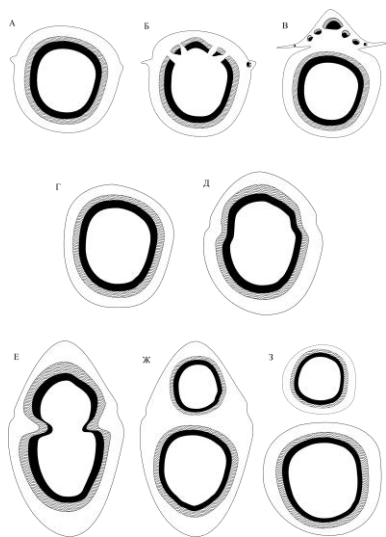


Рис. 3. Поперечные срезы стебля *S. officinale* в зоне сдвига (А — нижний срез серии; З — верхний срез серии).

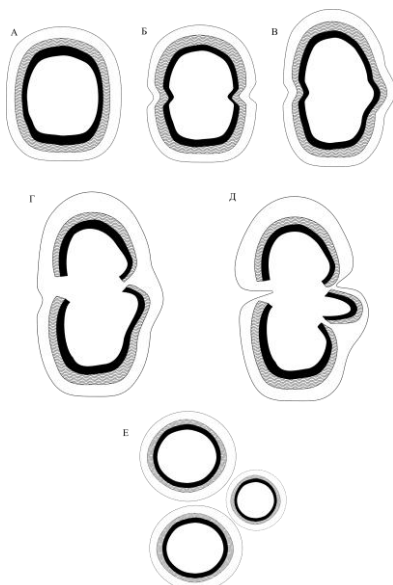


Рис. 4. Поперечные срезы в основании соцветия *S. officinale* (А — нижний срез серии; Е — верхний срез серии).

Обособление пучков листа из стелы стебля происходит с образованием листовой лакуны с пятью листовыми следами (рис. 2, 8).

Отхождение пучков боковых побегов происходит при отсутствии сдвига по следующей схеме: стела материнского побега после отхождения в узле пучков листового следа разделяется на две ветви. Разделение материнской стелы происходит через образование симметрично расположенных лакун. В верхней части узла лакуны исчезают и материнская и дочерняя стелы замыкаются (рис. 2).

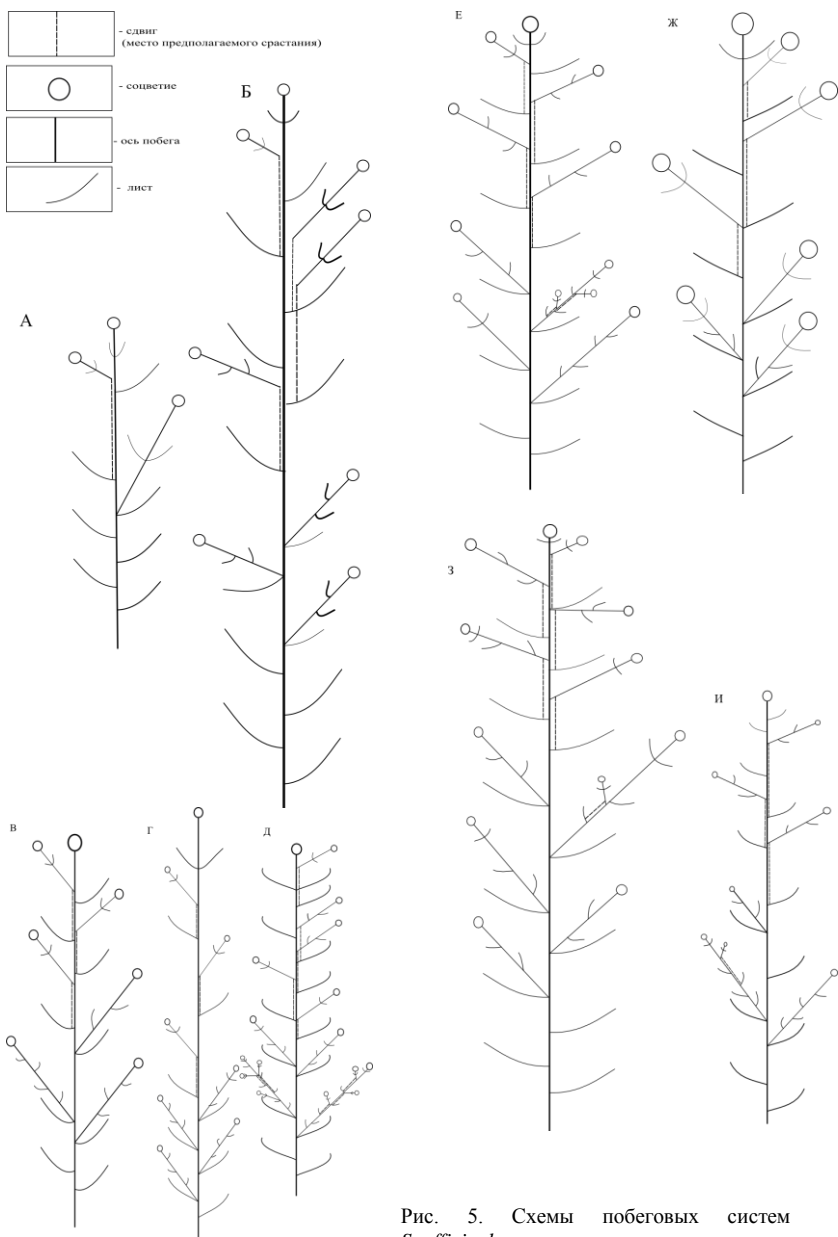
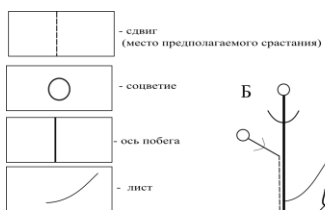


Рис. 5. Схемы побеговых систем *S. officinale*.

В местах сдвигов обнаружено пространственное разделение отхождения пучков листьев и пучков пазушного побега. Отличие от описанного выше случая с отсутствием сдвига состоит в том, что обособление стелы бокового побега от материнской стелы происходит при сдвиге в вышележащем междоузлии, а не в узле. Длина сдвига варьирует от 1/15 до 1/2 междоузлия.

Васкулярная система в соцветии несколько отличается от васкулярной системы стебля. Материнская стела в основании дихазия делится через образование трех ассиметрично расположенных лакун (а не симметрично расположенных, как в стебле) и в результате разделения основной стелы образуется три массива проводящих тканей (рис. 4, 10), отходящие в две боковые оси и терминальный цветок.

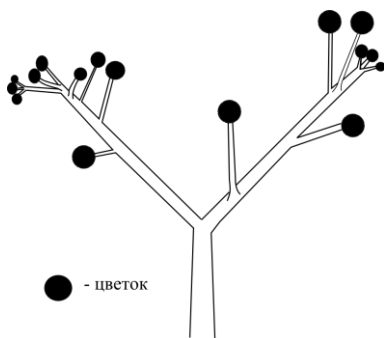
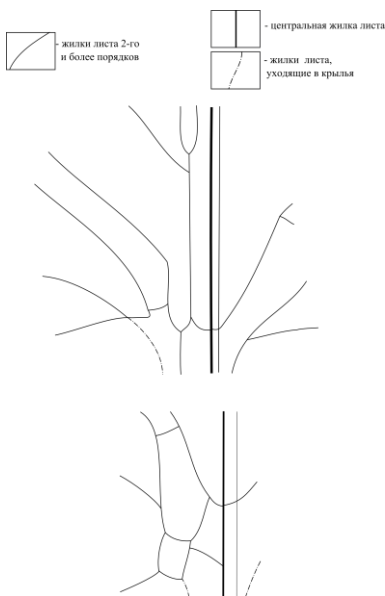


Рис. 6. Фрагмент листовой пластинки *S. officinale* с отходящими крыловыми проводящими пучками.

Рис. 7. Схема соцветия *S. officinale*.

На всем протяжении стебель имеет зеленые крылья, начинающиеся по два у основания каждого листа и избегающие на протяжении одного-двух междоузлий. В них отмечены коллатеральные проводящие пучки. На одном междоузлии может располагаться 1-2 (соответственно на нижних междоузлиях и ближе к соцветиям) пары крыльев. При наличии двух пар крыльев в одном междоузлии одна из них принадлежит листу, отходящему в вышележащем узле, а другая — листу, расположенному выше этого листа (рис. 11). Крылья в парах имеют неравную длину и отличаются на несколько миллиметров.

Установлено, что проводящие пучки, расположенные в крыльях, являются продолжениями проводящих пучков листьев. Некоторые боковые жилки листа 2-4-го порядков не сливаются с центральной жилкой, а идут параллельно ей в крылья (рис. 6). В крыльях проводящие пучки могут ветвиться и сливаться друг с другом. Число параллельно идущих пучков в крыльях варьирует от одного до нескольких (рис. 1-3, 8-10). Толщина проводящих пучков крыльев совпадает с толщиной жилок листьев.

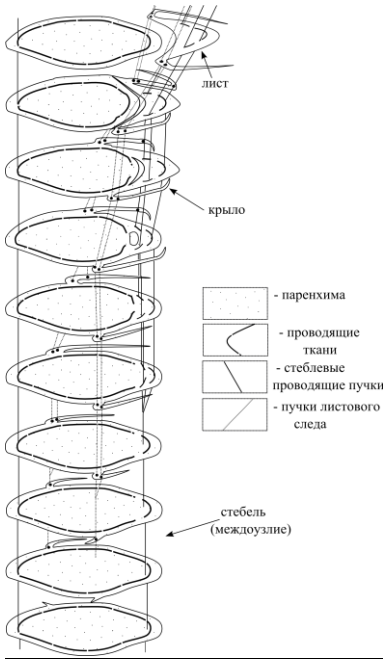
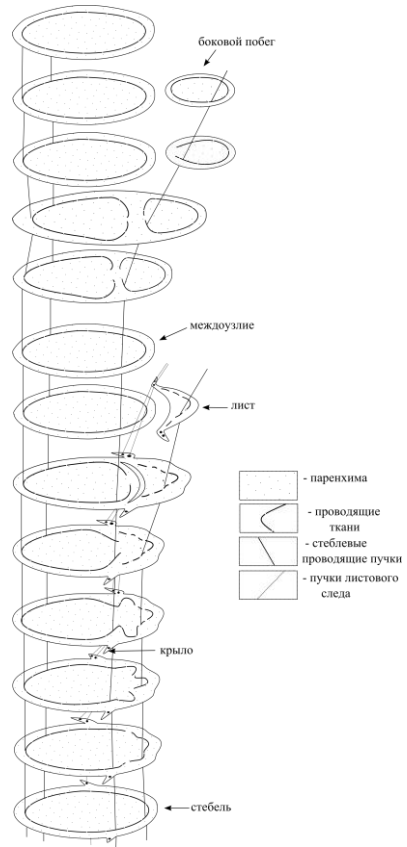


Рис. 8. Реконструкция строения стебля в месте отхождения листа у *S. officinale*.

Рис. 9. Реконструкция строения стебля в месте осевого сдвига у *S. officinale*.



ОБСУЖДЕНИЕ

Число сдвигов увеличивается к верхушке растения. У взрослых растений сдвиги имеются не только на главном побеге, но и на боковых.

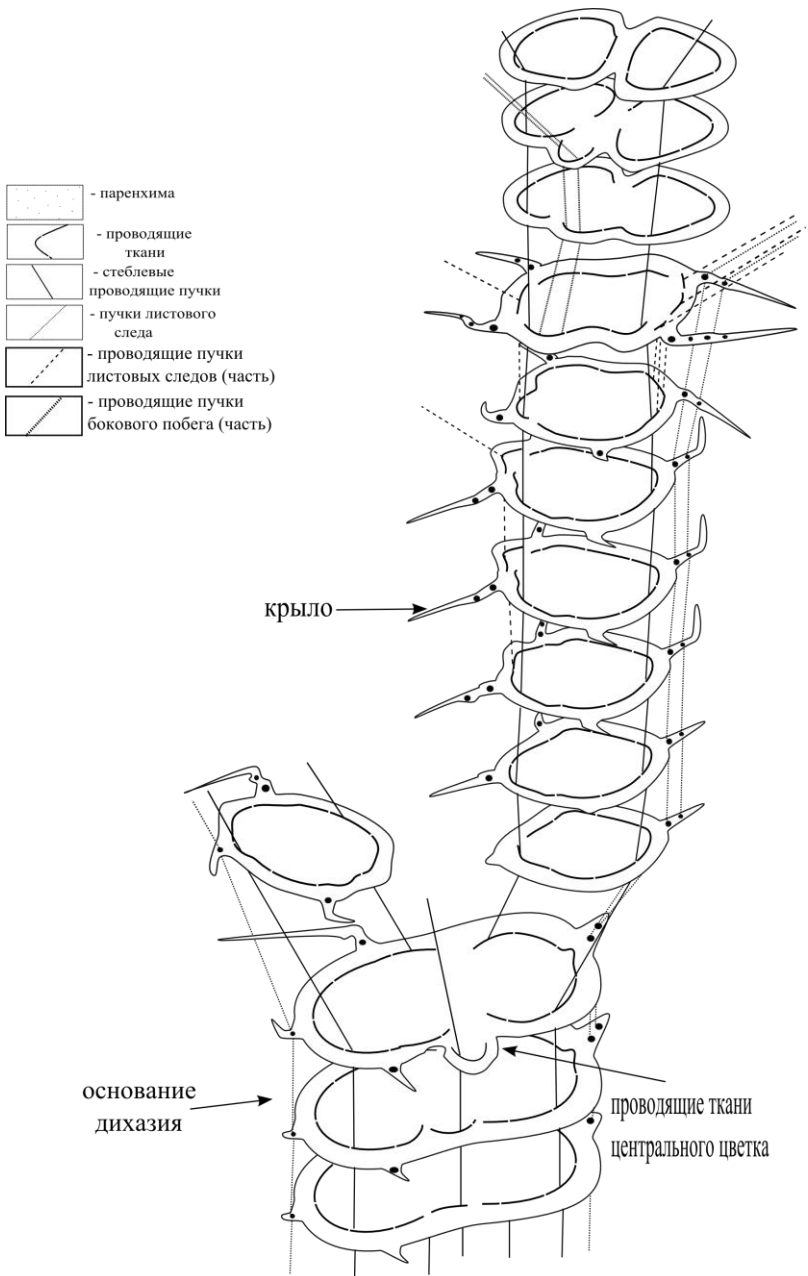


Рис. 10. Реконструкция строения стебля в месте образования дихазия у *S. officinale*.

Так как в местах сдвигов образование пучков бокового побега начинается заметно выше места отхождения пучков кроющего листа, но при этом в участке междоузлия между кроющим листом и боковым побегом стела состоит из единого массива проводящих тканей, можно сделать вывод о том, что в местах сдвигов у *S. officinale* имеет место конгенитальное срастание пазушного побега с материнской осью. Следовательно, гипотеза осевого сдвига применительно к *S. officinale* верна, и конгенитальное срастание настолько глубокое, что имеет место полное слияние основания стелы бокового побега со стелой материнского.

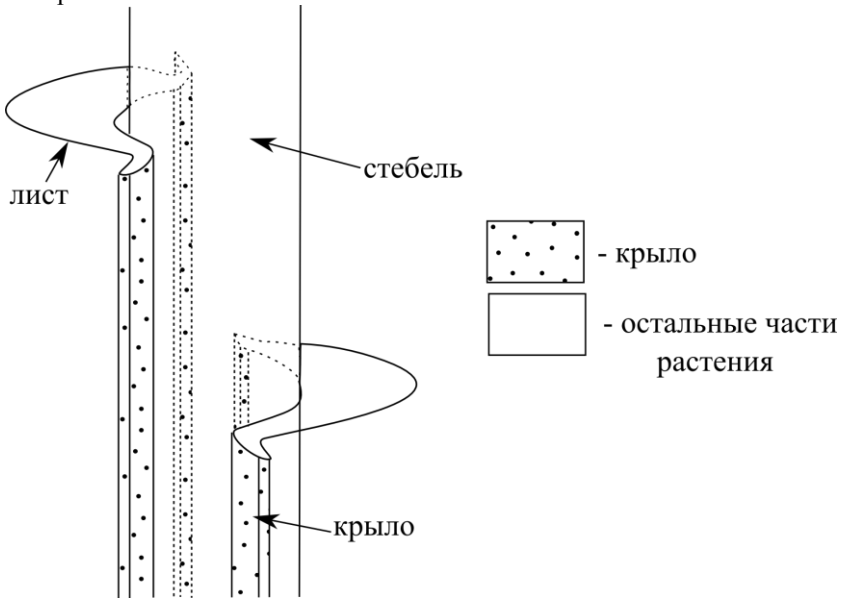


Рис. 11. Взаиморасположение двух пар крыльев на стебле *S. officinale*.

Соцветие *S. officinale* внешне не соответствует типичному дихазию. Проводя аналогию со строением вегетативного побега в местах сдвигов, можно предположить, что в основании соцветия происходит частичное срастание цветоножки терминального цветка с основанием одной из боковых осей. Это явление отражается и в строении васкулатуры. В остальном соцветие не имеет никаких отклонений от нормы ни в анатомии, ни в морфологии. Это позволяет утверждать, что тип соцветия - дихазий, для которого так же, как и для всех побегов, характерно наличие сдвигов.

Проводящие пучки, проходящие в крыльях стебля, отходят от жилок листьев, идут вниз, не сливаясь ни с какими другими пучками, и

слепо заканчиваются в нижней части крыльев. Это позволяет предположить, что зеленые крылья имеют листовое происхождение и являются приросшей к стеблю частью основания вышележащего листа.

Строение проводящей системы побега *S. officinale* в целом соответствует общей характеристике двудольных. Единственным явным отличием является пространственная разобщенность отхождения листового следа и стелы пазушного побега от материнской стелы в тех случаях, когда наблюдается осевой сдвиг.

ВЫВОДЫ

1. Для *S. officinale* характерно наличие осевых сдвигов, т.е. прирастание основания бокового побега к материнскому. При этом происходит срастание стел материнского и пазушного побегов.
2. Сдвиги характерны как для вегетативной части растения, так и для соцветия.
3. Центральный цилиндр *S. officinale* устроен по типу эустелы.
4. Крылья *S. officinale* имеют листовую природу. В крыльях проходят проводящие пучки, являющиеся прямым продолжением проводящих пучков листьев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барыкина Р.П., Аленкин В.Ю. Сравнительно-морфологическое изучение некоторых представителей рода *Symphytum* L. секций *Coerulea* Вукчн., *Symphytum* Pawl. и *Tuberosum* Вукчн. в онтогенезе // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. 2008. Т. 113, вып. 5. С. 47-57.
- Грушвицкий И.В. Helwingiaceae // Жизнь растений / под ред. А.Л. Тахтаджяна. Т. 5. М.: Просвещение, 1981. С. 296.
- Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2001. 529с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. М.: КМК, 2006. 600 с.
- Пояркова А.И. Solanaceae // Флора СССР. Т. 22. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1955. С. 99-103.
- Серебрякова Т.И., Воронин Н.С. Побег и системы побегов // Ботаника: анатомия и морфология растений / под ред. Т.И. Серебряковой. М.: Просвещение, 1988. С. 178-335.
- Соколов Д.Д., Шипунов А.Б. Subclassis Asteridae – подкласс астериды // Ботаника: в 4 т. Т. 4. Систематика высших растений / под ред. А.К. Гимониной. Кн. 2. М.: Академия, 2009. С. 266-290.
- Тахтаджян А.Л. Santalaceae // Жизнь растений / под ред. А.Л. Тахтаджяна. Т. 5. М.: Просвещение, 1981. С. 318.

- Тимонин А.К. Ботаника: в 4 т. Т. 3. Высшие растения. М.: Академия, 2007. 352 с.
- Федченко Б.А. *Streptopus* // Флора СССР. Т. 4. М.-Л.: изд-во АН СССР, 1935. С. 455-458.
- Шорина Н.И. Соцветия как особый тип побеговых систем // Ботаника: анатомия и морфология растений / под ред. Т.И. Серебряковой. М.: Просвещение, 1988. С. 295-310.
- Akcin O.E. The morphological, anatomical and ecological properties of endemic *Onosma bracteosum* Hausskn. & Bornm. (Boraginaceae) species // Turk. J. Bot. 2005. Vol. 29. P. 317-325.
- Akcin O.E., Baki H. Micromorphology and anatomy of three *Symphytum* (Boraginaceae) taxa from Turkey // Bangladesh J. Bot. 2007. Vol. 36, N 2. P. 93-103.
- Akcin O.E., Binzet R. The micromorphological and anatomical properties of *Onosma angustissimum* Hausskn. & Bornm. and *O. cassium* Bioss. (Boraginaceae) // Bangladesh J. Plant Taxon. 2010. Vol. 17, N 1. P. 1-8.
- Akcin O.E., Kandemur N., Cansaran A.A. Morphological and anatomical study on endemic *Alkanna haussknechtii* Bornm. (Boraginaceae), critically endangered in Turkey // Turk. J. Bot. 2004. Vol. 28. P. 591-598.
- Akcin T.A., Ulu S.A. Morphological and anatomical study on *Anchusa leptophylla* Roemer & Schultes (Boraginaceae) distributed in the Black Sea // Turk. J. Bot. 2007. Vol. 31. 317-325.
- Aldridge A.E. Anatomy and evolution in Macaronesian *Echium* (Boraginaceae) // Pl. Syst. Evol. 1981. Vol. 138. P. 9-22.
- Binzet R., Orcan N. Anatomical and palynological investigations on endemic *Onosma mersinana* Riedl. // Pak. J. Bot. 2009. Vol. 41, N 2. P. 503-510.
- Troll W. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin: Borntraeger, 1937.

ИЗУЧЕНИЕ АНАТОМИИ СТЕБЛЯ ЛИПЫ МЕЛКОЛИСТНОЙ - *TILIA CORDATA* MILL. (TILIACEAE)

А.Ю. Красненко, Д.А. Плахина
Научный руководитель: А.С. Безр
Работа выполнена в 2010 году.

ВВЕДЕНИЕ

На 1 курсе на занятиях малого практикума по ботанике мы изучали поперечный срез липы в качестве примера вторичного строения стебля древесных цветковых. Традиционно считается, что у этого вида

первичные сердцевинные лучи многорядные, дилатирующие на уровне вторичной флоэмы, а однорядные не дилатирующие лучи – вторичные. Соответственно, традиционно считается, что по наличию зон дилатации легко установить границы первичных проводящих пучков. Однако, если внимательно рассматривать препарат, то оказывается, что «вторичные» сердцевинные лучи продолжаютя вплоть до первичной ксилемы, а снаружи, в дистальной части доходят до первичной флоэмы, а это означает, что, вероятно, такие лучи тоже следует считать первичными. Тогда становится неясным первичное строение стебля липы в однолетних побегах. И, по-видимому, оказываются не совсем верными описания строения поперечных срезов липы в распространенных руководствах к практическим занятиям. Все это наводит на предположение о непучковом типе проводящей системы у этого вида. В этой связи крайне интересно сравнить анатомию стебля липы с таковой у мыльнянки (*Saponaria officinalis*) - хрестоматийного примера непучкового строения центрального цилиндра у двудольных, а также сравнить анатомию стебля липы с каким-либо растением с заведомо пучковым типом центрального цилиндра.

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

Нашей целью было изучение первичного строения проводящей системы *Tilia cordata* Mill. и ее переход ко вторичному утолщению.

В связи с этим были поставлены следующие задачи:

1. изучить строение проводящей системы у молодых, только что закончивших свое развитие, однолетних побегов липы, делая поперечные срезы в междоузлиях всех его метамеров;
2. изучить первичное строение стебля у верхушек однолетних побегов мыльнянки лекарственной (*Saponaria officinalis*);
3. изучить первичное строение стебля у вяза приземистого (*Ulmus pumila*);
4. сравнить выявленные анатомические особенности проводящей системы липы с непучковым строением стебля у мыльнянки и с пучковым его строением у вяза.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал был нами собран с 17 по 21 июня 2010 года в Воронежской области на территории УНЦ «Веневетиново». Нами были собраны целиком однолетние побеги липы, еще продолжающие свой рост, развивающиеся из спящих почек в основании стеблей зрелых 40–50-летних растений. У мыльнянки лекарственной мы собрали участки однолетних стеблей в верхней, средней и нижней частях надземной части генеративных побегов, у вяза мелколистного мы взяли участки

верхних и нижних метамеров однолетних побегов из нижней части кроны. Часть собранного материала мы обрабатывали без фиксации, часть фиксировали 70° этанолом. Анатомию стеблей мы изучали на поперечных срезах междуузлий у всех метамеров водяных побегов, начиная от самого верхнего с удлинённым междуузлием. Срезы делали от руки лезвием безопасной бритвы. Полученные срезы клали на предметные стекла и проводили флороглюциновую реакцию для выявления одревесневших клеточных оболочек (Барыкина и др., 2004), затем помещали срезы в каплю глицерина, накрывали покровным стеклом и микроскопировали с помощью микроскопа МБР-1 при увеличениях объектива 8X и 40X. Срезы фотографировали цифровой камерой. На основе полученных изображений готовили контурные рисунки в среде Adobe Photoshop CS-4. В сентябре 2010 года мы дополнительно изготовили постоянные препараты поперечных срезов всех метамеров однолетних побегов липы, зафиксированных в спирте. Срезы также делали от руки лезвием безопасной бритвы, окрашивали по Аксену (1967) карболовым фуксином и пикроиндигокармином, погружая срезы в гистологических кассетах в кюветы с красителями, обезвоживали, монтировали на предметные стекла и заключали в среду BioMount. Эти препараты также микроскопировали и фотографировали на микроскопе Carl Zeiss AxioPlan 2 камерой AxioCamMR в среде AxioVision 3.1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Собранные нами ветви *Tilia cordata* представляют собой водяные побеги, на момент сбора с активно функционирующим апексом, сформировавшиеся из спящих почек в основании стволов средневозрастных растений. Такие побеги трогаются в рост уже после завершения роста обычных побегов кроны и отмирания их верхушек во второй половине июня. По этой причине вторичные проводящие ткани в дистальных метамерах этих побегов еще не развиты. Собранные нами развивающиеся водяные побеги были 30–40 см длины и имели 5–7 метамеров с удлинёнными междуузлиями.

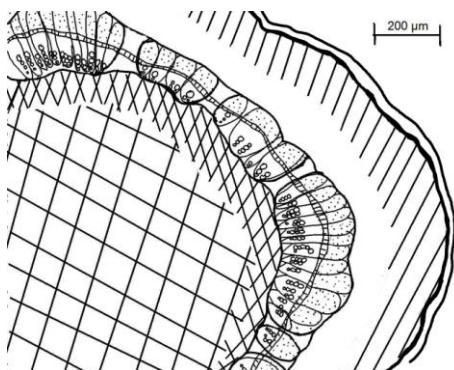


Рис. 1. Схема поперечного среза стебля *Tilia cordata* на уровне второго сверху метамера. Интерпретация, предполагающая наличие обособленных проводящих пучков у этого вида (сравни со стеблем *Saponaria*).

Стебель на уровне первого верхнего видимого междоузлия 1,5 см в диаметре. Эпидерма с гладкой кутикулой. Под эпидермой располагается дифференцирующаяся 4–5-слойная пластинчатая колленхима, внутри переходящая в паренхиму первичной коры с многочисленными слизевыми вместилищами. Эндодерма не выражена. В центральном цилиндре наблюдается сплошное кольцо дифференцирующихся из прокамбия проводящих тканей, перицикл отсутствует. Протоксилема уже вполне развита и группами по 3–5 проводящих элементов в радиальных рядах, разделенных друг от друга однорядными радиальными тяжами ксилемной паренхимы. Радиальный ряд сосудов протоксилемы продолжается дифференцирующимися сосудами метаксилемы. Протофлоэма непосредственно граничит с паренхимой кортекса, представлена ситовидными элементами и флоэмной паренхимой. Также как в первичной ксилеме, ситовидные элементы сгруппированы и разделены радиальными однорядными тяжами флоэмной паренхимы, часто являющимися продолжением тяжей ксилемной паренхимы. Метафлоэма представлена дифференцирующимися флоэмными волокнами и проводящими ситовидными элементами. Ксилемная паренхима как правило располагается однорядными радиальными тяжами, разделяющими проводящие элементы. Очень часто радиальные однорядные тяжи флоэмной паренхимы являются их продолжением. Камбий между ксилемой и флоэмой на уровне первого верхнего междоузлия еще не дифференцирован. Сердцевина представлена тонкостенными крупными клетками сердцевинной паренхимы. Метафлоэма представлена радиальными рядами, состоящими из 3–5 проводящих элементов, Центральный цилиндр еще не совсем развит. Проводящая система верхнего изученного нами метамера еще не вполне развита и фактически представлена единым прокамбиальным кольцом, в котором

уже дифференцированы проводящие элементы протоксилемы и протофлоэмы. Метаксилема и метафлоэма только дифференцируются.

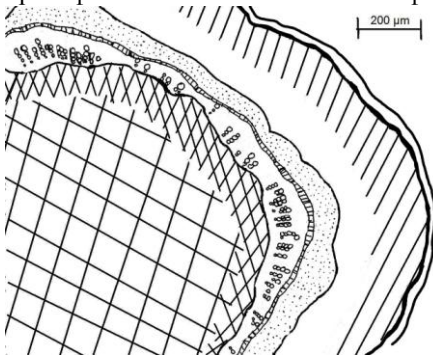


Рис. 2. Схема поперечного среза стебля *Tilia cordata* на уровне второго сверху метамера, отражающая предположение о непучковом строении проводящей системы стебля (сравни со стеблем *Saponaria*).

Полностью сформированное первичное строение стебля выражено на уровне 2 и 3 метамеров (рис. 1 и 2). Стебель 3–4 мм в диаметре. Под эпидермой присутствует 1 слой клеток хлоренхимы, под которой располагается 4–7-слойная пластинчатая колленхима. Внутренние слои кортекса представлены паренхимой, в которой присутствуют многочисленные слизевые каналы. Эндодерма не выражена. В центральном цилиндре перицикл отсутствует. Проводящая система организована по типу эустелы, однако не выделяется четко оформленных первичных проводящих пучков, и проводящая система представлена фактически сплошным кольцом проводящих тканей.

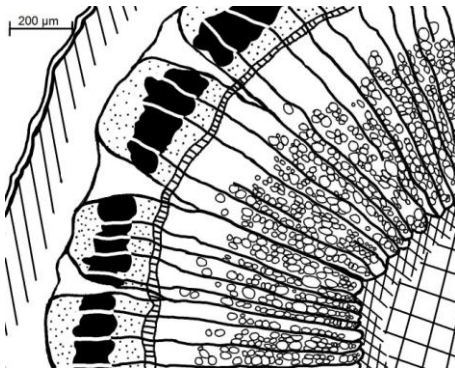


Рис. 3. Схема поперечного среза стебля *Tilia cordata* на уровне пятого сверху метамера. Часть лучей дилатирует на уровне вторичной флоэмы. Черным цветом показаны массивы метафлоэмных волокон.

Также как и на уровне междоузлия верхнего метамера, проводящие элементы прото- и метаксилемы располагаются одно- двухрядными радиальными тяжами, между которыми расположена обычно однорядная ксилемная паренхима, двух- и трехрядная ксилемная паренхима, которую можно интерпретировать как межпучковую

паренхиму, встречается крайне редко – не более 2-х – 3-х массивов на поперечном срезе. Аналогичная картина наблюдается в первичной флоэме. Проводящая флоэма представлена узкими 2–4-рядными радиальными тяжами, между которыми расположена почти всегда однорядная флоэмная паренхима. Как правило, эти тяжи являются продолжением радиальных тяжей ксилемной паренхимы. Однако, изредка на срезах попадаются участки, где они не совпадают. Протофлоэма представлена члениками ситовидных трубок с клетками-спутницами, в метафлоэме дифференцируются массивы метафлоэмных волокон. Камбиальная зона хорошо выражена, на уровне третьего метамера наблюдаются дифференцирующиеся первые проводящие элементы вторичной ксилемы и вторичной флоэмы. Сердцевина представлена тонкостенной сердцевинной паренхимой. По периферии дифференцируется перимедуллярная зона, представленная мелкими паренхимными клетками.

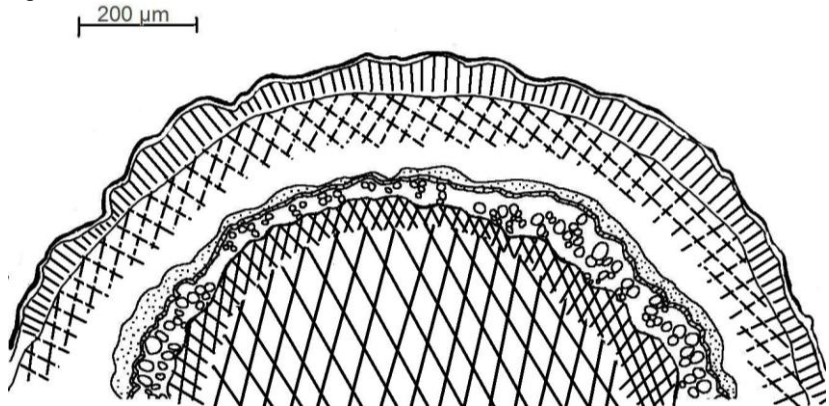


Рис. 4. Схема поперечного среза стебля *Saponaria officinalis* в верхней части стебля генеративного побега, отражающая общепринятые взгляды о непучковом строении стебля у этого вида (сравни с рис. 2).

Начиная с четвертого – пятого метамера и ниже мы видим переход ко вторичному строению стебля (рис. 3).

На уровне пятого метамера стебель 4–5 мм в диаметре. Эпидерма и кортекс не претерпевают существенных изменений. Феллоген на этом уровне еще не закладывается.

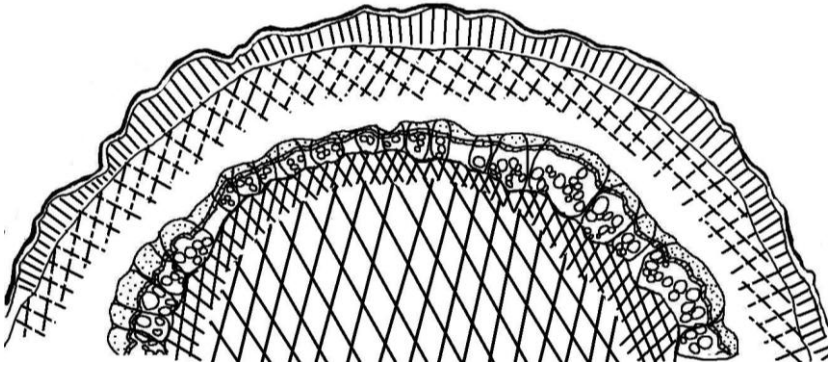
200 μm 

Рис. 5. Схема поперечного среза стебля *Saponaria officinalis* в верхней части стебля генеративного побега. Альтернативный взгляд, предполагающий наличие обособленных проводящих пучков (сравни с рис. 1).

В центральном цилиндре хорошо выражено вторичное утолщение, толщина вторичных проводящих тканей незначительно превышает толщину первичных. Первичная ксилема имеет сходное со вторым и третьим метамером строение. Вторичная ксилема рассеяннососудистая, сосуды многочисленные мелкие одиночные или сгруппированы по 2–3 косотангентальными рядами, волокна либриформа тонкостенные, ксилемная тяжевая паренхима апотрахеальная, немногочисленная. Вся ксилема пронизана многочисленными лучами. В подавляющем большинстве они однорядные, гомоцеллюлярные, паренхимные. Двухрядные либо не встречаются совсем, либо в числе одного – трех на срез. Почти все лучи являются продолжением паренхимных тяжей первичной ксилемы. Редко они располагаются между паренхимными тяжами первичной ксилемы, располагаясь напротив ее проводящих элементов. Вторичная флоэма представлена небольшими массивами проводящих элементов флоэмы, чередующимися с небольшими тангентальными массивами вторичных флоэмных волокон. Так же как и в ксилеме, во вторичной флоэме лучи многочисленные, в подавляющем большинстве однорядные, паренхимные, в дистальной своей части упираются в паренхимные тяжи первичной флоэмы. Двухрядные лучи встречаются редко – не более 2–4 на срез.

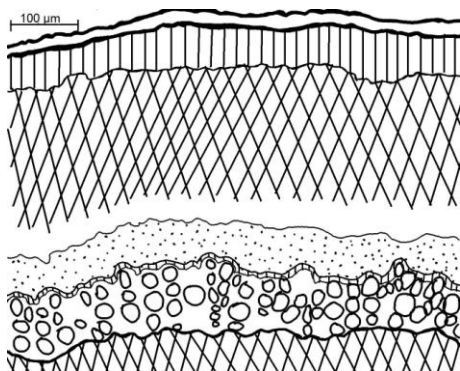


Рис. 6. Схема поперечного среза стебля *Saponaria officinalis* в средней части стебля генеративного побега.

Уже на уровне этого метамера часть лучей дилатирует, так что вся вторичная флоэма оказывается разделена на трапециевидные сектора. В первичной флоэме клетки проводящих элементов протофлоэмы не склерифицируются, а сильно вытягиваются в тангентальном направлении.

Строение стеблей нижерасположенных междоузлий принципиально сходно с таковым четвертого метамера за исключением феллогена, который закладывается субэпидермально на уровне 6–7 метамера.

Стебель мыльнянки (*Saponaria officinalis*, Caryophyllaceae) – хрестоматийный пример непучкового строения стебля травянистых двудольных (рис. 4, 5 и 6). Под эпидермой со складчатой кутикулой располагается немногослойный кортекс, представленный 4–6-слойной хлоренхимой. В центральном цилиндре имеется многослойный перицикл, по периферии представленный 7–10-слойной склеренхимой, во внутренней своей части переходящий в многослойную паренхиму перицикла. Первичные проводящие ткани располагаются сплошным кольцом. Проводящие элементы первичной ксилемы располагаются узкими радиальными одно - трехрядными тяжами, между которыми располагается преимущественно однорядная ксилемная паренхима. Первичная флоэма лишена механических элементов, также как в первичной ксилеме, как бы вся пронизана паренхимными радиальными тяжами, являющимися продолжением паренхимных тяжей первичной ксилемы.

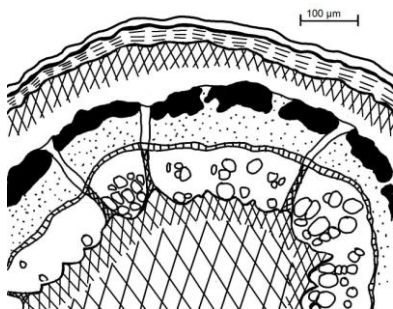


Рис. 7. Схема поперечного среза стебля *Ulmus pumila* в верхней части однолетнего стебля.

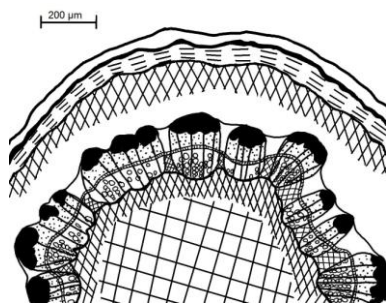


Рис. 8. Схема поперечного среза стебля *Ulmus pumila* в средней части однолетнего стебля.

Стебель вяза приземистого (*Ulmus pumila*, Ulmaceae) – типичный пример пучкового строения стебля (рис. 7 и 8). На поперечных срезах молодых однолетних стеблей мы видим 6–9 проводящих пучков, разделенных широкими, многорядными межпучковыми зонами. В основании однолетних стеблей уже хорошо выражено вторичное утолщение, массив вторичных проводящих тканей сплошной. Хорошо выражены первичные сердцевинные лучи, располагающиеся на месте межпучковых зон, и заложившиеся однорядные вторичные лучи.

ОБСУЖДЕНИЕ

По нашим данным молодой стебель липы мелколистной демонстрирует типично непучковое строение первичной проводящей системы. Если можно так сказать, оно даже «больше непучковое», нежели у мильнянки. Связано это с тем, что в стебле последней достаточно часто встречаются 2-х, 3-х, и даже 4-рядные паренхимные тяжи, которые при желании можно интерпретировать как межпучковые зоны. У липы же таковых нет. Еще одно существенное отличие от мильнянки – отсутствие перицикла.

Интересно, что о наличии непучкового строения стебля липы прямо указывается в крупных зарубежных анатомических сводках. Так Metcalfe и Chalk (1950), обсуждая строение молодых стеблей семейства Tiliaceae, указывают на закрытый цилиндр из первичных проводящих тканей. Обсуждая вторичное строение стебля липы, авторы тщательно избегают указания на первичность или вторичность сердцевинных лучей (в том числе и дилатированных) вторичноутолщенных стеблей. К. Эсау (1969) очень обтекаемо интерпретирует строение стебля липы, полагая, что первичная проводящая система состоит из плотно прилегающих друг к другу сегментов, так что на поперечных срезах

проводящий цилиндр выглядит непрерывным. При этом в дальнейшем происходит растяжение этих узких межпучковых зон. Это проиллюстрировано автором схемами и микрофотографиями.

Во всех отечественных работах, в которых приведены подробные описания анатомии стебля липы, дилатирующие сердцевинные лучи отнесены к первичным, а не дилатирующие - ко вторичным (Воронин, 1953; Барыкина и др., 1963; Вехов и др., 1980). По нашим же данным, судьба изначально совершенно равноценных лучей, во многом, случайна. Дилатируют не только единичные двурядные, но и многочисленные однорядные сердцевинные лучи.

Нами не было обнаружено четко выраженного перицикла в стебле липы. Однако всех публикациях указывается на его наличие (Metcalfе, Chalk, 1950; Эсау, 1969; Вехов и др., 1980). Возможно, за него принимали сильно дилатированную протофлоэму, лишенную, по нашим данным, механических элементов. Однако этот вопрос требует уточнения.

На наш взгляд, поперечный срез стебля липы – слишком сложный объект для изучения перехода от первичного ко вторичному строению стебля двудольных. В качестве объекта, рассматриваемого на малом практикуме, целесообразно предложить растение, имеющее четко выраженное первичное пучковое строение с широкими межпучковыми зонами, например, один из видов вяза или яблони.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ:

- Аксенов Е.С. Новый метод окрашивания растительных тканей для приготовления постоянных анатомических препаратов // Науч. докл. высш. школы, биол. науки. 1967, № 11. С. 125 – 126.
- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятов А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: изд-во Моск. ун-та, 2004. 312 с.
- Барыкина Р.П., Кострикова Л.Н., Кочемарова И.П., Лотова Л.И., Транковский Д.А., Чистякова О.Н. Практикум по анатомии растений. М.: Росвузиздат, 1963. 184 с.
- Вехов В.Н., Лотова Л.И., Филин В.Р. Практикум по анатомии и морфологии высших растений. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1980. 196 с.
- Воронин Н.С. Практикум по анатомии и морфологии растений. М: Изд-во «Сов. наука», 1953. 239 с.
- Эсау К. Анатомия растений. М.: «Мир», 1969. 660 с.
- Metcalfе C.R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. Vol 1 Oxford, Clarendon Press. 1950. / Fam. Tiliaceae. P. 254–262.

**СРАВНИТЕЛЬНО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ
ИССЛЕДОВАНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА
SCUTELLARIA (LABIATAE) В ОКРЕСТНОСТЯХ
БИОСТАНЦИИ «ВЕНЕВИТИНОВО»**

К.Г. Кузнецова, В.С. Мухина

Научный руководитель: Д.Д. Соколов

Работа выполнена в 2006 г.

ВВЕДЕНИЕ

Систематика видов рода *Scutellaria* (Шлемник) из семейства Labiatae (губоцветные) довольно запутанна. В частности, это касается группы родства *S. hastifolia*. В одних источниках (например, Pankhurst, 2006) *S. dubia* представлен как синоним *S. hastifolia*, в других же – это два самостоятельных вида (например, Губанов и др., 1995; Казакова, 2006). Основным определительным признаком является наличие у *S. hastifolia* 2-4 зубцов в основании листа, отсутствующих у *S. dubia*. В районе проведения летней практики по ботанике – на биостанции Воронежского государственного университета Веневитиново – были обнаружены разнообразные промежуточные формы между этими видами. В связи с этим существование *S. dubia* как отдельного вида вызывало сомнения. Разумеется, на основании материала, собранного на такой небольшой территории (по сравнению с общим ареалом распространения группы) нельзя дать окончательного ответа на данный вопрос, но наблюдения за изменчивостью этих растений представляют интерес.

На исследуемой территории произрастает еще один вид того же рода – *S. galericulata* L. (Ш. обыкновенный). Мы также исследовали и его, чтобы сравнить *S. hastifolia* и *S. dubia* не только между собой, но и с родственным видом, не вызывающим сомнений относительно своего систематического положения. Это сравнение могло бы помочь выявить возможные неочевидные различия между исследуемыми видами.

Целями работы стало изучение морфологии растений рода *Scutellaria*, обитающих вблизи биостанции и выделение на основе этого ряда морфотипов с анализом их вариабельности, что впоследствии может помочь решению вопросов о систематике данной группы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Работа состояла из двух частей.

1. Полевая работа (сбор материала). При этом растения собирали в гербарий по стандартной методике, фиксировали отдельные побеги в 70% этиловом спирте для анатомических исследований, а также фотографировали как сами растения, так и их места обитания.

2. Лабораторная работа (обработка материала). При этом использовались бинокляр, препаровальные иглы, микроскоп, предметные и покровные стёкла, лезвия (для приготовления срезов), флороглюцин и соляная кислота (для обработки срезов), ацетокармин (для проверки фертильности пыльцы).

Исследования проводили с 23.06.2006 по 28.06.2006 в радиусе 2 км от биостанции Веневитиново, располагающейся в 10 км к северу от ж.-д. станции Дубовка Новоусманского района Воронежской области. Особенности морфологии листа изучали в природе у всех обнаруженных растений, затем отдельные экземпляры собирали для более подробного изучения в лаборатории. Для гербаризации выбирали формы с признаками, наиболее близкими тем, что указаны для видов в определителях, а так же промежуточные и прочие необычные формы. Кроме того, были исследованы все экземпляры *S. galericulata*, *S. hastifolia* и *S. dubia*, хранящиеся в Гербарии Московского университета (MW).

РЕЗУЛЬТАТЫ

При исследовании вегетативных структур мы смотрели на внешний вид растения и внутреннее строение стебля и листа.

Для изучения внутреннего строения вегетативных органов шлемников были сделаны поперечные срезы стебля и листьев. В ходе исследований особых различий в анатомическом строении вегетативных органов данных видов выявлено не было.

Стебель четырёхгранный, с выступающими рёбрами, загибающимися к двум противоположным граням. В каждом следующем междоузлии ориентация рёбер меняется с поворотом на 90 градусов. На поперечном срезе видно, что в рёбрах под эпидермой находится колленхима. Под ней в первичной коре располагается кольцевой слой хлоренхимы. Центральный цилиндр непучкового типа, квадратной формы, в центре стебля располагается круглая рексигенная полость.

Строение листа у данных видов также сходно. Он имеет обычное для многих растений дорзивентральное строение. Мезофилл не дифференцирован ясно на столбчатый и губчатый (хотя клетки под верхней эпидермой несколько напоминают клетки столбчатого мезофилла). Это можно объяснить тем, что шлемники растут в траве, под кустами, по краю тропинок, где света больше, чем в лесу, но

меньше, чем на открытых местах. На срезах также виден один центральный проводящий пучок и 6-8 более мелких. Мы не обнаружили различий между *S. hastifolia* и *S. dubia* в анатомическом строении.

У всех исследуемых шлемников листья яйцевидно-ланцетной формы, имеют сетчатое жилкование, развитое у *S. galericulata* значительно сильнее (имеются боковые жилки второго порядка - рис. 1). Ближе к краю, на верхней стороне листа *S. hastifolia* и *S. dubia* располагаются шипики, отсутствующие у *S. galericulata*. Край листа у разных видов разный. У *S. galericulata* край городчатый (рис. 2), у *S. hastifolia* он с 1-2 зубцами с каждой стороне при основании листа (не считая листьев в соцветии), у *S. dubia* таковых зубцов не имеется, лист цельнокрайний. У промежуточных форм существуют листья, на которых располагается только один зубец или вместо него есть только выпуклости на краю листа. Остальные листья этих форм сходны или с листьями *S. hastifolia* или с листьями *S. dubia*. Также встречаются формы, схожие с *S. hastifolia*, но имеющие большее количество зубцов на обычных листьях и 1-2 дополнительных зубца на некоторых листьях в соцветиях. Промежуточные формы также были обнаружены при изучении материалов Гербария МГУ; они были собраны в таких районах как Костромская область, Молдавия и т.д.

На основании проведённой работы мы можем выделить из всего многообразия исследуемых растений 5 морфотипов (рис. 3, 4):

1. n(normal)-*hastifolia*, у которого все листья до соцветия имеют типичное для *S. hastifolia* строение (имеющие по 1-2 зубца в основании каждого листа), а листья в соцветии зубцов не имеют.

2. n-dubia, у которого все листья являются типичными для *S. dubia* (листья без зубцов).

3. s(super)-*hastifolia* – морфотип, также сходный с *S. hastifolia*, но имеющий в соцветии листья с зубцами.

4. x-*hastifolia* – морфотип, также сходный с n-*hastifolia*, но имеющий листья без зубцов вне соцветия (меньше половины всех листьев).

5. x-dubia - морфотип, сходный с n-dubia, но имеющий зубцы в основании нескольких листьев (меньше половины всех листьев).

Морфотип, в котором число листьев с зубцами было бы равно числу листьев без зубцов (вне соцветия), не был обнаружен.

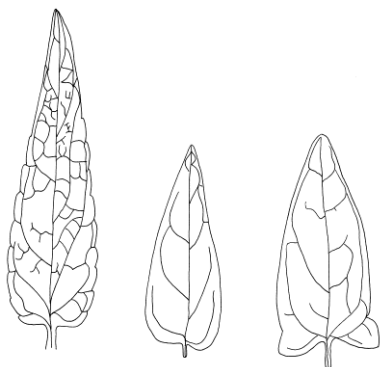


Рис 1. Очертания листа. Слева направо: *Scutellaria galericulata*, *S. dubia*, *S. hastifolia*.

При раскапывании подземных органов было выяснено, что большую роль в жизни шлемников играет вегетативное размножение. Каждый из найденных морфотипов представлен плотными группами растений, размножающихся вегетативно. Только *s-hastifolia* и *n-hastifolia* растут общими группами. Вне этих групп *s-hastifolia* обнаружить не удалось, а отдельные группы *n-hastifolia* встречаются. Это говорит о том, что *s-hastifolia* и *n-hastifolia* являются, по сути, одним и тем же растением, листья которого на разных стеблях развились немного по-разному.

Длинные (до 80 см) корневища объединяют растения в группе. Некоторые же корневища соединяют группы разных по внешнему виду растений. Было установлено, что несколько групп *n-dubia* и *x-dubia* имеют общие корневища, то есть являются тоже одним и тем же растением, несмотря на различия в форме листьев. Подобный экземпляр также был обнаружен в гербарии.

Из генеративных органов шлемника был рассмотрен только цветок, поскольку плоды во время проведения практики ещё не сформировались. Чашечка цветков растений рода *Scutellaria* имеет характерный поперечный вырост, который является определяющим признаком рода. При этом отличия в строении чашечки *S. hastifolia* и *S. dubia* не обнаружены. Чашечки *S. galericulata* и группы *S. hastifolia* отличаются по следующим признакам. Во-первых, они имеют разную форму. Во-вторых, чашечка *S. galericulata*, как и венчик, покрыта простыми волосками. Чашечка *S. hastifolia* покрыта железистыми волосками. Это является определяющим признаком *S. hastifolia* (Казакова, 2006).

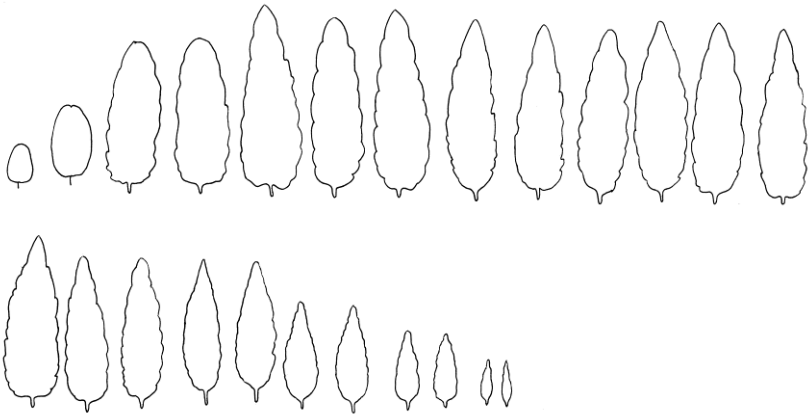


Рис. 2. Листовая серия *Scutellaria galericulata*.

Венчик цветков шлемников имеет строение, типичное для представителей семейства Labiatae. Он состоит из пяти лепестков, три из которых слиты в нижнюю губу, а два в верхнюю. При этом все нижние части лепестков образуют трубку венчика. Никаких отличий в строении венчика *S. hastifolia* и *S. dubia* не обнаружено. Отличия в строении венчиков *S. hastifolia* и *S. galericulata* следующие. Во-первых, окраска нижней губы: у *S. galericulata* имеются характерные точки, отсутствующие у *S. hastifolia* и *S. dubia*. Во-вторых, волоски на венчике, как и на чашечке, имеют разное строение: у *S. galericulata* они обычные, а у *S. hastifolia* они головчатые.

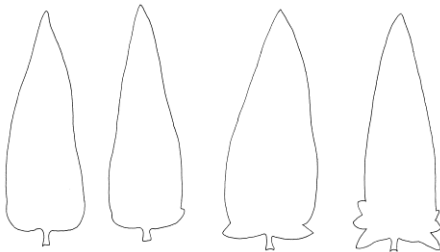


Рис. 3. Основные типы очертаний листовой пластинки. Слева направо: n-dubia, x-dubia, n-hastifolia, s-hastifolia.

В строении андроеца и гинецея отличия между изучаемыми видами также не обнаружены. Рыльце пестика двураздельное, заключено между четырьмя пыльниками и вперёд не выдаётся. В основании завязи имеется нектарник.

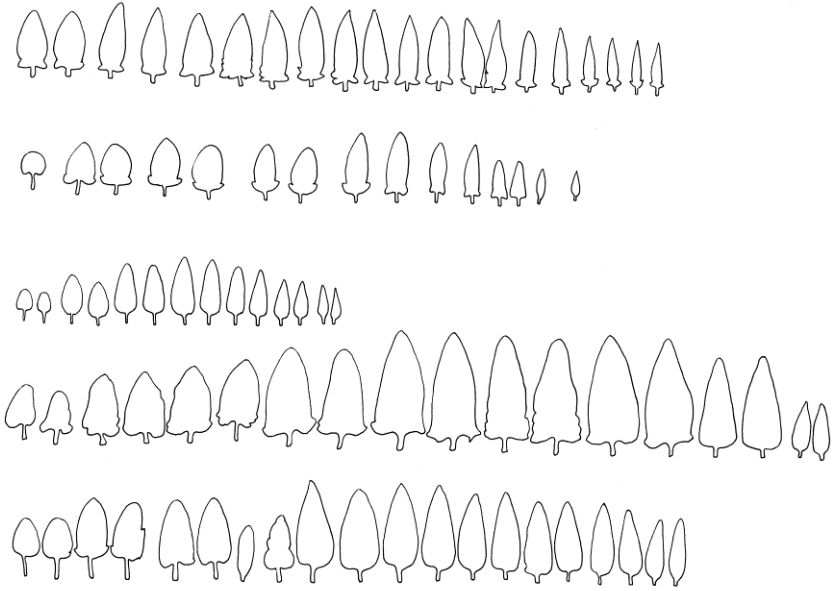


Рис 4. Листовые серии. Сверху вниз: *s-hastifolia*, *n-hastifolia*, *n-dubia*, *x-hastifolia*, *x-dubia*.

Для достижения целей работы необходимо было также сравнить условия, в которых произрастают исследуемые виды. Местообитания *S. hastifolia* и *S. galericulata* довольно сильно отличаются. *S. galericulata* был обнаружен в заболоченном чёрноольшаннике, почти в воде. Рядом с ним растут осоки, яснотка пятнистая, паслён сладко-горький, крапива двудомная, сныть обыкновенная и т.д. Все эти растения довольно высокие, поэтому *S. galericulata* был представлен только высокими экземплярами (примерно 1м). *S. hastifolia* и *S. dubia* произрастает на заливном лугу, под кустами и по краю тропинок. Все найденные растения находились в непосредственной близости от реки (не более 15м). Вокруг *S. hastifolia* встречаются осоки, невысокие злаки, так же как и другие невысокие растения (например вербейник монетчатый). Поэтому побеги *S. hastifolia* и *S. dubia* невысокие.

ОБСУЖДЕНИЕ

На основании выделенных морфотипов можно предположить, что, если признак, характерный для *n-hastifolia* проявляется у *n-dubia* (пусть и не полностью), то *n-hastifolia* и *n-dubia* являются также одним и тем

же видом. В пользу этого говорит их общее сходство по всем рассмотренным в работе признакам, а также одна и та же экологическая ниша, занимаемая *S. hastifolia* и *S. dubia* в исследуемом районе. Однако при просмотре литературы (Губанов и др., 1995; Казакова, 2006) оказалось, что существуют регионы, в которых встречается либо только *S. hastifolia*, либо только *S. dubia*. (*S. hastifolia*: в чернозёмной полосе, не отмечен в Чувашской, Татарской, указан для Тверской области. *S. dubia*: в Воронежской, Курской, Мордовской, Пензинской, Самарской, Саратовской, Тамбовской, Ульяновской и Чувашской областях). Это говорит в пользу того, что *S. dubia* является подвидом *S. hastifolia*, так как имеет свой ареал.

Рассмотренные выше морфотипы были выделены на основании исследования вегетативных органов растения. Сведения о цветках тоже позволяют сделать некоторые выводы. Характерные точки на нижней губе *S. galericulata*, вероятно, являются опознавательным знаком для опылителей. Отсутствие точек у *S. hastifolia* позволяет предположить, что *S. hastifolia* и *S. galericulata* имеют разных опылителей, что исключало бы возможность гибридизации этих двух видов. Следовательно, сходство рисунка нижней губы (своего рода «посадочной площадки» для опылителя) делает возможным предположение о том, что *S. dubia* и *S. hastifolia* опыляются одними и теми же насекомыми. При этом существует вероятность гибридизации.

У шлемника пыльники и рыльце находятся на одном уровне, то есть рыльце не выступает вперед. Таким образом, здесь отсутствует характерный для многих губоцветных механизм: выступающее рыльце сначала как бы счищает пыльцу со спинки опылителя, а потом уже на него высыпается собственная пыльца данного цветка. Получается, что расположение пыльников и рыльца в цветке не гарантирует перекрестное опыление насекомыми, то есть появляется возможность самоопыления. При этом в основании завязи располагаются нектарники, что говорит, напротив, об опылении насекомыми. Следовательно гибридизация между шлемниками также не исключена. Пыльца промежуточных форм фертильна, что не противоречит предположению о принадлежности *S. hastifolia* и *S. dubia* к одному виду.

Также *S. hastifolia* и *S. dubia* занимают одну и ту же экологическую нишу, а промежуточные формы произрастают в точно таких же условиях, как и более типичные образцы *S. hastifolia* и *S. dubia*, составляя группы вегетативного размножения. Это тоже говорит в пользу того, что это один вид.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При исследовании трёх видов шлемников были выявлены новые различия между *S. galericulata* и группой морфотипов, которые можно объединить в рамках комплекса *S. hastifolia* (включая *S. dubia*). Новых различий между *S. hastifolia* и *S. dubia* выявлено не было. Иными словами, *S. galericulata* и *S. hastifolia* различаются по большему числу признаков, чем *S. hastifolia* и *S. dubia*. Более того, между *S. hastifolia* и *S. dubia* существуют промежуточные формы. Из этого можно сделать вывод, что в районе проведения работы *S. hastifolia* и *S. dubia* можно считать одним видом. Не исключено, что целесообразно выделять *S. dubia* в качестве подвида. Однако ограничения во времени и небольшая исследуемая территория не позволяют утверждать это окончательно и распространять наши выводы на весь ареал обитания исследуемых растений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Определитель сосудистых растений Центра Европейской России. М.: Аргус, 1995. 560 с.
- Казакова М.В. Сем. Labiatae // Маевский П.Ф. Флора Средней полосы европейской части России. 10-е изд. М: КМК, 2006. С. 429-443.
- Pankhurst R. Flora Europaea: digital version held in the PANDORA taxonomic data base system. [Electronic resource]. Edinburgh: Royal Botanic Garden, accessed 2006. Mode of access: <http://rbg-web2.rbge.org.uk/FE/fe.html#form>.

ПОЛИМОРФИЗМ ЦВЕТКОВ *JUNCUS BUFONIUS* В ОКРЕСТНОСТЯХ БИОСТАНЦИИ «ВЕНЕВИТИНОВО»

А.А. Лисенкова, М.И. Яворская

Научные руководители: М.Е. Площинская, Д.Д. Соколов

ВВЕДЕНИЕ

Цветки очень многих однодольных растений обладают единым планом строения цветка – с шестью листочками околоцветника в двух кругах, шестью тычинками в двух кругах и тремя сросшимися плодолистиками, при этом у двудольных растений этот план строения встречается достаточно редко (Тимонин и др., 2009). Вероятно, стабильность плана строения цветка, характерная для многих семейств однодольных растений, связана с какими-то важными особенностями регуляции его морфогенеза. Один из подходов к выявлению закономерностей

регуляции морфогенеза – анализ внутривидового варьирования структуры сформированного цветка (Чуб, 2008). Однако для однодольных растений сама стабильность цветка препятствует использованию этого метода. В этом отношении интересен род *Juncus*, в котором у близких видов *J. bufonius* и *J. minutulus* в литературе отмечены различия в числе тычинок (Маевский, 2006). В связи с этим можно предположить, что при изучении больших выборок у этих растений удастся наблюдать внутривидовую изменчивость плана строения цветка. Нам неизвестны какие-либо публикации по изменчивости структуры цветка *J. bufonius*. Так как этот вид в массе произрастает в районе проведения летней практики в пойме реки Усманка в окрестностях УНЦ «Веневитиново», нам представлялось интересным получить данные о варьировании у него числа и положения органов цветка, что и составило цель нашей работы.

Согласно современным представлениям, определение положения будущих элементов цветка (разметка) происходит до того, как зачатки этих структур становятся заметными в виде меристематических бугорков – примордиев (Чуб, 2008). При этом порядок разметки положения органов не обязательно должен совпадать с видимым порядком появления примордиев органов цветка. Для некоторых покрытосеменных (например, для модельного объекта *Arabidopsis thaliana* из семейства крестоцветные) предполагается, что разметка органов идет в двух направлениях – от наружного круга околоцветника вверх и от гинцея вниз.

Судить о том, как происходит разметка, можно преимущественно по косвенным данным, например, по характеру изменчивости структуры сформированного цветка. Данных по внутривидовой изменчивости цветка у представителей семейства ситниковые в настоящее время нет, и наше исследование восполняет этот пробел.

Типичный цветок *Juncus bufonius* имеет план строения, типичный для большинства однодольных растений. Цветок состоит из пяти тримерных кругов органов: два круга листочков околоцветника, два круга тычинок и один круг сросшихся плодолистиков. Элементы соседних кругов чередуются по радиусам. Согласно представлениям о двунаправленной разметке органов цветка можно предположить, что у ситников вначале обозначаются позиции листочков внешнего круга околоцветника, затем гинцей, при этом разметка идет в двух направлениях, соответственно от наружного круга околоцветника вверх и от гинцея вниз. Тычинки и внутренний круг листочков закладывается в свободное пространство и с использованием оставшейся меристемы. Таким образом, эти структуры оказываются как бы зажаты между гинцедем и внешним кругом листочков, поэтому именно тычинки

(особенно внутреннего круга) и листочки внутреннего круга имеют тенденцию к редукции, и эти случаи должны быть, следуя этой гипотезе, наиболее часто встречающимися среди аномалий в строении цветка.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В пойме р. Усманка на песчаном берегу были собраны растения *J. bufonius*. Далее для каждого побега составлялись схемы соцветий. Были изучены все цветки каждого соцветия на предмет соответствия с диаграммой типичного цветка. Все цветки аномального строения диаграммировали, подсчитывали количество цветков с данной аномалией.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Дистальные части соцветия *J. bufonius* представляют собой монохазии (рис. 1, Engler's Syllabus..., 1964).

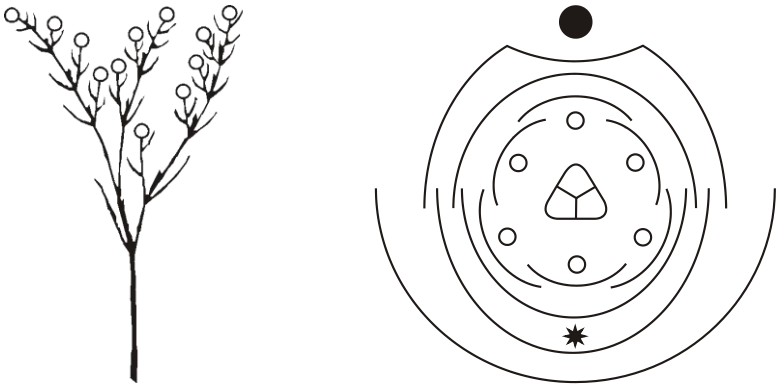


Рис. 1. Строение соцветия (слева) и диаграмма типичного цветка (справа) *Juncus bufonius*.

Типичный цветок трехчленный, околоцветник простой, состоит из 6 листочков, расположенных в двух кругах по 3 (рис. 1Б). Андроецей состоит из 6 тычинок, расположенных в 2 кругах по 3 тычинки в каждом. Гинецей паракарпный, из 3 плодолистиков. Цветок имеет «подчашие» из двух приближенных друг к другу и к цветку чешуек, в пазухах которых ничего не развивается. Обычно один листочек наружного круга околоцветника приближен к нижней чешуйке, а оставшиеся два листочка наружного круга прилегают к верхней чешуйке.

Всего в ходе работы было просмотрено 545 цветков. Из них 393 имели типичное строение (рис. 1), остальные отличались по ряду

признаков. Наиболее распространенной аномалией была редукция тычинок.

Всего нами было выявлено 15 типов аномалий, разделенных на 4 группы.

Первую группу составляют цветки с отсутствием тычинок внутреннего круга (рис. 2). Этот тип аномалий наблюдался чаще всего (28 раз).

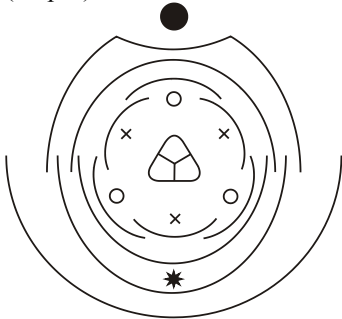


Рис. 2. Диаграмма цветка с отсутствующими тычинками внутреннего круга. Эта аномалия встречена 28 раз.

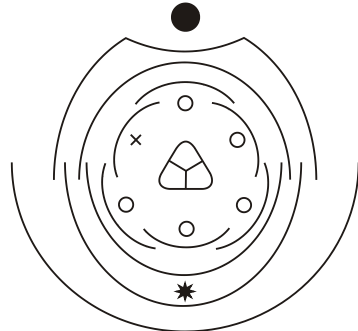
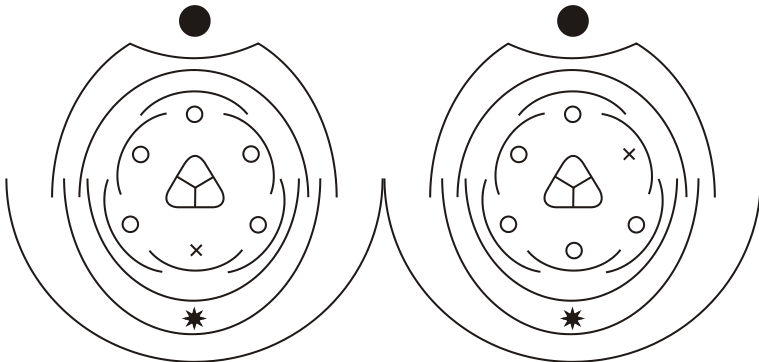


Рис. 3. Один из вариантов цветка, в котором отсутствует одна тычинка внутреннего круга.

Довольно часто встречалось отсутствие одной тычинки внутреннего круга, причем наиболее часто в положении, показанном на рисунке 3 (20 раз). Отсутствие одной тычинки внутреннего круга в других положениях (рис. 4), также как и одновременное отсутствие двух тычинок внутреннего круга (рис. 5) наблюдали реже.



А

Б

Рис. 4. Диаграммы цветков, в которых отсутствует одна тычинка внутреннего круга. Вариант, изображенный на рис. А, встречен 10 раз, а вариант, изображенный на рис. Б – 7 раз.

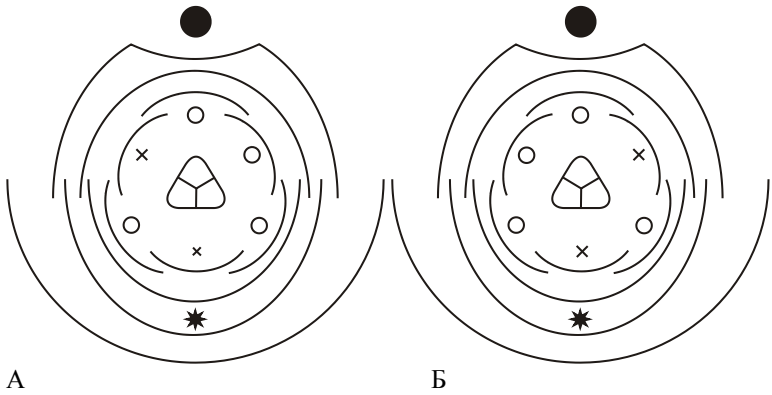


Рис. 5. Диаграммы цветков, в которых одновременно отсутствуют две тычинки внутреннего круга. Вариант, изображенный на рис. А, встречен 7 раз, а вариант на рис. Б – 5 раз.

Вторая группа аномалий, значительно более редкая, была составлена цветами с отсутствием части тычинок одновременно во внешнем и внутреннем круге (рис. 6,7). Полной редукции внешнего круга либо редукции тычинок исключительно во внешнем круге обнаружено не было.

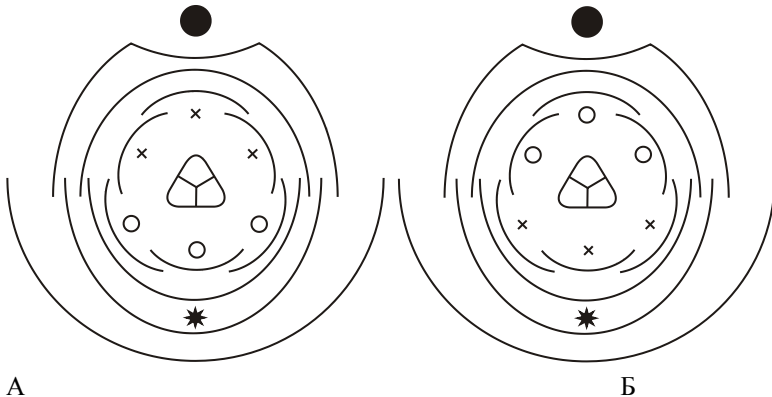


Рис. 6. Диаграммы цветков с отсутствием трех тычинок, две из которых относятся ко внутреннему кругу, а одна – к наружному. Каждый из вариантов отмечен 1 раз.

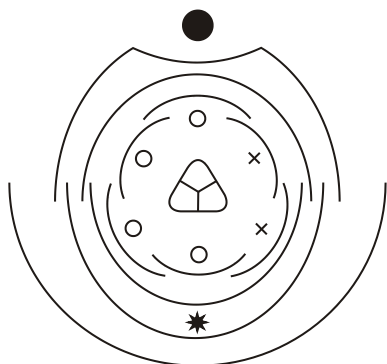


Рис. 7. Диаграмма цветка с отсутствием двух тычинок, относящихся к разным кругам. Этот вариант отмечен 2 раза.

Третья группа аномалий была связана с изменением числа листочков околоцветника. У двух цветков наблюдали четырехчленный двухкруговой околоцветник (рис. 8). Один из этих цветков был полностью четырехчленный и имел, соответственно, 8 тычинок и 4 плодolistика (рис. 8а), а в другом цветке плодolistиков было 4, а тычинок – только 6 (рис. 8б).

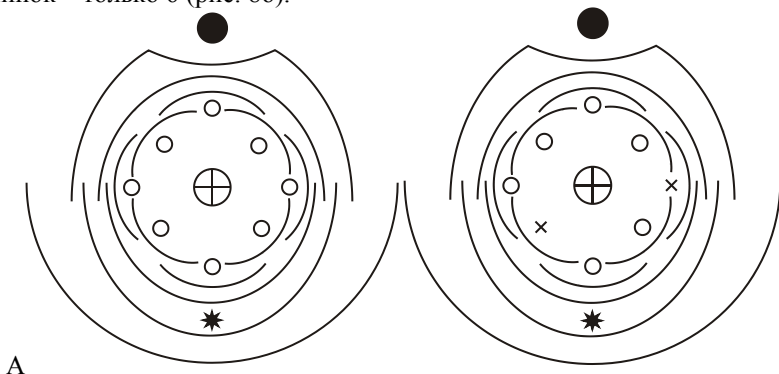
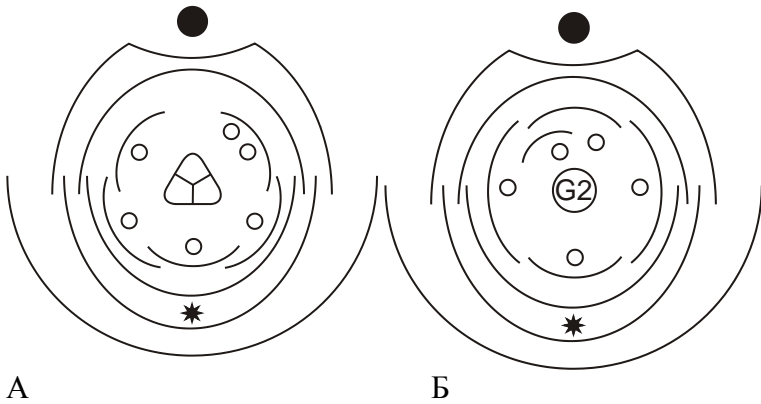


Рис. 8. Четырехчленные цветки *Juncus bufonius*. Каждый из вариантов был встречен 1 раз.

Выявлено два цветка с пятью листочками околоцветника, причем диаграммы этих цветков очень сильно различаются (рис. 9). В одном случае (рис. 9а) в цветке, по сравнению с типичным для данного вида, необычное строение имеет один сектор, в котором отсутствует листочек околоцветника, а соответствующая ему тычинка смещена в сторону. Гинецей имеет обычное для данного вида строение. В другом случае (рис. 9б) имеет место частичный переход к димерности со размещением 5 листочков околоцветника в 3 кругах и редукцией одной тычинки. Гинецей из двух плодolistиков.



А

Б

Рис. 9. Диаграммы цветков с 5 листочками околоцветника. Каждый вариант был встречен только один раз.

В отдельную группу мы выделили единственный случай изменения положения гинецея в цветке (поворот его на 60 градусов, таким образом, что его грани обращены к листочкам околоцветника не внешнего, а внутреннего круга, рис. 10). Случай этот уникален тем, что при изменении положения гинецея относительно листочков околоцветника, в остальном сам цветок абсолютно соответствует нормальной схеме.

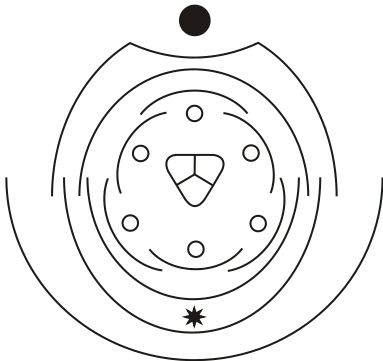


Рис. 10. Цветок с необычным расположением плодolistиков.

ОБСУЖДЕНИЕ

Наши данные говорят о том, что отсутствие всех либо части тычинок внутреннего круга – наиболее обычный тип аномалий структуры цветка *Juncus bufonius*. Из общего числа 545 изученных цветков у 77 (14%) цветков при нормальном числе и положении органов

во всех остальных кругах одна, две или все три тычинки внутреннего круга отсутствовали. Это следует учитывать при определении видов рода *Juncus*, так как в литературе наличие цветков с 3 тычинками указывается как диагностический признак *Juncus minutulus* (Маевский, 2006). Необходим поиск более устойчивых диагностических признаков этого вида. Кроме того, представляет интерес проверка гипотезы о самостоятельности *J. minutulus* как вида, обособленного от *J. bufonius*.

Чаще всего наблюдали отсутствие одной тычинки (37 цветков), реже – трех тычинок (28 раз) и еще реже – двух тычинок (12 раз) внутреннего круга. Мы не можем в настоящее время предложить биологически осмысленной гипотезы, объясняющей более редкую встречаемость цветков с отсутствием двух тычинок. Необходим анализ более обширных выборок для проверки полученных нами данных.

Сам по себе факт наиболее частого отсутствия тычинок внутреннего круга хорошо согласовывается с представлениями о двунаправленной разметке цветка, согласно которым тычинки внутреннего круга являются наиболее «уязвимыми» для редукции, так как их положение размечается в последнюю очередь, уже после того, как определяется положение листочков околоцветника, тычинок наружного круга и плодолистиков. Можно предположить, что отсутствие тычинок внутреннего круга имеет место в тех случаях, когда объем меристемы цветка несколько меньше типичного для данного вида.

Большой интерес представляют данные о тримерных цветках, в которых отсутствуют тычинки наружного круга. В этих цветках отсутствие одной или двух тычинок наружного круга всегда сопряжено с отсутствием двух или одной тычинки внутреннего круга на соседних радиусах. Общее число отсутствующих тычинок в тримерных цветках никогда не превышает трех. Можно предположить, что такие аномалии связаны с тем, что при разметке положения плодолистиков гинецей оказывается несколько смещенным от центра цветка. С той стороны, к которой смещен гинецей, часть тычинок не развивается. Следует, однако, отметить, что этой гипотезе противоречит расположение тычинок в четырехчленном цветке, изображенном на рисунке 86.

Все прочие аномалии, к сожалению, обнаружены лишь в единичном числе. До накопления более обширных данных их обсуждение, вероятно, преждевременно.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- A. Engler's Syllabus der Pflanzenfamilien / H. Melchior (Herausg.) Bd. 2. Berlin: Borntraeger, 1964. 666 S.

- Маевский П.Ф. Флора средней полосы Европейской части России. М.: КМК, 2006. 600 с.
- Чуб В.В. Роль позиционной информации в регуляции развития органов цветка и листовых серий побегов: автореф. дисс... докт. биол. наук. М., 2008. 45 с.

ИССЛЕДОВАНИЕ ПОБЕГОВЫХ СИСТЕМ И ПЕРИОДИЧНОСТИ ВЕТВЛЕНИЯ У НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОРЯДКА ALISMATALES (ЧАСТУХОЦВЕТНЫЕ)

М.В. Мардашова, А.А. Ивашечкин

Научные руководители: М.В. Ремизова, Д.Д. Соколов

Работа выполнена в 2007 году.

ВВЕДЕНИЕ

Порядок Alistamales (Частухоцветные) объединяет многолетние и однолетние преимущественно водные однодольные растения. Представители этого порядка весьма разнообразны по строению побеговых систем. Среди Частухоцветных имеются растения розеточные и безрозеточные, с очередным и мутовчатым листорасположением, растения с укороченным или удлинённым многолетним корневищем и вегетативные однолетники. Представители порядка освоили как прибрежноводные, так и разнообразные водные места обитания, в последнем случае растения могут быть полностью или частично погруженными в воду, быть закрепленными в грунте или плавать по поверхности или в толще воды.

Известно, что многие однодольные обладают четко упорядоченной структурой побега, при этом за сезон на побеге развивается определенное число узлов и междоузлий (Цвелев, 1982), другими словами растения как бы умеют «считать».

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

Целью нашей работы стало подробное изучение побеговых систем массовых видов представителей Alistamales, обитающих в окрестностях УНЦ ВГУ «Венеитиново», и выяснение корреляций между строением побеговой системы растения и его стратегией завоевания пространства. Перед собой мы поставили следующие задачи:

- 1) Выявить закономерности строения побеговых систем у выбранных объектов и составить для них схемы ветвления, особое внимание

уделяя листорасположению, характеру нарастания осей и числу междоузлий между ветвлениями;

- 2) Установить, каким образом связано строение побеговой системы с жизненной формой растения и его стратегией завоевания пространства.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Для нашего исследования мы выбрали четыре вида из двух близкородственных семейств Hydrocharitaceae (*Hydrocharis morsus-ranae* L., *Stratiotes aloides* L., *Elodea canadensis* Michx.) и Butomaceae (*Butomus umbellatus* L.).

Материал для изучения собирали в окрестностях УНЦ ВГУ «Веневиново», в реке Усманка и близлежащих озерах.

Основным методом исследования был сравнительно-морфологический.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Stratiotes aloides (Телорез алоэвидный)

Телорез представляет собой розеткообразующее растение со спиральным листорасположением по формуле $2/5$. Листовая спираль может быть как правозакрученной, так и левозакрученной. Нарастание укороченного розеточного побега происходит моноподиально в течение нескольких лет. Розетки плавают по поверхности воды, на зиму погружаются на дно. Вегетативное размножение осуществляется столонами. Боковые побеги формируются в пазухах листьев розетки, при этом один или два боковых побега развиваются в пазухах прошлогодних листьев, а большая часть – в пазухах листьев новой генерации. Боковые побеги закладываются в пазухах каждого пятого листа, в результате чего при филлотаксисе $2/5$ они образуют парастиху, закрученную противоположно направлению листовой спирали. Пазушный комплекс представляет собой цветоносный побег, при основании которого в пазухах чешуевидных листьев развиваются два столона, заканчивающихся дочерними розетками (рис. 1). Реже вместо соцветия развивается дополнительный стolon (рис. 2).

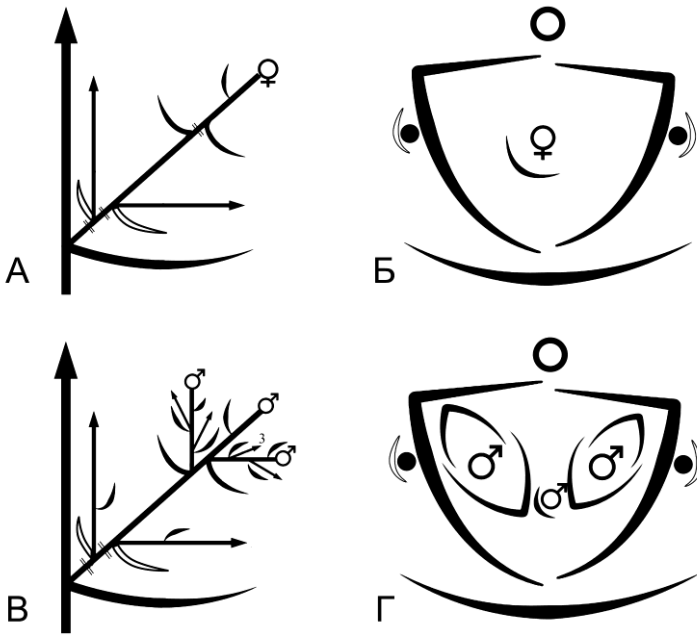


Рис. 1. Строение побеговой системы *Stratiotes aloides*. Растения с генеративными побегами. А-Б – схема и диаграмма пазушного комплекса с женским соцветием. В-Г – схема и диаграмма пазушного комплекса с мужским соцветием. Знаками ♀ и ♂ показаны женские и мужские цветки. Открытыми скобками показаны чешуевидные листья при основании бокового побега. На диаграммах белым кружком показана материнская ось, черными кружками – столоны с дочерними розетками.

Телорезу свойственны некоторые особенности, связанные со спиральным филлотаксисом – черепитчатое налегание листьев друг на друга и асимметрия листа, что приводит к редукции части пазушного комплекса, прилежащей к меньшей половине листа (рис. 2). Таким образом, у растений с правозакрученной листовой спиралью редуцируется левая часть пазушного побега, и наоборот (рис. 2). Так как число листьев материнской розетки велико, то значительно и число образуемых растением дочерних особей. До момента отделения дочерних розеток от материнского растения дальнейшего ветвления и формирования столонов во вновь образовавшихся дочерних розетках не происходит, что способствует радиальному захвату территории.

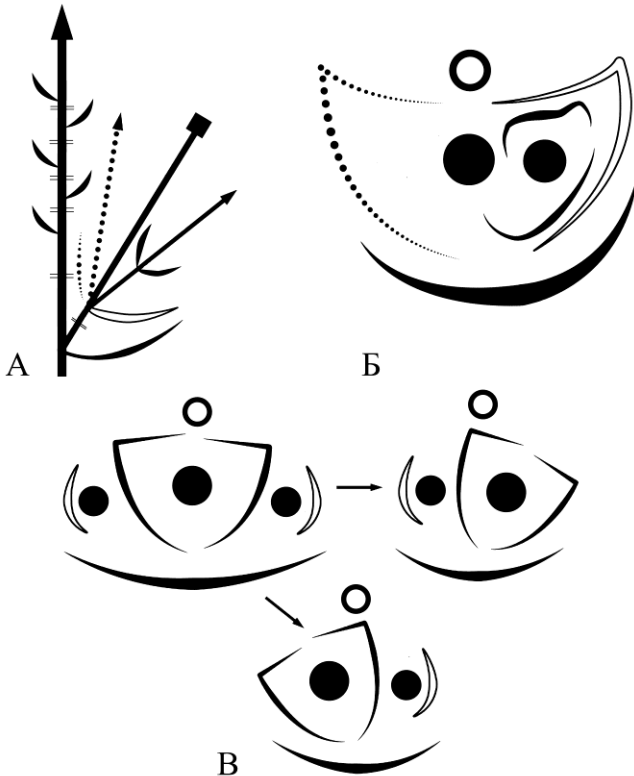


Рис. 2. Строение побеговой системы *Stratiotes aloides*. Растение с вегетативными побегами. А-Б – схема и диаграмма частично редуцированного пазушного комплекса со столоном, развивающимся вместо соцветия (дочерняя розетка, формирующаяся на конце побега второго порядка, показана квадратом). В – диаграмма, показывающая два варианта редукции пазушного комплекса в связи с асимметрией листа. Открытыми скобками показаны чешуевидные листья при основании бокового побега. На схеме двойными линиями показаны укороченные междоузлия. На диаграммах белым кружком показана материнская ось, черными кружками – столоны с дочерними розетками. Редуцированные органы показаны прерывистыми линиями.

***Hydrocharis morsus-ranae* (Водокрас лягушачий)**

Как и телорез, водокрас является розеткообразующим растением с очередным листорасположением по формуле $2/5$. В розетке обычно развиты 2 чешуевидных листа и 3-6 ассимилирующих листьев с плавающими пластинками. Чешуевидные листья расположены практически супротивно. Нарастание розетки происходит моноподиально, она функционирует один-два года (рис. 3).

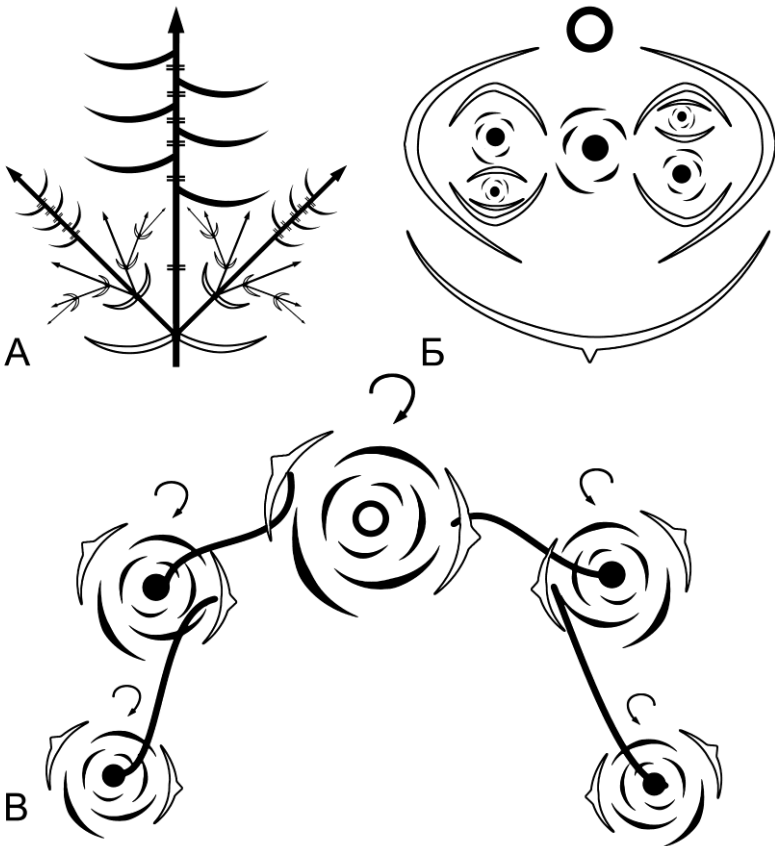


Рис. 3. Строение побеговой системы *Hydrocharis morsus-ranae*. А-Б – схема и диаграмма пазушного комплекса растения, имеющего только вегетативные побеги. В - диаграмма, показывающая итеративное ветвление (стрелками показано направление спирали филлотаксиса). Открытыми скобками показаны чешуевидные листья при основании бокового побега. На схеме двойными линиями показаны укороченные междоузлия. На диаграммах белым кружком показана материнская ось, черными кружками – столоны с дочерними розетками.

Вегетативное размножение осуществляется столонами, которые формируются в пазухах первых двух чешуевидных листьев материнского растения (рис. 3). Часто ветвление происходит в пазухе только одной из чешуй. За сезон в результате итеративного ветвления образуется несколько дочерних розеток, принадлежащих осям разных порядков (рис. 3). По-видимому, за один сезон развиваются два-три поколения дочерних розеток. Захват территории происходит линейно, в

отличие от телореза, завоевывающего пространство радиально. В конце сезона конечные столоны образуют крупную почку (турион), вся система розеток и столонов на зиму погружается на дно. За зиму столоны гнивают, в результате чего розетки и турионы обособляются друг от друга.

Листовые спирали у водокраса могут быть лево- и правозакрученными, причем система дочерних побегов обладает определенной полярностью: по одну сторону от материнской розетки все растения «закручены» в ту же сторону, что и материнское, а их боковые побеги отходят от пазух левых чешуевидных листьев. С другой же стороны от материнской розетки все растения «закручены» противоположно материнскому, а боковые побеги отходят от пазух правых чешуевидных листьев (рис. 3). Такая конструкция дочерних побегов позволяет предположить, что по одну сторону от материнского растения боковые побеги закладываются в пазухе первого листа розетки, а по другую – в пазухе второго листа.

У изученных нами растений водокраса пазушные комплексы были представлены только столонами с формирующимися на их концах дочерними розетками. На момент наблюдения цветущие особи не были обнаружены. В основании столона, как и у пазушных побегов телореза, расположены два почти супротивных чешуевидных листа, из пазух которых идет дальнейшее ветвление с образованием дочерних розеток третьего порядка и т.д..

***Elodea canadensis* (Элодея канадская)**

Элодея – многолетнее, обильно ветвящееся, погруженное в воду длиннокорневищное растение с моноподиальным возобновлением побегов. Для изучения мы брали только находящиеся в толще воды побеги. На большем протяжении побега листья собраны в мутовки по три. Из пазухи одного из листьев мутовки через каждые 7-9 междоузлий отходят боковые ветви, ветвление которых происходит по той же схеме, что и у выше описанных видов (рис. 4). Чаще всего ветвление происходит через каждые 8 междоузлий. Следует отметить, что элодеи периодически совершают «ошибки», отсчитывая только 7 междоузлий вместо обычных восьми. В таких случаях обычно наблюдается «компенсация добавлением» – следующее ветвление происходит через 9 междоузлий вместо положенных восьми. При этом число «девяток» на побеге точно соответствует числу «семерок». Также нами было обнаружено растение, которое «сбившись», отмерило до следующего ветвления семь междоузлий вместо восьми и для восстановления «правильного» периода ветвления образовало в следующем за «ошибочным» местом узле еще один боковой побег.

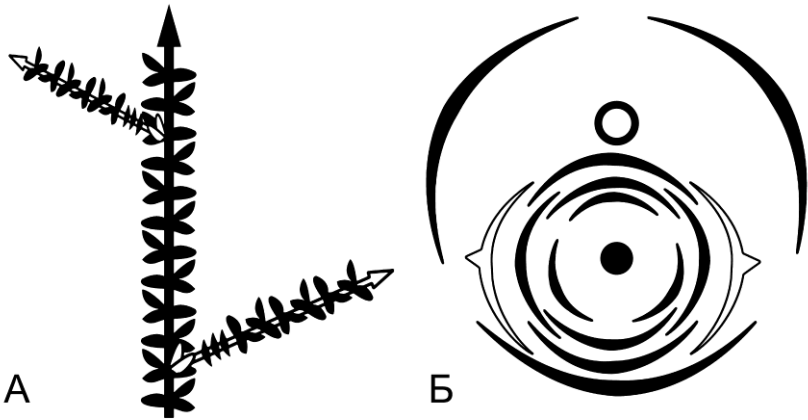


Рис. 4. Строение побеговой системы *Elodea canadensis*. А-Б – схема и диаграмма пазушного комплекса растения, имеющего только вегетативные побеги. Открытыми скобками показаны чешуевидные листья при основании бокового побега. На диаграмме белым кружком показана материнская ось, черным кружком – апекс бокового побега.

Боковые веточки у элодеи равномерно расположены по трем ортостихам, при этом стебель претерпевает дополнительное перекручивание, обеспечивая еще более равномерное распределение веточек в пространстве. Растение способно к завоеванию пространства «объемно».

В основании новой ветви располагаются два трансверзальных чешуевидных листа, затем три пары супротивных зеленых листьев, за которыми следуют мутовки по три листа (рис. 4).

***Butomus umbellatus* (Сусак зонтичный)**

Сусак представляет собой многолетнее растение с длинным моноподиально нарастающим горизонтальным корневищем, от которого с нижней стороны отходят многочисленные придаточные корни, а с верхней стороны – расположенные в два ряда трехгранные листья. Из пазухи каждого восьмого листа выходят цветоносы (рис. 5). Боковые побеги, дающие начало новым участкам корневища могут закладываться в пазухах любых листьев, но наибольшее развитие получают те из них, которые расположены через один-два листа от цветоносов. Таким образом, сусак (как и элодея) «считает» до восьми при образовании как цветоносов, так и наиболее длинных ветвей корневища. Боковые корневища быстро теряют связь с материнским побегом, и на отделившейся особи обычно одновременно наблюдается не более десяти листьев, что затрудняет сбор материала для определения периодичности ветвлений у сусака. Однако мы все же обнаружили шесть стабильно «считающих» до восьми растений, на

одном из которых сохранился участок корневища между материнским растением и не до конца отделившимся дочерним корневищем. Этот участок также содержал восемь междоузлий.

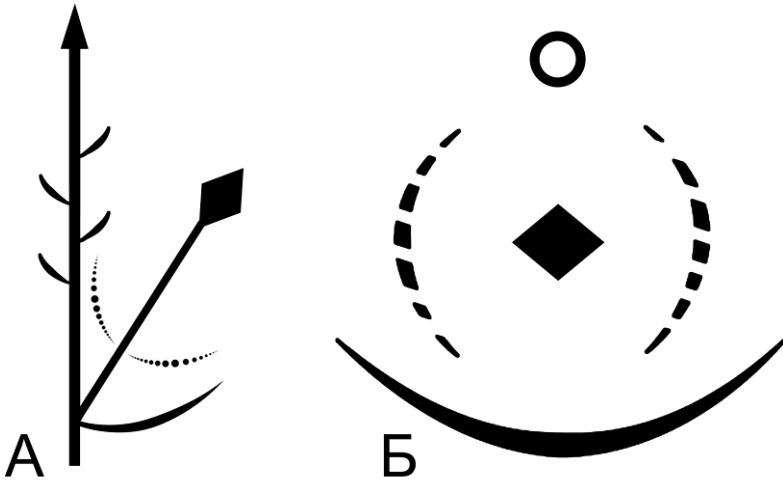


Рис. 5. Строение побеговой системы *Butomus umbellatus*. А-Б – схема и диаграмма пазушного комплекса с генеративным побегом (ромбом показано соцветие). На диаграмме белым кружком показана материнская ось. Редуцированные листья при основании цветоноса показаны прерывистыми линиями.

ОБСУЖДЕНИЕ

Все изученные нами растения – многолетники с моноподиальным типом возобновления побегов. Это означает, что почка возобновления верхушечная, а дочерние вегетативные побеги и/или соцветия формируются пазушно.

Общим для всех четырех изученных видов является также наличие на побеге одновременно двух (изредка трех) генераций листьев: молодые зеленые листья нынешнего года, коричневые перезимовавшие листья прошлого и иногда позапрошлого сезонов.

Сусак и элодея представляют собой корневищные растения, в то время как телорез и водокрас имеют плавающие розетки листьев, погружающиеся на зиму под воду.

Ветвление у всех изученных нами растений происходит по следующей схеме. В пазухах листьев оси n -ного порядка формируются боковые побеги $n+1$ порядка, как правило, окруженные при их основании двумя супротивными трансверзальными чешуевидными

листьями. У водокраса и телореза из пазух этих листьев формируются побеги $n+2$ порядка, далее ветвление идет по той же схеме (рис. 1-3). Таким образом, у этих растений в пазухах листьев на оси n -ного порядка формируются сложноустроенные пазушные комплексы, представляющие собой систему побегов. У элодеи ветвления из пазух первых двух листьев побега не происходит (рис. 4). У сусака (рис. 5) в отличие от телореза цветоносные побеги совершенно неветвящиеся и практически неолитвенные (листья в виде брактеей есть лишь в области соцветия). Чешуевидные листья при основании цветоноса у сусака редуцированы (рис. 5).

Образование боковых побегов (пазушных комплексов у розеточных растений) происходит с разной периодичностью. Длиннокорневищные растения – элодея и сусак – образуют боковые структуры через каждые 8 междоузлий. В области розетки листьев побеги телореза «считают» до пяти, образовывая пазушные комплексы через каждые 5 междоузлий. Водокрас образует боковые побеги только из пазух чешуевидных листьев, но у него в отличие от телореза за сезон может образоваться значительно большее число дочерних розеток.

Можно предположить, что строгая периодичность ветвления необходима растениям в первую очередь для вынесения дочерних побегов на оптимальное расстояние от материнского: не слишком близко, чтобы отпрыски не конкурировали за ресурсы с материнской особью, но и не очень далеко, чтобы поддерживать максимальную возможную плотность популяции и занять максимальную площадь. В связи с этим, компактным розеточным, радиально распространяющимся растениям (как телорез) достаточно «считать» до пяти, в то время как сильноразветвленные растения с удлинненными побегами (например, элодея, «считающая» до восьми) требуют большего периода ветвления. У сусака периодичность ветвления связана, по-видимому, в первую очередь с пространственным расположением соцветий, которых за сезон образуется несколько. Длина участков корневища между отхождением соседних цветоносов примерно равна диаметру соцветия (по нашим подсчетам около 9 см). Возможно, сусаку «счет» необходим для того, чтобы максимально густо расположить соцветия, при этом избегая их перекрывания друг с другом. Сусак – насекомоопыляемое растение, растущее в прибрежных зарослях, поэтому более компактное расположение нескольких распутившихся соцветий облегчает их поиск насекомым-опылителям.

Стратегии завоевания пространства у объектов нашего исследования различны. У розеточных растений в силу их

компактности, боковые побеги расположены в одной плоскости. Из исследованных нами розеточных растений телорез захватывает пространство радиально – пазушные системы формируются по всей окружности материнской розетки в пазухах фотосинтезирующих листьев, обладают ограниченным ростом и остаются соединенными с материнским растением в первый год жизни. У телореза в связи с плотным расположением листьев и их асимметричностью возможно смещение частей и редукция части пазушного комплекса. Водокрас завоевывает пространство линейно, так как ветвление возможно только из пазух первых двух чешуевидных листьев. Ограниченное число пазух для образования боковых побегов компенсируется итеративным ветвлением до 5-6 порядков. Элодея завоевывает пространство радиально и объемно, так как в силу удлиненных междуузлий боковые побеги располагаются в разных плоскостях. Ветвление корневищ сусака происходит в одной плоскости, при этом боковые участки корневищ отделяются от материнского растения достаточно рано. По-видимому, до укоренения они могут быть перенесены на некоторое расстояние от материнской особи.

ВЫВОДЫ

- 1) Все изученные нами растения обладают моноподиальным возобновлением побегов. Листовая серия на боковых побегах, за исключением *Butomus umbellatus*, начинается с двух почти супротивных чешуевидных листьев. У растений с розеточными побегами из пазух этих листьев происходит дальнейшее ветвление, в то время как у растений с удлиненными побегами ветвление происходит только из пазух фотосинтезирующих листьев.
- 2) У всех изученных нами объектов ветвление упорядоченное, что выражается в определенном числе междуузлий между соседними боковыми побегами.
- 3) Строение побеговой системы, включая активные для заложения боковых побегов пазухи, обуславливает возможные стратегии для завоевания пространства при вегетативном размножении.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Цвелев Н.Н. Порядок частуховые (Alismatales) // Жизнь растений. Т. 6. М.: Просвещение, 1982. С. 9-24.

**ИЗУЧЕНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
RANUNCULUS REPENS L. (RANUNCULACEAE) И ЕЕ СВЯЗИ С
КАРИОТИПОМ**

Е.Д. Милькова, К.Т. Фарукшина
Нучный руководитель: А.С. Беэр
Работа выполнена в 2010 году.

ВВЕДЕНИЕ

Кариологические данные представляют собой большой объем информации, крайне востребованной для систематики растений и эволюционного анализа. Кроме вариации в числе хромосом (включая уровень ploидности и анеуплоидию), кариологические данные могут показывать вариацию относительных и абсолютных размеров хромосом, их морфологии и особенностях окраски. Описание морфологии хромосом и представление их в виде кариограмм это мощный метод для характеристики генома. Тем не менее, даже данные о числе хромосом вовсе отсутствуют для многих таксонов, число хромосом известно у менее чем 25% всех покрытосеменных (Baltisberger et al., 2009). Многие сообщения о хромосомных числах неточны или не вызывают доверия либо из-за малой выборки, либо из-за плохой документации. Это уменьшает пользу таких результатов, особенно внутри таксономически сложных групп, в которых виды часто имеют различные кариотипы.

Существуют три основных условия правильного хромосомного анализа: исследуемые растения должны происходить из известных диких мест, контрольные образцы должны быть загербаризированы, и подсчет хромосом должен производиться на нескольких растениях каждой популяции данного вида.

Ranunculus repens L. – один из самых распространенных видов флоры Средней России. По литературным данным этот вид представлен несколькими цитотипами, представляющими собой полиплоидный ряд: $2n = 16, 24, 32, 48$. (Флора..., 2001) или $2n = 16, 24, 32$ (Coonen, 1939). Ю.А. Первова и Л.М. Гершунина (1976) отмечают, что внутри этого вида наиболее часты тетраплоидные популяции с $2n=32$, реже встречаются триплоиды $2n=24$ и диплоиды $2n=16$, все исследованные авторами растения из 12 отдельных популяций с территории Украины оказались тетраплоидами. Последний вариант $2n=4x=32$ также отмечается многими исследователями для различных регионов в качестве единственного (Larter, 1932; Hörandl et al., 2005; Baltisberger et al., 2009), а другие варианты отмечаются только в старых работах до 1940 года (Хромосомные числа..., 1969).

Мы решили выяснить, к какой хромосомной расе принадлежит популяция *Ranunculus repens* в окрестностях УНЦ «Веневитиново».

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

Целью нашей работы стало изучить кариотип *Ranunculus repens* из популяции в окрестностях биостанции «Веневитиново» Новоусманского района Воронежской области.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

- отработать методику хромосомного анализа в полевых условиях с различными методами фиксации и окраски;
- выявить суточный ритм митотической активности корневой меристемы у *Ranunculus repens*;
- выявить кариотип у растений из популяции в окрестностях СОК «Веневитиново».

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собран в окрестностях УНЦ «Веневитиново» во время летней учебной практики студентов 1 курса Биологического факультета МГУ в период с 13 по 20 июня 2010 года, а также в окрестностях деревни Маклок Новоусманского района Воронежской области. Всего нами было собрано 17 растений.

Для проведения хромосомного анализа мы обрабатывали материал по стандартной методике (Барыкина и др., 2004), которую мы постарались адаптировать к полевым условиям. Для обработки кончики корней мы помещали в микропробирки, жидкости меняли механическим дозатором с наконечниками до 1 мл. Мацерацию проводили в обычном бытовом электрическом чайнике. Если просто нагревать плавающую микропробирку, она вскрывается из-за повышения давления, и материал портится. Чтобы этого не происходило, мы придумали приспособление, которое изготовили из пластмассовой крышки контейнера для биопроб (рис. 1). В отверстие в крышке плотно вставлялась микропробирка. Сама крышка с помощью трех проволок подвешивалась к стенкам чайника. Вода наливалась до уровня этой крышки, поэтому даже если микропробирка вскрывалась, корешки не вываливались в воду и материал сохранялся. После мацерации корешки помещали на предметное стекло, отрезали апекс и раздавливали его в капле 45% уксусной кислоты под покровным стеклом, после чего немедленно микроскопировали.



Рис. 1. Сделанное нами приспособление для мацерации корешков лютика.

Выбранные нами растения мы выкапывали целиком с комом почвы в различное время суток (утром, днем и вечером – для выявления суточной активности корневой меристемы), размачивали в течение 8–12 часов, далее отмывали корневую систему, стараясь не повредить апексы корней. Найденные кончики корней, длиной около 1 см, отрезали, и фиксировали, у части материала проводили предобработку 0,05% раствором колхицина в течение 4–5 часов с последующей промывкой 3 сменами водопроводной воды. Далее корешки окрашивали двумя способами: ацетокармином или пропионовым лакмоидом, и готовили давленные препараты.

Для окрашивания ацетокармином корешки фиксировали в фиксаторе Кларка в течение 12 часов (оставляли материал на ночь). Затем промывали 3 сменами 96% этанола по 30 минут каждая и помещали в 70% этанол на 4 часа, затем промывали корешки 45% уксусной кислотой (3 раза по 15 минут) и заливали ацетокармином. Окрашивание проводили 4 часа, после чего корешки, находящиеся в микропробирках, мацерировали в течение 17 минут. Для окрашивания пропионовым лакмоидом отрезанные корешки помещали непосредственно в раствор красителя (в 45% уксусной кислоте) и оставляли материал на ночь (фиксация и одновременно окрашивание в течение 12 часов), затем материал помещали в 45 % уксусную кислоту и мацерировали также в течение 15 минут.

Препараты изучали под микроскопом МБР-1 с осветителем ОИ-13, позволяющим настраивать свет по Кёлеру, на увеличениях 40X и 90X. Найденные метафазные пластинки фотографировали с помощью

цифровой фотокамеры. Кариотип прорисовывали в среде Adobe Photoshop CS4, далее подбирали гомологи и строили кариограммы.

Морфология хромосомы определяется в первую очередь положением центромеры. В соответствии с местом расположения центромеры выделяют основные формы хромосом: метацентрические, субметацентрические и акроцентрические. Метацентрические хромосомы отличаются тем что плечи у них одинаковой или почти одинаковой длины. Субметацентрические хромосомы имеют плечи разной длины. У акроцентрических хромосом центромера расположена к близко к одной из теломер.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Мы рассмотрели препараты из 27 корешков из 10 растений, собранных в окрестностях УНЦ «Веневитиново» и 7 на берегу озера в деревне Маклок. Часть была окрашена ацетокармином, часть – пропионовым лакмоидом. В первом случае очень хорошо видны хромосомы, так как содержимое цитоплазмы почти не окрашивается, но при этом плохо различимы границы клетки и сложно понять целые ли они (если ее целостность нарушена, ее нельзя использовать для подсчета хромосом). При окраске пропионовым лакмоидом границы клеток были видны лучше, но хромосомы окрашивались хуже, чем ацетокармином. У каждого растения активность меристемы зависит от суточного ритма растения. Для выяснения пика митотической активности мы выкапывали лютик около 10:00 утра и 18:00 вечера. Затем мы поливали растения и оставляли их на 6-10 часов. После этого отмывали корневую систему, отрезали сохранившиеся кончики корней длиной около сантиметра и фиксировали. Мы сравнивали растения, зафиксированные утром и вечером, после выдерживания в «теплице». Мы обнаружили, что интенсивность митозов во втором случае значительно выше. Следовательно, для хромосомного анализа материал собирать и фиксировать необходимо в первой половине дня.

Другая сложность заключалась в том, что на первый взгляд сложно отличить метафазу от ранней анафазы. Идеальным вариантом считается метафазная пластинка, в которой ни одна хромосома не налегает на другую и не нарушены границы клетки.

Колхицин - это сильнодействующее ядовитое вещество, выделяемое растениями. При обработке им клеток, он повреждает микротрубочки митотического аппарата, блокируя деление клетки в метафазе. Также он усиливает спирализацию хромосом, приводя к формированию «К-метафаз» с сильно укороченными и уплощенными хромосомами. Таким образом, предфиксационная обработка препаратов колхицином увеличивает число четких метафазных пластинок.

У меристемы, фиксированной без предобработки, мы находили большое число пластинок, у которых не в состоянии были точно подсчитать число хромосом из-за большой их длины и налегания друг на друга.

У материала, прошедшего предобработку, хромосомы существенно короче. Нами было найдено 2 метафазные пластинки хорошего качества.



Рис. 2. Кариотип *Ranunculus repens* из окрестностей УНЦ «Веневитиново», $2n=32$.

Нами установлено, что исследованные растения лютика ползучего представляют собой тетраплоиды с $2n=32$, $x=8$.

Кариотип *Ranunculus repens* (рис. 2 и 3) состоит из 6 пар метацентрических, 8 пар субметацентрических и 2 пар субacroцентрических хромосом. Спутничных хромосом мы не выявили.

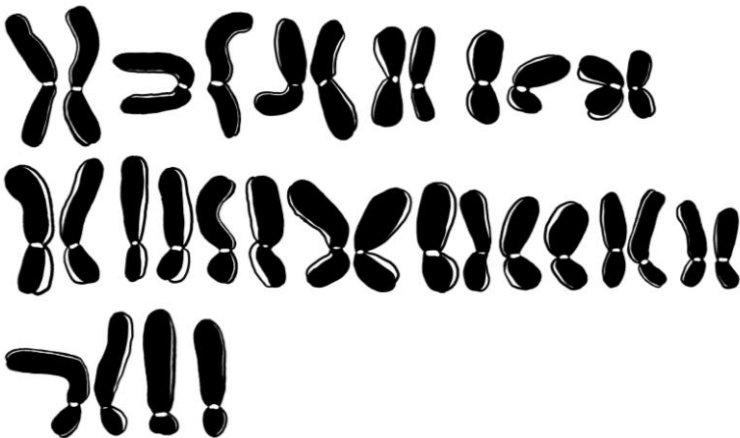


Рис. 3. Кариограмма *Ranunculus repens* из окрестностей УНЦ «Веневитиново», $2n=32$.

Размеры замыкающих клеток устьиц косвенно указывает на плоидность растения. У всех изученных нами особей замыкающие клетки устьиц не различались своими размерами (рис. 4). У растений, собранных нами в окрестностях СОК «Веневитиново» длина устьичной

щели составила 42 ± 1 мкм, а из окрестностей деревни Маклок - 44 ± 2 мкм. Опушение же особой сильно варьирует. У растений, растущих близ СОК «Веневитиново», наблюдается густое прижатое опушение (рис. 5). У растений, растущих в окрестностях деревни Маклок, напротив, наблюдается менее густое опушение отстоящими волосками (рис. 5). Плотность опушения – очень лабильный признак, подверженный сильной внутривидовой изменчивости. Обычно ее причиной выступают различия в условиях произрастания. Рядом с СОК «Веневитиново» лютик растет на влажной болотистой почве луга, среди высоких зарослей различных злаков, сами растения довольно высокие, сильно облиственные с малым количеством ползучих побегов. Около деревни Маклок мы собирали лютик на обочине дороги, на песчаной почве, где кроме лютика практически ничего не растет, растения представляют собой длинные ползучие побеги с 2-3 листьями в узлах.

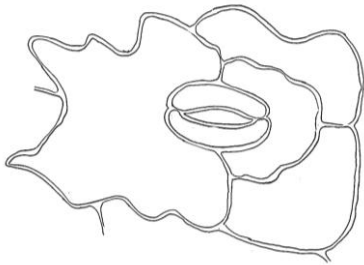


Рис. 4 Устьичный аппарат *Ranunculus repens*.

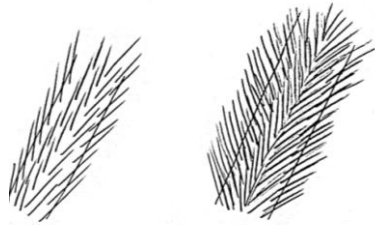


Рис. 5. Изменчивость опушения молодых стеблей *Ranunculus repens*. Слева – опушение у растений из окрестностей дер. Маклок, справа – близ УНЦ «Веневитиново».

ВЫВОДЫ

1. Наибольшая активность корневой меристемы *Ranunculus repens* приходится на первую половину дня.
2. Популяции этого вида на севере Воронежской области принадлежат наиболее распространенному цитотипу *Ranunculus repens* - $2n = 32$.
3. Характер опушенности стеблей сильно варьирует в зависимости от условий произрастания и не зависит от плоидности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Первова Ю.А., Гершунина Л.М. О внутривидовой изменчивости *Ranunculus repens* L // Бюлл. МОИП, отд. Биол., 1976. Т. 81, № 4. С. 64-74.

- Барыкина Р.П. и др. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М., 2004.
- Флора восточной Европы, том 10 / под ред. Н.Н. Цвелева. СПб.: Мир и семья; изд-во СПХФА, 2001. 670 с.
- Хромосомные числа цветковых растений / под ред. А.А. Федорова. Л.: Наука, 1969. 928 с.
- Baltisberger M., Widmer A. Karyological data of some angiosperms from Romania // Willdenowia. 2009. Vol 39. P. 353–363.
- Coonen L.P. The Chromosomes of *Ranunculus* // Amer. J. Bot. 1939. Vol. 26, №1. P. 49-58.
- Hörandl, E., Paun O., Johansson J.T., Lehnebach C., Armstrong T., Chen L., Lockhart P. Phylogenetic relationships and evolutionary traits in *Ranunculus* s.l. (Ranunculaceae) inferred from ITS sequence analysis // Mol. Phylog. Evol. 2005. Vol. 36. P.305-327.
- Larter L.N.H. Chromosome variation and behavior in *Ranunculus* L. // Genetics. 1932. Vol. 26. P. 255-283.

БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА ASTERACEAE

О.В. Мосунова, А.М. Соколова, А.Е. Талипова

Научный руководитель: М.В. Ремизова

Работа выполнена в 2010 году.

ВВЕДЕНИЕ

Растения, в целом выбрав в ходе эволюции прикрепленный образ жизни, все же не лишены способности совершать некоторые движения. У целого ряда растений в связи с особенностями цветения и/или для увеличения эффективности фотосинтеза выработались определённые биоритмы. Известно, что многие растения обладают очень высокой чувствительностью к свету. При этом проявления этой чувствительности можно наблюдать невооруженным глазом (Кирпичников, 1981). Известно, что некоторые растения обладают суточными ритмами открывания и закрывания цветков. Так, например, многие представители рода *Dianthus* (Гвоздика) в определенное время закрывают цветки на ночь и в определенное же время открывают их утром. Такая особенность гвоздик хорошо известна, за что их иногда называют «часиками» (Киселева и др., 2010). Не менее известна и чувствительность некоторых растений поворачиваться вслед за солнцем или, наоборот, от него. Это одно из проявлений фототропизма - гелиотропизма. Примером положительного гелиотропизма является

Helianthus annuus (Подсолнечник), корзинки которого поворачиваются так, чтобы быть наиболее хорошо освещенными. При отрицательном гелиотропизме, особенно хорошо выраженном у растений открытых мест, их листья располагаются в одной плоскости и поворачиваются ребром к солнцу, что уменьшает перегрев и транспирацию (Кирпичников, 1981). Хорошо иллюстрируют этот феномен *Lactuca serriola* (Латук компасный) (Кирпичников, 1981; Киселева и др., 2010).

Сложноцветные (Asteraceae, =Compositae) – одно из крупнейших семейств мировой флоры, многие представители которого демонстрируют как способность открывать и закрывать соцветия-корзинки в зависимости от интенсивности освещения, так и явление гелиотропизма. Тем не менее, не у всех сложноцветных суточная динамика их движений подробно изучена. Известно, что движения растений, если они затрагивают цветки и соцветия, постепенно исчезают с возрастом. Таким образом, биология цветения сложноцветных представляет собой интереснейший объект для исследований

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

Целью нашей работы было изучение биоритмов некоторых представителей сложноцветных, выражающихся в движениях: открывании и закрывании цветков и соцветий, а также в гелиотропизме.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1. Выбрать модельные объекты для исследования;
2. Выявить время открывания и закрывания корзинок у выбранных объектов;
3. Выявить динамику цветения каждого цветка в отдельности и корзинки в целом у выбранных представителей сложноцветных;
4. Выявить влияние возраста соцветия на его способность к движению.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Путем предварительного осмотра территории СОК «Веневетиново» мы выбрали следующие объекты для нашего исследования:

Подсемейство Lactucoideae

Chondrilla juncea – Хондрилла ситниковая

Cichorium intybus – Цикорий обыкновенный

Hieracium sp. (*Pilosella* sp.) - Ястребинка

Tragopogon podolicus – Козлобородник подольский

Подсемейство Astroideae

Rudbeckia sp. – Рудбекия (декоративное растение)

Рудбекия и козлобородник были выбраны как объекты, демонстрирующие положительный гелиотропизм. Остальные растения обладают суточным ритмом открывания и закрывания корзинок. При этом все растения (возможно, за исключением ястребинки, так как у многих видов этого рода отмечен апомиксис) являются насекомопопыляемыми.

Непосредственно наблюдения проводились 26 и 27 июня 2010 года. Выбрав несколько модельных растений ястребинки, цикория и хондриллы и пометив несколько корзинок, мы отслеживали изменения в них с 4.00 часов утра до времени отцветания. Каждые 20 минут оценивали состояние корзинок и проводили их фотосъёмку. На следующий день полученные результаты были проверены.

Для изучения гелиотропизма мы производили фотосъёмку растений с одного и того же ракурса относительно неподвижного объекта - вкопанной палки - каждый час в течение дня.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В общем, ритмику цветения выбранных нами сложноцветных из подсемейства *Lactucoideae* можно описать так: при раскрывании корзинки цветки сначала проходят мужскую фазу цветения, а затем - женскую, позже корзинка закрывается.

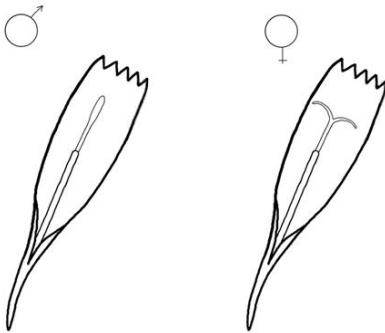


Рис. 1. Фазы цветения цветка у представителей подсемейства *Lactucoideae* (завязь не показана).

У цикория корзинки функционируют один день, у ястребинки и хондриллы 1-2 дня. В том случае, если корзинки открываются на второй день, все цветки находятся в женской фазе цветения. Функционирование корзинки на второй день предоставляет дополнительную возможность для перекрестного опыления. При этом ястребинка, плоды которой, возможно, образуются в результате апомиксиса, показывают тот же суточный ритм и ту же продолжительность функционирования корзинки.

У ястребинки было отмечено два типа перехода всей корзинки из мужской фазы цветения в женскую: 1) постепенный переход цветков корзинки из мужской фазы цветения в женскую от периферии к центру корзинки и 2) резкая смена фазы цветения, которая происходит почти одновременно у всех цветков корзинки.

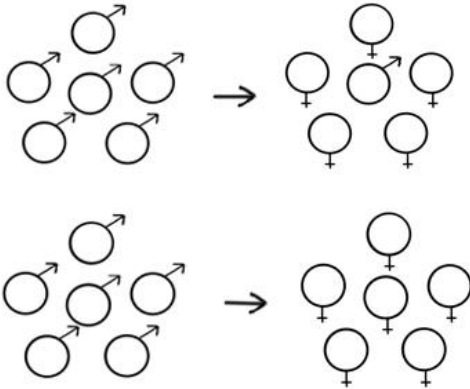


Рис. 2. Смена фаз цветения в корзинках *Pilosella* sp.

Цветки в корзинке хондриллы также проходили женскую фазу по направлению от периферии к центру.

В корзинках цикория тенденция сохранялась, но было отмечено много цветков-исключений. Возможно, это связано с тем, что цикорий занимает промежуточные положения между хондриллой и ястребинкой по числу цветков в соцветии. У ястребинки цветки в корзинке многочисленные, и детальные закономерности порядка распускания цветков проследить трудно. У хондриллы корзинки малоцветковые, «сбившиеся» цветки легко выявляются.

Стоит отметить, что первые посетители цветков - пчёлы - появлялись уже при вступлении всей корзинки в женскую фазу. На корзинках, всё ещё находящихся в мужской фазе, они долго не задерживались. Через некоторое время рыльца темнели, закручивались, цветок закрывался (точнее у него увядал венчик).

Корзинки ястребинки раскрывались в девятом часу утра, примерно в 8.20, корзинки хондриллы - около 9.00, цикория - около 7.00 часов утра. Заканчивали суточное цветение растения также в разное время: ястребинка около 11.00 утра, хондрилла - около 12.00, а зацветающий раньше всех цикорий - в 10.00.

Наблюдения за цикорием уже после выполнения этой работы показали, что за пределами Воронежской области (в Подмосковье и Карелии) цикорий цветёт до 15-17 часов. Возможно, изменения в

ритмике цветения растения были вызваны неблагоприятными условиями лета 2010 года, в частности, аномальной жарой.

Наблюдение за растениями, обладающими положительным гелиотропизмом (рудбекия и козлобородник), показало, что растения рудбекии, только начинающие цвести в полную силу, двигаются за солнцем интенсивно, и особенно интенсивно ранним вечером, в нашем случае в 17-18 часов, а растения с давно цветущими корзинками, несмотря на высокодекоративный вид, двигаются еле заметно.

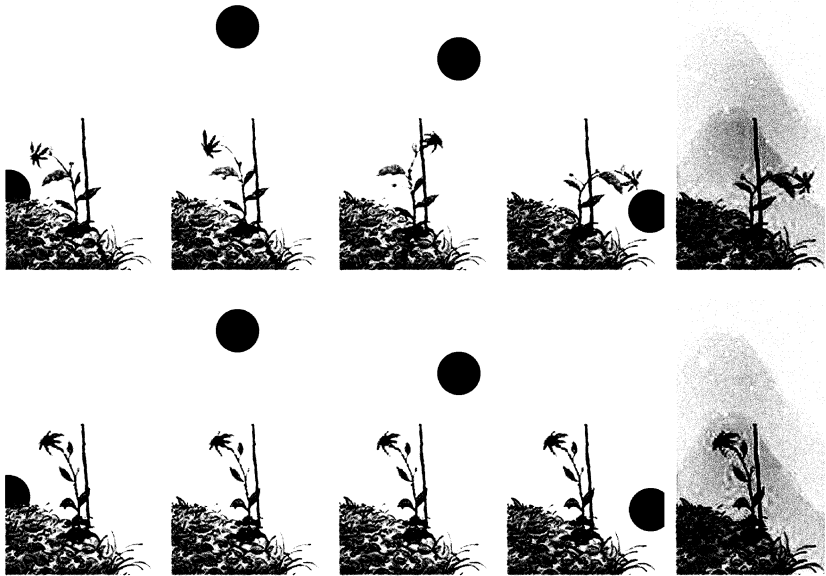


Рис. 3. Гелиотропизм у *Rudbeckia*. Верхний ряд – растение в начале цветения. Нижний ряд – растение в конце цветения.

Козлобородник к началу наблюдений отцвел, но и в этом случае его корзинки продолжали гелиотропические движения, которые были интенсивны в первой половине дня (с 12.00 до 14.00). Движения козлобородника менее активны, чем у рудбекии и носят не вращательный, а колебательный характер, что, возможно, связано с их большим возрастом.

ВЫВОДЫ

1. Растения из подсемейства Lactucoideae семейства Asteraceae различаются по времени зацветания и сроку цветения корзинок.
2. Способность к гелиотропическим движениям у рудбекии и козлобородника зависит от возраста корзинки. Данные растения различаются по характеру движений и времени активности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Киселева К.В., Майоров С.Р., Новиков В.С. Флора средней полосы России. М.: Фитон+, 2010. 544 с.
- Кирпичников М.Э. Семейство сложноцветные (Asteraceae, или Compositae) // Жизнь растений. Т. 5. Ч. 2. М.: Просвещение, 1981. С. 462-477.

**ОПУШЕНИЕ ЛИСТЬЕВ *ARTEMISIA CAMPESTRIS* КАК
ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНЫЙ ПРИЗНАК И ПРИЧИНЫ ЕГО
ВАРИАБЕЛЬНОСТИ**

М.С. Нуралиев, О.Л. Кардымон, А.А. Макарова, А.Л. Сенчукова,
В.В. Чижикова

Научный руководитель: А.С. Беэр
Работа выполнена в 2006 году.

ВВЕДЕНИЕ

Род *Artemisia* насчитывает около 500 видов и является самым крупным в трибе антемидейные (Anthemideae) и одним из самых больших в семействе сложноцветные (Compositae) (Жизнь растений, 1981).

Морфологические особенности стеблей, листьев, корзинок, цветков — важные систематические признаки, необходимые для правильного определения видовой принадлежности растений. Трудность идентификации полыней заключается, прежде всего, в их огромном внутривидовом полиморфизме, который замечен наиболее отчетливо при сравнении растений из различных популяций. При этом изменчивость, как правило, захватывает большинство морфологических признаков, традиционно используемых в систематике рода: общие размеры, опушение стеблей и листьев, форму соцветия, размеры и число корзинок, число цветков в корзинке (Крашенинников, 1946; Коробков, 1981).

Из-за многообразия полыней возникло множество переходных форм. Особенно это относится к степным видам. Сильная изменчивость, помноженная на эволюционную молодость группы, создает серьезные препятствия для разграничения и определения видов, и эта область знаний требует обширных исследований. Мы обратили внимание на два вида полыней из подрода *Dracunculus* (эстрагоновые): *A. campestris* (полынь равнинная) и *A. marschalliana* (полынь Маршалла). В литературе последних лет они объединяются под названием *A. campestris*.

Эти виды (или морфотипы) обладают сходными морфологическими особенностями, такими как строение корзинок и цветков, а также вегетативной сферы. Они произрастают на одной и той же территории и нередко даже образуют смешанные популяции. Единственным признаком, по которому ранее различали эти виды, является опушение. Считалось, что *A. campestris* представлена как малоопушенными, так и неопушенными формами, и при этом существуют промежуточные, а *A. marschalliana* представлена в основном опушенными формами. Однако точные подсчеты плотности опушения с применением математических методов никогда не проводились, а все определения делались «на глаз».

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

Цель нашей работы – выявления характера внутрипопуляционной изменчивости плотности опушения черешка листа у *A. campestris* на территории Липецкой и Воронежской областей. В качестве нулевой гипотезы (H_0) мы избрали широкое понимание таксона *A. campestris* и следующее из этого нормальное распределение образцов по выбранному признаку.

Для достижения этой цели мы поставили перед собой следующие задачи:

1. Сбор материала для максимально возможного количества промеров.
2. Выработка методики подсчета плотности опушения.
3. Статистическая обработка данных. Проверка нулевой гипотезы.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

В определителях растений за последние 50 лет прослеживается тенденция от разделения этой группы растений на *A. campestris* и *A. marschalliana* к признанию единого вида - *A. campestris*.

В определителе П.Ф. Маевского (1964) отмечено, что *A. campestris* произрастает на сухих лугах, травянистых склонах, лесных полянах, у дорог. В список областей, в которых встречается данный вид, включена Липецкая область, но не включена Воронежская. *A. marschalliana* встречается на сухих лугах, в степях, на песках, на травянистых склонах, лесных полянах, сосновых борах. Представителей вида можно найти как в Липецкой, так и Воронежской областях. Вид является очень близким к *A. campestris*, но отличается более рыхлыми соцветиями, мелкими корзинками и другими признаками. При определении виды расходятся в следующей тезе: если обертки, ножки корзинок, веточки метелки голые, листья слабо опушенные - то можно выйти на *A. campestris*. Если же обертки волосистые, ножки корзинок, веточки

метелки обильно волосистые, листья волосистые, сероватые - то на *A. marschalliana* (Маевский, 1964).

Во «Флоре Европейской части СССР» также дается узкая трактовка видов в группе (Леонова, 1994), однако в последнем издании «Флоры Маевского» отмечена лишь *A. campestris*, и как синоним приводится *A. marschalliana*. Отмечается, что это чрезвычайно изменчивый вид, который часто разделяют на ряд более мелких на основании степени опушенности и особенностей строения соцветия. Однако, по мнению авторов убедительного разделения *A. campestris* s.l. до сих пор не получено (Маевский, 2006).

Такое же широкое понимание *A. campestris* мы видим в целом ряде других определителей и (Определитель..., 1995; Скворцов, 2000; Новиков и др., 2002; Губанов и др., 2004).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сбор материала проводился с 4 по 11 и с 16 по 19 июня 2006 года в окрестностях Биоцентра и Спортивно-оздоровительного комплекса Воронежского государственного университета «Веневитиново» в трех популяциях.

1. Воронежская область Новоусманский район, 8 км севернее поселка Дубовка, 1 км юго-западнее СОК «Веневитиново», на левобережном склоне террасы реки Усманки, в сосняке на песках. Мы собрали 172 образца (генеративных побегов с разных растений), двигаясь вдоль проложенной нами трансекты длиной 200 м вдоль верхней кромки склона террасы. При этом на подробном плане фиксировалось точное местоположение особей
 2. Воронежская область Новоусманский район, 1 км западнее пос. Маклок, 2 км восточнее СОК «Веневитиново», на песчаном берегу небольшого лесного озера. Собрано 20 образцов.
 3. Липецкая область, Задонский район, 4 км юго-западнее села Донское, урочище «Морозова гора» заповедника «Галичья гора», по вершине известнякового склона левого коренного берега реки Дон. Собрано 20 образцов.
- Всего собрано 212 образцов.

Чтобы быть уверенными, что исследуемый нами параметр не меняется у растений со временем, при сборе мы отмечали число побегов у выбранных растений (по 20 из каждой популяции). Считая, что в год нарастает по одному побегу, мы таким образом выясняли приблизительный возраст растений и затем сравнивали его с плотностью опушения листьев.

Для подсчета плотности опушения мы выбрали черешки четвертого снизу листа снизу, чтобы исключить влияние вариабельности опушения на различных частях генеративного побега. С помощью препаровальных игл мы отделяли эпидерму от остальных тканей черешка под бинокляром МБС-1, расправляли ее на предметном стекле, помещали в глицерин и изучали полученный препарат под микроскопом МБР-1 при увеличении 40×10 . Подсчет плотности опушения вели по клеткам-ножкам волосков. У большинства образцов промеры проводили в 20 повторностях. Для повышения точности измерений у 100 образцов из популяции 1 плотность опушения была промерена в 30 повторностях: по 15 двумя разными командами. Таким образом, всего было произведено 5740 промеров.

Полученные данные мы обрабатывали с помощью программы STATISTICA FOR WINDOWS 6.0. Вначале мы проанализировали различия плотности опушения между популяциями с помощью функции «Box whiskers» и проверили значимость этих различий между популяциями по критерию Спирмена. При этом из первой популяции для этого анализа случайным образом отобрали 20 особей, чтобы обеспечить равенство выборок.

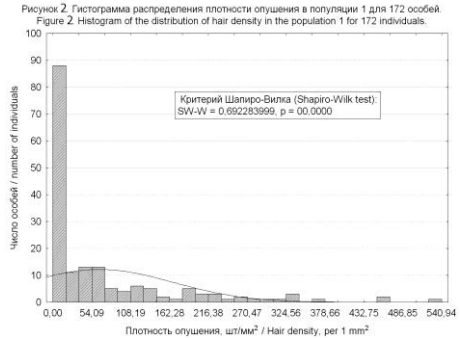
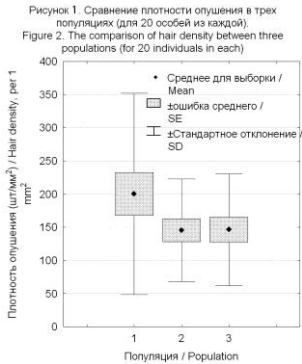
Внутрипопуляционную изменчивость проанализировали для первой популяции. Характер распределения установили с помощью двумерных гистограмм, проверяя их нормальность по критерию Шапиро-Вилка. Вначале мы построили гистограмму распределения для средних значений плотности опушения у 172 особей разбив выборку на 30 категорий. Однако результаты анализа для такого размера выборки достоверны лишь для 15 категорий, но при этом сильно снижается «разрешающая способность» гистограммы. Для того чтобы иметь возможность максимально сузить ширину каждой категории и соответственно существенно увеличить их число, мы построили гистограмму распределения отдельно для 4940 промеров (для тех же 172 особей) числа волосков в поле зрения микроскопа при ув. 40×10 , разбив получившуюся выборку на 100 категорий.

Для выяснения распределения опушенных особей в пространстве мы построили график зависимости плотности опушения особей от их расположения. По оси абсцисс расположили особи в порядке их сбора во время движения по трансекте от первой до последней.

У тех 100 особей первой популяции, плотность опушения которых мерили разделившись на 2 команды (каждая независимо от другой делала по 15 промеров с разных препаратов) мы решили сопоставить значения, полученные каждой командой. Для этого мы посчитали коэффициенты корреляции Спирмена между двумя сериями промеров для каждой из этих особей.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Результаты анализа различий в плотности опушения между тремя популяциями показали, что как крайние значения (0-350 волосков на 1 мм²), так и стандартные ошибки (130-160) в популяциях №№ 2 и 3 одинаковы (рис. 1). Популяция №1 отличается от них большим максимальным значением (540 волосков на 1 мм²) и стандартной ошибкой (160-230).

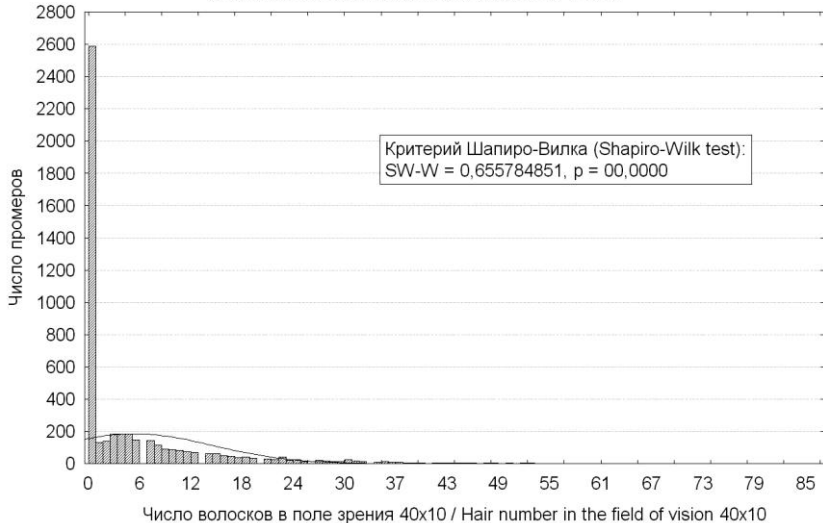


Детальный анализ изменчивости опушения листьев для всех особей из популяции №1 показал, что распределение плотности опушения нормальное (рис. 2). Это подтвердил критерий Шапиро-Вилка ($p=0,0000$). Распределения изучаемого параметра в популяциях 2 и 3 близкими к нормальным не оказались. На гистограмме (рис. 2) видны два пика. Основной пик соответствует среднему значению опушения для популяции, характерному для нормального распределения, - около 54 волосков на 1 мм². Второй пик, наиболее ярко выраженный, относится к рангу, включающему в себя особей с нулевой плотностью опушения (т.е. неопушенных), - от 0 до 18,03 волосков на 1 мм². Эти особи составляют примерно половину выборки. Такая же тенденция наблюдается в популяции 3. На гистограмме, построенной не по образцам, а по всем 4940 просчитанным полям зрения, этот пик заметен особенно резко (рис. 3). В остальном, этот график похож на построенный по особям.

Мы исследовали зависимость плотности опушения листьев от местоположения особи в популяции (рис. 4). Для этого мы в одной системе координат изобразили графики «box whiskers» для каждой особи из популяции 1 по всем промерам, расположив эти особи по порядковым номерам (т.е. в порядке сбора по трансекте). На получившейся схеме хорошо заметны две области, на которых опушение особей исследуемого вида особенно велико.

Рисунок 3. Гистограмма распределения числа волосков на единицу площади в популяции 1 по 4940 промерам (число волосков / поле зрения при ув. 40x10).

Figure 3. Histogram of the distribution of hair number per a square in population 1 with 4940 surveys (hair number/field of vision with magnification 40x10).



Мы не выявили никакой зависимости между опушением листа и возрастом исследуемых растений как во всей выборке (60 особей), так и в отдельных популяциях (во всех случаях $p > 0,05$).

Обработка данных по достоверности измерений показала, что статистически значимые различия отсутствуют для 77 из 100 особей, т.е. 23% первичных данных собрано с ошибкой. При этом верными мы считали промеры, проведенные со сходными результатами двумя независимыми группами.

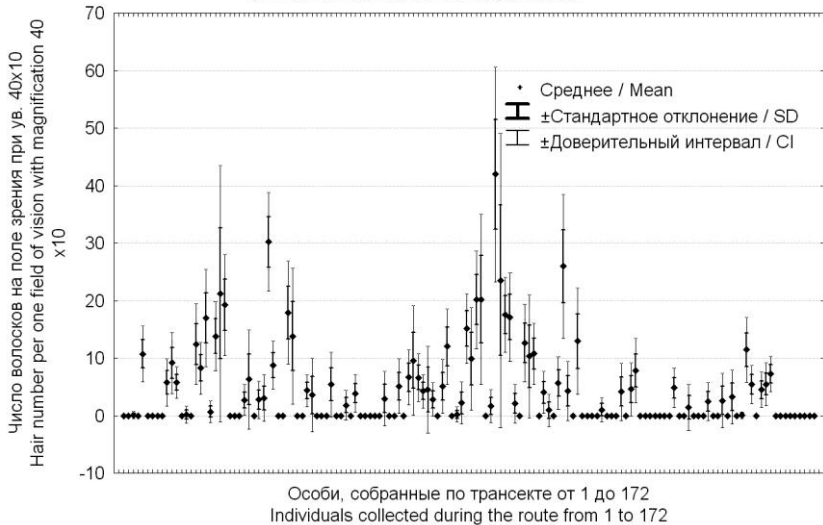
ОБСУЖДЕНИЕ

Эпидерма исследуемых форм полыней несет кроющие Т-образные волоски – многоклеточные образования, состоящие из небольшой одно- или двухклеточной цилиндрической ножки, имеющей толстую клеточную стенку, и молотовидной клетки, удлинённой в плоскости, параллельной эпидерме (Безр, 2003). Молотовидные клетки нередко облетают при несильном соскабливании или просто в процессе старения вегетативных органов растения, так что внешне к концу вегетационного сезона растения выглядят неопушенными. Однако ножки прочно прикреплены к клеткам эпидермы, и часто обнаруживаются даже на неопушенных с виду растениях. Поэтому именно по ним мы и вели подсчет плотности опушения.

Изученные нами популяции полыней расположены друг относительно друга следующим образом: две из них находятся на расстоянии в пределах 10 км на разных берегах реки Усманки (популяции 1 и 2), и третья – в заповеднике «Галичья гора», в 150 км от СОК «Веневитиново». Там не менее, по полученным нами данным, именно популяция №1 несколько отличается от остальных по плотности опушения листа: стандартные ошибки практически не пересекаются (рис 1). Однако амплитуды значений отличаются мало, и по критерию Спирмена гипотеза о различии популяции №1 от №№2 и 3 отвергается ($p > 0,05$). 2-ая и 3-я же популяции, как видно из графика, практически не отличаются друг от друга по этому признаку.

Рисунок 4 Зависимость плотности опушения особей от их расположения по трансекте в популяции 1 (см. описание методики сбора материала).

Figure 4 The dependence of hair density of individuals on their location at a route in the population 1 (see the description of collecting method).



Обнаруженные нами популяции полыней располагаются относительно рельефа следующим образом: Первая – на водоразделе, вторая – на берегу озера и третья – на древней террасе реки Дон. Возможно, именно из-за этих экологических отличий популяция №1 не похожа на остальные по плотности опушения листьев. Водораздел, в отличие от склонов и террас, является более засушливым местообитанием. Приспособлением к таким условиям может явиться

повышенная плотность опушения листьев, препятствующая активному испарению воды с их поверхности.

Нормальность распределения по опушению изученных нами образцов говорит о том, что все они, по-видимому, относятся к одному виду и в сумме отражают норму реакции вида по данному признаку. Наличие дополнительного пика неопушенных особей говорит, возможно, о том, что в данных условиях произрастания этот признак полезен для растения. Так, отсутствие волосков на эпидерме делает более эффективной транспирацию, что немаловажно в теплом климате с достаточным увлажнением для терморегуляции. Также высокое число образцов с малой плотностью опушения могло появиться вследствие факторов, дополнительно влияющих на растения в определенный период жизни или в определенных условиях.

Другой вид распределения при исследовании популяций в отдельности обусловлен, скорее всего, тем, что выборка в данном случае используется на грани достоверной – по 20 образцов.

На отдельные небольшие участки поверхности листа подобные факторы действуют более эффективно, к тому же на малых участках сказывается неравномерность опушения, поэтому выявляется особенно большое число полей зрения с минимальным (0-1) числом волосков.

По литературным данным, опушение – единственный признак, по которому возможно различить *A. campestris* и *A. marschalliana*. Действительно, их ареалы и почвенно-биотопические предпочтения практически не отличаются друг от друга. Кроме того, нередко встречаются смешанные популяции. Исходя из наших результатов, четкой границы по этому признаку между различными формами нет, а, следовательно, можно считать их, самое большее, двумя морфотипами одного вида. Тогда выделяемая ранее *A. marschalliana* является слабоопушенной формой *A. campestris*, либо же вовсе включает растения с облетевшими молотовидными клетками волосков (которые и создают внешний облик опушенности).

Различия в опушении растений в разных участках популяции говорит в пользу детерминированности этого признака эколого-биотопическими факторами, что в какой-то степени объясняет нормальное распределение опушения и его непрерывную вариабельность в целом.

Отсутствие зависимости плотности опушения от возраста растения позволяет использовать этот признак как диагностический и говорит в пользу достоверности наших данных, так как в таком случае их можно экстраполировать на все остальные особи вида без каких-либо дополнительных поправок.

Результаты исследования достоверности первичных данных позволяют судить о степени точности наших измерений и первичных измерений, требующих подсчета вручную, вообще, то есть оценить вклад человеческого фактора в погрешность получаемых результатов. Вероятно, в связи с этим большие временные затраты на точную обработку данных на самом деле не оправдываются, так как точность теряется уже на первых этапах исследования.

ВЫВОДЫ

1. Опушенность листьев исследуемых форм полыней можно использовать в качестве определяющего признака, так как он не меняется у растения с течением времени.
2. *A. marschalliana*, по-видимому, не является отдельным видом, а представляет собой слабоопушенную форму *A. campestris*.
3. Амплитуда плотности опушения *A. campestris* обусловлена нормой реакции вида по данному признаку, однако существуют факторы, ведущие к повышению числа растений в популяции со слабоопушенной эпидермой, либо к изменению признака в популяции в целом.
4. Кажущаяся неопушенность растения нередко оказывается ложной из-за облетания молотовидных клеток волосков.
5. Популяции полыней неоднородны по степени опушенности листьев.
6. Достоверность исследований, связанных с измерениями, часто нарушается уже на этапе сбора первичных данных.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.

- Безр А.С. Структура синфлоресценций у видов секции *Campestres* рода *Artemisia* L. (*Asteraceae*) и ее значение для систематики группы. // Бот. журн. Т. 88, № 3, 2003. С. 52–64.
- Губанов И.А., Киселева К.В., Новиков В.С., Тихомиров В.Н. Иллюстрированный определитель растений Средней России. Том 3: Покрытосеменные (двудольные: раздельнолепестные). М.: КМК, Ин-т технологических исследований. 2004. 520 с.
- Жизнь растений / Под ред. академика АН СССР А.Л. Тахтаджяна. Т. 5 (Цветковые растения), ч. 2, 1981. 510 с.
- Коробков А. А.. Полыни Северо-Востока СССР. Л.: Наука, 1981. 120 с.
- Крашенинников И.М. Опыт филогенетического анализа некоторых евроазиатских групп рода *Artemisia* L.. в связи с особенностями палеогеографии Евразии // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Т.2., 1946. 110 с.

- Леонова Т.Г. Полынь – *Artemisia L.* // Флора Европейской части СССР. Л., 1994. Т. 7. С. 150-174.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. Изд. 9. Л.: Колос, 1964. 879 с.
- Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. М.: КМК, 2006. 600 с.
- Новиков В.С., Губанов И.А. Популярный атлас-определитель. Дикорастущие растения. М.: Дрофа, 2002. 416 с.
- Определитель сосудистых растений центра европейской России / И.А. Губанов, К.В. Киселева, В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров. 2-е изд., дополн. и перераб. М.: Аргус, 1995. 560 с.
- Скворцов В. Э. Атлас-определитель сосудистых растений таежной зоны Европейской России: определитель по генеративным и вегетативным признакам, региональные списки редких и охраняемых видов. М.: Гринпис России, 2000. 587 с.

ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ ПОБЕГА КОПЫТНЯ ЕВРОПЕЙСКОГО (*ASARUM EUROPAEUM L.*)

М.П. Райгородская, В.А. Кудрявцева
Научный руководитель: М.В. Ремизова
Работа выполнена в 2008 году.

ВВЕДЕНИЕ

Asarum europaeum – один из немногих представителей в основном тропического семейства Aristolochiaceae (Кирказоновые), обитающий в умеренных широтах. *Asarum europaeum* – довольно обычное невысокое, стелющееся по земле лесное растение, образующее достаточно плотный напочвенный покров. Структура побегов Копытня европейского до конца не исследована. Известно, что на стебле за вегетационный сезон развиваются три очередных чешуевидных листа и два супротивных фотосинтезирующих листа, имеющих длинные черешки и почковидную пластинку. Между фотосинтезирующими листьями расположен цветок, имеющий длинную поникающую цветоножку (Трифонова, 1980; Лотова, 2000). Обычно считают, что цветок расположен терминально, а почка возобновления находится в пазухе одного из фотосинтезирующих листьев (см. Трифонова, 1980; Лотова, 2000). Следовательно, побег нарастает симподиально, почка возобновления пазушная (рис. 1а). Особенностью этой схемы является отсутствие ветвления из пазухи второго фотосинтезирующего листа, при этом здесь не удастся наблюдать даже пазушной почки (рис. 1а). В качестве альтернативной гипотезы можно предположить, что цветок занимает боковое

положение и находится в пазухе одного из фотосинтезирующих листьев (рис. 1). При этом возможны два варианта структуры побега – с терминальной почкой возобновления (рис. 1б) и с пазушной почкой возобновления (рис. 1в). В первом случае нарастание побега моноподиальное, во втором – симподиальное. Вариант с моноподиальным нарастанием, так же как и традиционная схема, предполагает отсутствие ветвления из пазухи одного из фотосинтезирующих листьев. В варианте с симподиальным нарастанием главная ось быстро прекращает свой рост, не продолжаясь выше места прикрепления фотосинтезирующих листьев.

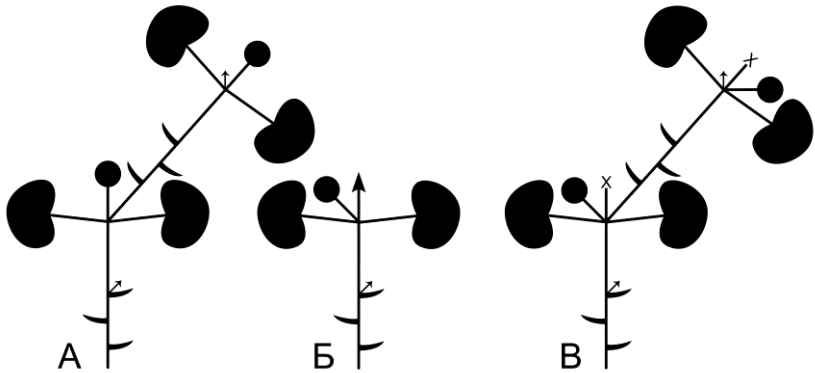


Рис. 1. Схемы, иллюстрирующие три гипотезы о структуре побегов *Asarum europaeum*. А – традиционная схема с терминальным цветком и пазушной почкой возобновления (показаны побеги двух порядков ветвления). Б – альтернативная схема с терминальной почкой возобновления и пазушным цветком (показан один порядок ветвления). В – альтернативная схема с пазушными цветком и почкой возобновления. Эта схема согласуется с результатами данного исследования.

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

Целью работы стало изучение строения побеговой системы *Asarum europaeum*. Перед нами стояли задачи:

- 1) установить положение цветка и почки возобновления в системе побегов (пазушное или терминальное) при изучении морфологии побега и хода проводящих пучков в стебле,
- 2) найти аномалии в строении побегов, помогающие определить положение цветка и почки возобновления.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Основным методом исследования был сравнительно-морфологический. Нами были исследованы две популяции *Asarum europaeum* – в лесу и у стены лаборатории. Положение цветка и почки возобновления

устанавливали сначала путем морфологического анализа многолетних корневищ, а затем проверяли выдвинутые о структуре побега гипотезы, изготавливая продольные и серийные поперечные срезы с целью установить характер иннервации интересующих нас структур. Срезы изготавливали от руки, после чего проводили флуороглюциновую реакцию на одревеснение. Срезы рассматривали под стереомикроскопом. Часть срезов были схематично зарисованы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Растения, обитающие у лаборатории, все имели типичную для Копытня европейского структуру побега с тремя чешуевидными и двумя фотосинтезирующими листьями (рис. 2). Такое строение было как у побегов текущего года, так и у побегов прошлых лет. У растений лесной популяции (рис. 2) более чем половина исследованных побегов текущего года имели четыре чешуевидных листа вместо трех (16 из 30). У растений, имеющих несколько фотосинтезирующих побегов, все эти побеги были с четырьмя листьями. На побегах прошлых лет такой аномалии не было обнаружено, за одним исключением. Было обнаружено одно растение, которое на побеге трехлетнего возраста имело четыре чешуевидных листа. В пазухах двух верхних чешуевидных листьев заложилась почка, которая в этом году развилась в боковые побеги. На одном из этих побегов было три чешуевидных листа, на другом – три. Все листья расположены очередно двумя рядами (листорасположение по формуле $1/2$). При нарастании и ветвлении плоскость расположения листьев сохраняется. За исключением единственного случая, описанного выше, ветвление корневища происходило из пазухи верхнего чешуевидного листа (рис. 3).

При внимательном морфологическом изучении и при изучении приготовленных нами срезов мы выяснили, что фотосинтезирующие листья не супротивные, как это описывали ранее, а очередные, хотя и сильно сближенные (рис. 2). При этом цветок расположен в пазухе нижнего листа. Это подвергает сомнению традиционную гипотезу о структуре побега у копытня.

Изучение серий поперечных срезов побегов текущего и прошлого года показало, что цветоножка и почка возобновления иннервируются одинаково – в обе структуры из стебля отходят по 4 пучка (рис. 4, 5). Васкулатура побега весьма своеобразна. Следы листьев 4-пучковые 3-лакунные с двойным пучком средней жилки. Веточные следы (у боковых побегов, развивающихся в пазухах чешуевидных листьев) 4-пучковые. Пучки (их четыре), отходящие в почку возобновления (или на побегах прошлых лет в более молодой участок стебля) и цветок

расположены между пучками листовых следов. По направлению к верхушке побега они разделяются каждый надвое, образуя четыре более мелких (расположенных ближе к середине стебля) пучка и четыре крупных пучка. Мелкие пучки иннервируют цветоножку, крупные – почку возобновления. На побегах текущего года проводящая система почки возобновления развита не до конца – пучки, идущие в почку возобновления оканчиваются на уровне отхождения цветоножки или немного ниже (рис. 4, 5).

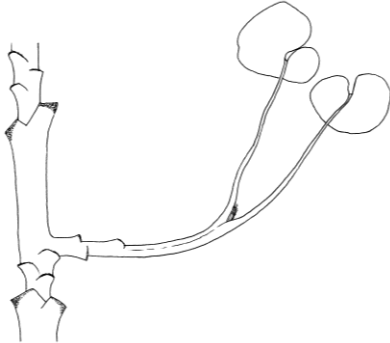


Рис. 3. Строение корневища *Asarum europaeum* в зоне ветвления из пазухи чешуевидного листа.

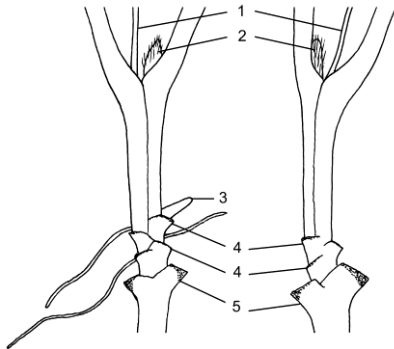


Рис. 2. Строение верхушки побега *Asarum europaeum*. Справа показан побег типичной структуры с тремя чешуевидными листьями, слева – побег с четырьмя чешуевидными листьями.

1 – цветоножка, 2 – почка возобновления, 3 – боковой побег, 4 – рубцы чешуевидных листьев, 5 – рубцы фотосинтезирующих листьев прошлого года.

Одинаковый характер иннервации цветоножки и почки возобновления предполагает, что обе эти структуры на побеге занимают одинаковое положение. Это положение может быть только пазушным, так как одновременно двух терминальных структур на побеге быть не может. При формировании побега его апикальная меристема, вероятно, прекращает свою дальнейшую активность сразу же после заложения фотосинтезирующих листьев. С этим, вероятно, связано и своеобразие васкулатуры побега. Таким образом, побеги нарастают симподиально, цветок и почка возобновления пазушные (рис. 1в). Побегов аномального строения, могущих подтвердить или опровергнуть нашу гипотезу, мы

не обнаружили. Все изученные нами побеги были устроены однотипно. Однако, изучая продольные срезы, сделанные с одного из побегов текущего года, в пазухе нижнего фотосинтезирующего листа наряду с цветком мы обнаружили сериальную почку в нисходящей серии (рис. 6). Сериальные почки характерны для некоторых представителей *Aristolochia* (Кирказона), типового рода семейства. Это наблюдение не опровергает нашей гипотезы о пазушном положении цветка, так как сериальная почка не имела собственной васкулатуры, а весь сериальный комплекс находился в пазухе нижнего фотосинтезирующего листа. Сериальные почки у копытня, даже если и закладываются, то, по-видимому, не развиваются в боковые побеги, так как мы не обнаружили на прошлогодних приростах боковых побегов, выходящих из пазух фотосинтезирующих листьев.

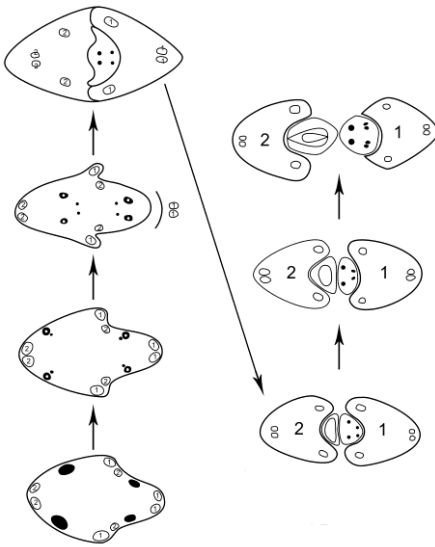


Рис. 4. Схемы серийных поперечных срезов через верхнюю часть побега текущего года. Срезы расположены по направлению к верхушке.

1 – пучки листового следа нижнего фотосинтезирующего листа или сам лист, 2 – пучки листового следа верхнего фотосинтезирующего листа или сам лист. Черным показаны пучки цветоножки, черным с белым кружком – пучки почки возобновления. На первом срезе черным показаны общие пучки цветоножки и почки возобновления.

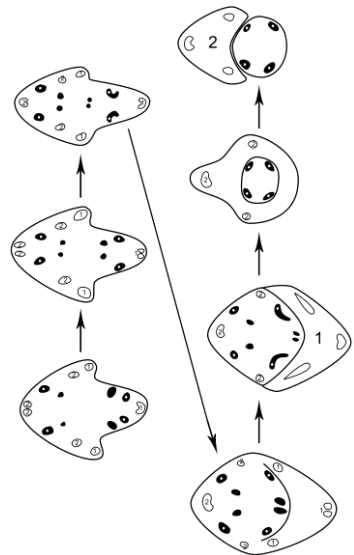


Рис. 5. Схемы серийных поперечных срезов через верхнюю часть побега прошлого года. Срезы расположены по направлению к верхушке.

1 – пучки листового следа нижнего фотосинтезирующего листа или сам лист, 2 – пучки листового следа верхнего фотосинтезирующего листа или сам лист. Черным показаны пучки цветоножки, черным с белым кружком – пучки побега следующего года.

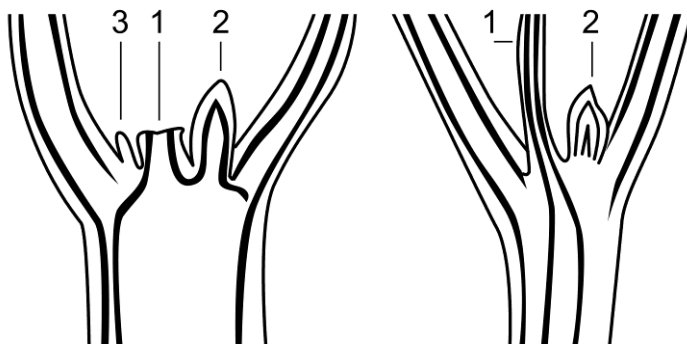


Рис. 6. Схемы продольных срезов через верхнюю часть побега текущего года. Слева показан срез побега с сериальной почкой в пазухе нижнего фотосинтезирующего листа, справа – срез побега типичного строения. 1 – цветоножка, 2 – почка возобновления, 3 – сериальная почка. Черным изображены проводящие пучки.

ВЫВОДЫ

- 1) Все листья, включая фотосинтезирующие, на побеге *Asarum europaeum* очередные.
- 2) Цветок и почка возобновления пазушные. Цветок находится в пазухе нижнего фотосинтезирующего листа, а почка возобновления – в пазухе верхнего фотосинтезирующего листа.
- 3) *Asarum europaeum* способен к заложению сериальных почек, однако побеги из этих почек, по-видимому, не развиваются.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лотова Л.И. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС, 2000. 526 с.
- Трифонов В.И. Семейство кирказоновые (Aristolochiaceae) // Жизнь растений. Т. 5(1). М.: Просвещение, 1980. С. 172-175.

РЕПРОДУКТИВНАЯ БИОЛОГИЯ ЛЮБКИ ДВУЛИСТНОЙ (*PLATANThERA BIFOLIA* (L.) RICH.)

Ан.Н. Семёнов, М.И. Лейзерович, М.В. Самсонова, Ал.Н. Семёнов

Научный руководитель: Беэр А.С.

Работа выполнена в 2006 году.

ВВЕДЕНИЕ

Большинство представителей семейства орхидные Orchidaceae, к которому относится и род любка *Platanthera*, имеют специфические способы опыления лишь ограниченным числом видов насекомых.

Причина тому в особенностях строения цветка представителей семейства. В основе строения цветка орхидных лежит трехчленный лилейный тип, претерпевший редукцию числа частей и значительные изменения в их структуре. Из 3 наружных листочков околоцветника изредка 2 или все 3 срастаются между собой. Из 3 внутренних — средний сильно отличается от остальных и называется губой. Губа обычно крупнее других членов околоцветника, нередко несёт нектарник в виде шпорца или продольной бороздки. У подавляющего большинства орхидных присутствует только одна тычинка, сросшаяся со столбиком и рыльцем в единую структуру, называемую колонкой (гиностемией). Пыльца собрана в поллинии. Специфичную функцию в опылении выполняет губа, располагаясь внизу и снаружи в удобном для насекомых положении.

Морфологическое строение цветков представителей рода любка несколько отличаются от других представителей семейства. В шпорцах цветков присутствует нектар, все особенности строения цветка говорят о том, что растения опыляются ночными бабочками (Джангильдин, Федорова, 2002). Поллинии прилипают к бабочке-опылителю в тот момент, когда она погружает свой хоботок в нектарник. При этом поллинии Любки двулистной приклеиваются своими липкими дисками к основанию хоботка насекомого, а Любки зеленоцветковой – к глазам. Эти различия связаны с разным расположением гнезд пыльника. Когда поллинии попадают на воздух, их каудиккулы, или хвостики, довольно быстро изгибаются и при посещении следующего цветка насекомым к рыльцу пестика приклеивается обычно лишь часть пыльцевой массы поллиния, а не целый поллиний, как у других представителей семейства (Дарвин, 1928).

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

Целью нашей работы было выяснить эффективность специализированного способа опыления у Любки двулистной (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.).

Задачи:

1. Определить размеры популяций исследуемых нами видов любки и проанализировать условия их произрастания.
2. Выявить опылителей изучаемых растений и определить объем выполняемой ими работы.
3. Выяснить необходимую продолжительность цветения каждого цветка и всего соцветия в целом для обеспечения оптимальной семенной продуктивности, связанной с опылением максимально возможного числа цветков для поддержания численности популяции.

ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

Любка двулистная и любка зеленоцветковая — многолетние травянистые растения 40 см. высотой, характеризующиеся наличием особых органов - корневых клубней, выполняющих запасающую функцию (Цараевская, 1995). Соцветие — рыхлая многоцветковая кисть длиной 10-20 см., стебель может нести несколько десятков цветков. Цветки обоеполые до 2 см длиной, с приятным запахом, белые (у Любки двулистной) или зеленоватые (Любка зеленоцветковая). Средний наружный листочек околоцветника обращён кверху и сближен с двумя боковыми листочками внутреннего круга, образуя подобие шлема. Два боковых листочка внутреннего круга узколанцетные, постепенно суженные в линейную пластинку. Нижняя губа линейно-ланцетная со шпорцем при основании (Цараевская, 1995). У Любки двулистной гнезда пыльника расположены параллельно и частично друга касаются, а у Любки зеленоцветковой — под углом друг к другу, не соприкасаются. Пыльца склеена в булавовидные поллинии с довольно длинными каудиками. Опыление растений осуществляется ночными бабочками. Вскоре после опыления околоцветник завядает. Его остатки сохраняются до созревания плодов (Цараевская, 1995). Любка зеленоцветковая зацветает 15-20 июня, полное цветение наблюдается 25 июня – 5 июля и продолжается 2-3 недели. Сроки цветения Любки двулистной также колеблются около этих чисел (Вахрамеева, Загульский, 1995). Размножение растений происходит почти исключительно семенами. У любки двулистной плоды завязываются примерно у 78% цветков, а семенная продуктивность составляет порядка 5384 семян на одну коробочку (Цараевская, 1995). У Любки зеленоцветковой плоды завязываются у 30-95% цветков зависимости от погоды и условий произрастания, в одной коробочке созревает в среднем 4199 семян (Вахрамеева, Загульский, 1995).

Некоторые авторы допускают возможность образования гибридов между исследуемыми видами (Nilsson, 1978, 1981).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Мы изучали биологию цветения Любки двулистной (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.).

Полевые исследования проводили с 16 по 20 июня 2006 г. в Воронежской области в 1 км севернее деревни Маклок в окрестностях биостанции Воронежского государственного университета Вeneвитиново.

Для изучения биологии опыления мы выбрали участок площадью 200 м²., на котором зафиксировано 17 особей Любки двулистной. В первые два дня наблюдений мы изучали лишь 9 особей, в оставшиеся

дни — все 17 особей. В 25 м западнее выбранной этой площадки росла единственная найденная особь Любки зеленоцветковой (*Platanthera chloranta* (Cust.) Rechenb.), за которой также производилось наблюдение. Однако, информация, собранная по этому растению, не учитывалась в дальнейшем анализе – полученная на одном растении, она не даёт нам права делать сколько-нибудь обобщённые выводы, но может быть использована для сравнения.

Насекомых-опылителей отлавливали используя энтомологический сачок и морилку. Определение пойманных насекомых до семейства мы осуществляли по определителю Горностаева (1999). Для определения насекомых до вида мы консультировались со специалистом по чешуекрылым (Lepidoptera) - Свиридовым Андреем Валентиновичем.

Для выявления опылителей и определения времени их наибольшей активности. Ежедневно в период с 16 по 20 июня с 20:00 до 5:30 часов мы наблюдали за опылением отобранных особей. Для подсчета эффективности опыления мы каждый день в период наблюдений отмечали число поллиний в раскрытых цветках отобранных растений (цветки в соцветии нумеровались снизу вверх, в соответствии с последовательностью их распускания).

Для расчета эффективности опыления Любки двулистной мы использовали данные наблюдений за последние 2 дня. Эффективность опыления (процент опылённых цветков за время цветения) мы считали по формуле: $t \times P \div N \times 100\%$, где t — время цветения одного цветка, P — число опыляемых за день цветков, N — общее число цветков на всех участвующих в эксперименте растениях.

С другой стороны мы вычислили минимально необходимую продолжительность цветения одного цветка для поддержания устойчивой семенной продуктивности, достаточной для воспроизведения популяции. Здесь мы воспользовались формулой $M \times T \div n$, где M – среднее число одновременно цветущих на одном цветоносе цветков, T – время цветения всего соцветия в целом, взятое из литературных источников, а n – среднее число цветков в соцветии.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Интересующие нас растения были найдены по заболоченному берегу низового болота, находящегося в междюнном понижении, на расстоянии от 0 до 15 метров от кромки воды в условиях слабой освещённости – в сложном сосняке с примесью осины и березы (см. список видов: Приложение №1). Всего нами было обнаружено 95 экземпляров Любки двулистной и 1 растение Любки зеленоцветковой на площади около 12500 м². Растения вида *Plantanthera bifolia* растут группами в основном по 3-5 особей (лишь в одном месте на восточном

берегу болота обнаружена группа из 11 растений), сами группы располагаются на значительном (от 20 до 45-135 метров) расстоянии друг от друга. Что подтверждается литературными данными (Быченко, Березина, 2004).

Всего нами было отмечено 309 цветков на 17 растениях. Из них раскрывшихся было 204. 18 и 19 июня зацвели ещё 27 цветков. На цветоносах в среднем присутствует 18 цветков, одновременно на цветоносе цветут около 12 цветков. Всего за двое суток было унесено 22 поллиниев из 14 цветков, находящихся на 9 растениях (по одному поллинию унесено из 6 цветков, по два из 8 соответственно), и у 4 цветков части пыльцевых мешков поллиниев были принесены на рыльца пестиков (Таблица 1). Таким образом, поллинии были унесены с 6,9% цветков, а пыльца обнаружена на рыльцах 2.0% цветков.

Мы обнаружили, что в небольшом числе цветков часть поллиниев поедается мелкими (до 2 мм. длиной) беспозвоночными, которых мы неоднократно наблюдали выползающими из гнезд опустошаемых ими пыльников, в некоторых из них поллинии вероятно сгнивают. Всего нами было обнаружено 5 таких цветков, в таблице 1 эти случаи отмечены знаком «?». Таким образом, у 2,5% наблюдаемых цветков поллинии разрушаются и цветки не участвуют в опылении.

Всего нами было поймано 4 опылителя. Это ночные бабочки из семейства *Sphingidae*, относящимися к виду сосновые бражники *Hyloicus pinastris* (L.). Время прилета насекомых-опылителей варьировало в границах с 21:40 до 22:25 (таблица 2).

В одном из цветков Любки зеленоцветковой на рыльце пестика был найден целый поллиний, хотя два родных поллиния находились в своих тычиночных гнёздах. Мы предполагаем, что целый пыльцевой мешок попал на данный цветок случайно, по вине какого-либо охотника за нектаром, но не бабочки – опылителя.

ОБСУЖДЕНИЯ РЕЗУЛЬТАТОВ

Из таблицы 1 видно, что опылители в основном прилетали к любкам уже после появления сильного запаха, исходящего от цветков. Лишь во второй день наблюдений бражник прилетел уже в 21.40, тогда как запах появился только в 22:20. Таким образом, опылители, в поиске растений в значительной степени ориентируются по исходящему от них запаху и во вторую очередь реагируют на внешний вид цветков.

Большое влияние на интенсивность прилета опылителей оказывают погодные условия. В хорошую сухую погоду опылители были пойманы, тогда как в дождливую – нет. В хорошую погоду цветки начинают пахнуть раньше, чем в дождливую. Так как бражники преимущественно опыляют растения в сумерки (утренние наблюдения не выявили

активности опылителей), то позднее появление запаха уменьшает вероятность опыления растения в этот вечер.

Из результатов наблюдений видно, что цветков, откуда поллинии были унесены в 3,5 раза больше, чем число цветков на рыльцах пестиков которых была обнаружена пыльца. Скорее всего это связано с тем, что бабочки уносили поллинии с наблюдаемых растений на цветки, не входивших в зону нашего наблюдения. По этой причине расчеты проводили по унесенным поллиниям. Отсюда получаем, что за время наблюдений было опылено 14 цветков из 204 раскрывшихся на всех обследованных нами особях, что составляет 6,9%.

По результатам наших исследований, опылители за один вечер посещали один цветок на растении в 57,9% случаев; два цветка в 36,1% случаев; три цветка в 6,0% случаев, хотя на этих растениях еще были цветки с поллиниями. Это свидетельствует о том, что каждый опылитель преимущественно посещает за вечер не меньше двух растений, принимая в расчет то, что опылитель за ночь посещает несколько цветков. Тогда, если предположить, что каждый опылитель посещает цветки ежедневно, то 4 пойманных нами насекомых будут опылять как минимум 6 цветков ежедневно (из расчета одна особь на 1,5 цветка). Повторное опыление цветков маловероятно, т.к. после попадания пыльцы на рыльце пестика происходит увядание околоцветника (Тарасова и др., 2003), после чего опыление становится невозможным. Вероятность же посещения двумя опылителями одного цветка за вечер также мала, т.к. концентрация насекомых слишком незначительна. Значит за время наблюдений было бы опылено 26 цветков (13 цветков в день) или 12,7% от общего числа раскрывшихся.

Так как на каждом цветоносе ежедневно находится 12 цветущих цветков, то для того, чтобы хотя бы 20 дней это число оставалось неизменным, каждый цветок должен сохраняться в течение 13,3 дней, что является необходимой минимальной продолжительностью цветения одного цветка. Но этого не достаточно для привлечения опылителей, так как помимо любок там растут грушанка, купена и ландыш (приложение №1), заканчивающие свой период цветения и имеющие белые цветки обладающие запахом, что может усложнять поиск любок опылителями.

Получаем, что за период цветения одного цветка опыление произойдет у 173 или у 84,8% от общего числа участвующих в анализе цветков.

Вычислим теперь необходимую минимальную продолжительность цветения соцветия. За два дня было опылено 9 растений из семнадцати (52,9%), с учетом сомнительных фактов исчезновения поллиний, т. е. чтобы стопроцентно произошло опыление хотя бы одного цветка на

каждом растении, потребовалось бы около 4 дней, что и является необходимым минимальным сроком цветения каждого генеративного побега любки, временем для завязывания одного плода – оправданием биологической необходимости образования соцветия конкретным растением. Это значит, что в течение общего периода цветения растений данного вида, сроки зацветания каждой особи могут не совпадать и иметь разницу больше чем в 20 дней.

Также для нас представляет интерес зависимость посещения цветка опылителем от его расположения на цветоносе. Нами установлено, что наиболее посещаемыми являются 11-тый и 16-тый цветки (нумерация велась, начиная с нижнего цветка на цветоносе), которые являются одними из близко расположенными к вершине цветоноса (Приложение №2). Исходя из того, что в среднем на цветоносе 18 цветков, и 1-3 верхних из них, как правило, на момент наблюдения еще не раскрылись. Пыльца на рыльцах пестиков была найдена нами и в более старых цветках. Значит, молодые цветки обладают какими-то более ярко выраженными признаками, чем старые. Визуально размер и цвет старых цветков и молодых отличается несильно. Поэтому, таким параметром, вероятней всего, является запах, т.е. логично предположить, что объём выделяемых цветком ароматических веществ, сначала резко усиливается, а потом плавно падает в процессе его старения. Объяснить «провал» на графике между 11-м и 16-м цветками мы не в силах. Зависимость числа унесенных поллиний от номера цветка (Приложение №2) также подтверждает «эффект старения цветка», что основывается на визуальном сходстве двух графиков.

ВЫВОДЫ

1. Изученная нами популяция Любки двулистной (*Platanthera bifolia* (L.) Rich.), представлена 95 цветущими экземплярами. Найдено единственное растение Любки зеленоцветковой (*Platanthera chloranta* (Cust.) Rechenb.).
2. Опылителями любки двулистной являются Сосновые бражники (*Hyloicus pinastri* (L.)) из семейства *Sphingidae*, поймано 4 экземпляра.
3. Эффективность опыления у изучаемого вида на данной территории составляет 84,8% .
4. Необходимая продолжительность цветения одного цветка составляет 13,3 дня. Минимальное время цветения соцветия до завязывания первого плода составляет 4 дня.
5. Сильное влияние на возможность опыления оказывают погодные условия: влажность, температура и облачность, но не является единственным лимитирующим условием прилёта опылителей.

6. Опылению подвергаются цветки, расположенные преимущественно в средней трети соцветия.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Быченко Т.М. Березина О.В. Исследование пространственной структуры ценопопуляций орхидных Южного Прибайкалья // Материалы докладов 7 всероссийского популяционного семинара. Сыктывкар, 16-21 февр. 2004 ч. 2.
- Вахрамеева М.Г., Загульский М.Н. Любка зеленоцветная // Биологическая флора Московской области. Вып. 11. М.: Изд-во МГУ, Изд-во «Аргус», 1995. С. 117-131.
- Горностаев Г.Н. Определитель отрядов и семейств насекомых фауны России. М.: Издательская корпорация «Логос», 1999. 176 с.
- Дарвин Ч. Приспособление орхидных к оплодотворению насекомыми Глава 2 // Дарвин Ч. Полное собрание сочинений. Т. 4. Кн. 1. М.: Государственное издательство, 1928. С. 30-51.
- Джангильдин Т.Ю., Федорова Т.А. Экология опыления любки двулистной (*Platanthera bifolia* L.) // Флора и фауна Западного Подмосковья. Выпуск 1. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2002. С. 24-27.
- Тарасова Н.В., Тихонова В.В., Щуцкая Ю.Ю. Два вида рода *Platanthera* на территории Зенигородской биостанции и возможность их сохранения // Флора и фауна Западного Подмосковья. Вып. 2. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2003. С. 57-77.
- Царевская Н.Г. Любка двулистая // Биологическая флора Московской области. Вып. 2. М.: Изд-во «Аргус», 1975. С. 11-18.
- Nilsson L.A. Pollination ecology and adaptation in *Platanthera chloranta* (Orchidaceae) // Bot. Notiser. 1978. V. 131. P. 35-51.
- Nilsson L.A. Pollination ecology and evolutionary processes in six species of orchids // Abstracts of Uppsala. Diss. from the Fac. Sci. 1981. Vol. 593. P. 1-40.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Приложение 1. Список видов растений, произрастающих совместно с изучаемой нами популяцией Любок.

1. Иван-да-Марья (*Melampyrum nemorosum* L.)
2. Бор развесистый (*Milium effusum* L.)
3. Земляника лесная (*Fragaria vesca* L.)
4. Мятлик лесной (*Poa nemoralis* L.)
5. Ландыш майский (*Convallaria majalis* L.)
6. Сосна обыкновенная (*Pinus sylvestris* L.)
7. Берёза повислая (*Betula pendula* Roth.)
8. Клён татарский (*Acer tataricum* L.)

9. Купена лекарственная (*Polygonatum officinale* All.)
10. Рябина обыкновенная (*Sorbus aucuparia* L.)
11. Подмаренник болотный (*Galium palustre* L.)
12. Ежевика (*Rubus caesius* L.)
13. Грушанка (*Pyrola* sp.)

Приложение №2. Связь изменения числа поллиниев в цветке с его расположением на цветоносе.

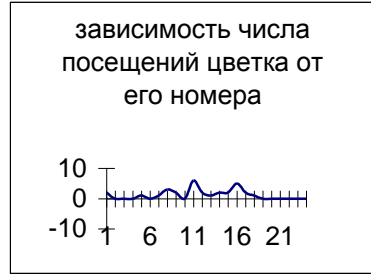
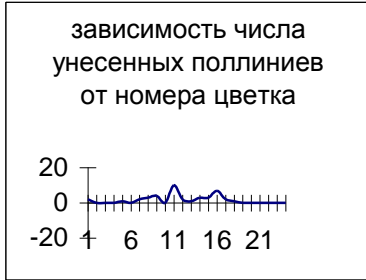


Таблица 1. Изменение числа поллиниев в цветках.

№ раст.	17.06	18.06	19.06	20.06	Всего по растениям за последние 2 дня
1	-	-	-1, -2	+1, -2	-5, +1
2	-	-1	0	0	0
3	-	-1, -2, -2	0	-1	-1
4	-	-2	+1	-2	-2, +1
5	-	-	-2	0	-2
6	+2, +1	-	+1	0	+1
7	-	-	0	-1, -1, -1, -2 ?	-5
8	-	0	0	-2	-2
9	-	-	-1, -1, -1?	0	-3
10	-	0	-2	0	-2
11	-	-	0	-1, -2 ?	-3
12	-	-	0	0	0
13	-	-	+1	0	+1
14	-	0	0	0	0

15	-	-	0	0	0
16	-	-	-1, -1 ? ?	0	-2
17	-	-	0	0	0
Всего по дням	+3	-8	-12, +3	-15, +1	<u>-22, +4</u> <u>-5?</u>
<i>P. chloranta</i>	+1	0	0	-2	

Таблица 2. Статистика прилёта опылителей.

Дата	Общее время наблюдений	Число пойманных опылителей	Время поимки	Номер растения на котором пойман опылитель	Время появления запаха от цветков	Относительная влажность на момент наблюдений
16.06.06	Вечер 22:30- 5:19	0	-	-	23:05	дождь
17.06.06	Вечер 20:35- 23:30	1	21:40	12	22:20	сухо
18.06.06	Вечер 21:32- 23:00	2	22:20 22:23	4 13	22:16	сухо
19.06.06	Утро 5:15-8:22	0	-	-	5:30	Сильная влажность, туман
	Вечер 20:40- 22:50	1	22:25	3	22:07	сухо
20.06.06	Вечер 20:40- 22:30	0	-	-	22:05	сухо

СРАВНЕНИЕ ФЛОРЫ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ ТРЕХ УЧАСТКОВ РЕКИ УСМАНКА В РАЙОНЕ УНЦ «ВЕНЕВИТИНОВО»

А.А. Шанина, Л.С. Моисеенко

Научный руководитель: М.Е. Площинская

Работа выполнена в 2010 году.

ВВЕДЕНИЕ

Зарастание водоемов высшей водной растительностью представляет большой интерес для исследователей. Растения определяют газовый состав и минерализацию воды, являются средой обитания и пищей для водных животных. По наличию тех или иных растений можно судить о состоянии водоема, например, трофности или загрязненности.

Характер зарастания водоемов высшей водной растительностью, в свою очередь, может быть обусловлен различными абиотическими факторами. Давно замечено, что на участках с различным течением состав растительности сильно отличается. Также на то, какие виды будут произрастать в том или ином месте, может влиять глубина и степень заиливания дна.

Кроме видового состава, о многом может сказать обилие видов. Существует множество различных шкал для определения обилия растительности. Например, весьма удобна шкала Друде, используемая для глазомерной оценки обилия растений (Садчиков, 2005).

Шкала оценок обилия видов по Друде:

6 – растений очень много, они образуют сплошной фон

5 – растений очень много

4 – растений много

3 – растений среднее количество

2 – растений немного, встречаются вкраплениями

1 – растения единичны

Чтобы определить, насколько комфортно данное местообитание для определенного растения и насколько этот вид характерен для данных условий, определяют его фенологическую фазу, т.е. цветет оно, плодоносит или находится в вегетативном состоянии. Если растение цветет или плодоносит, это может говорить о том, что условия подходящие для вида; если встречаются только вегетативные формы, это растение, возможно, нехарактерно для данных мест.

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ

Цель работы - сравнение флоры высших водных растений на участках реки с разной скоростью течения.

Для выполнения цели было необходимо для каждого участка реки изучить рельеф дна, а также его характер (песчаное или илистое), и составить флористический список высших растений, встречающихся на данном участке. Далее необходимо сравнить эти списки и определить, какие растения преобладают на участке с данной скоростью течения, а также выявить возможную зависимость видового состава от скорости течения и глубины русла.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Были выбраны три участка реки длиной 20 м: с быстрым течением, с медленным течением и старица, где течение отсутствует.

На каждом участке была намечена трансекта, проходящая перпендикулярно берегам реки. По каждой трансекте мы проплыли от берега до берега, каждые 0,5 м измеряли глубину реки и отмечали характер дна. Также мы измерили ширину реки в этом месте и скорость течения. На каждом участке мы определили все высшие растения, отметили обилие и фенологическую фазу каждого вида, а также соотнесли область произрастания вида с заложенной трансектой.

По полученным данным для каждого исследованного участка мы построили профиль реки в виде поперечного среза речного русла. По оси X указана ширина русла, по оси Y – глубина. Черными прямыми обозначена область произрастания встреченных видов. Для каждого участка указана скорость течения. Для каждого участка были составлены флористические списки, где учитывались обилие каждого растения на данном отрезке реки в среднем и его фенологическая фаза.

РЕЗУЛЬТАТЫ

По итогам исследования были получены следующие результаты.

Участок №1 (рис. 1): ширина русла здесь составила 14,5 м, максимальная глубина – 1 м 68 см. Дно целиком песчаное, без ила. На этом участке оказалась самая большая скорость течения – 0,2 м/с.

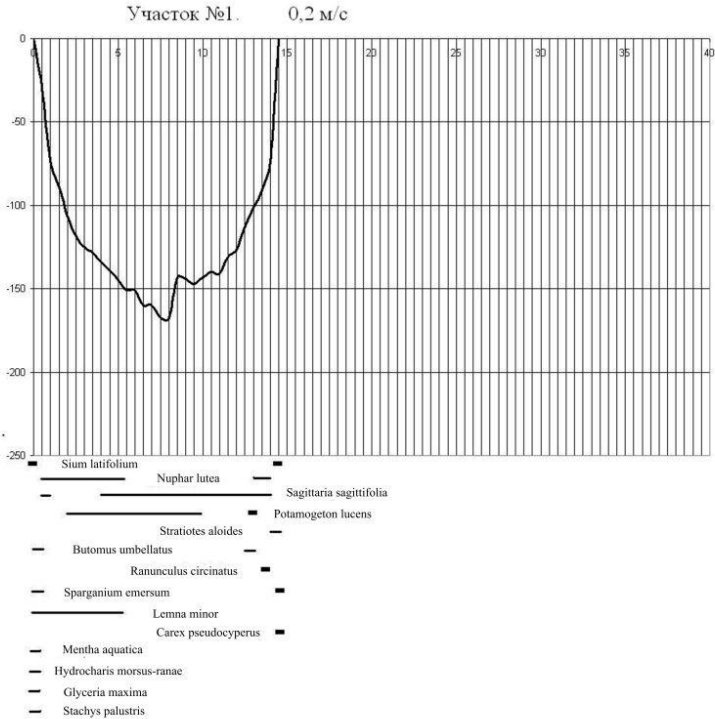


Рис. 1. Профиль реки на участке №1.

Флористический список участка №1

- Carex pseudocyperus* L. (в цветущем состоянии, единичные экземпляры)
Hydrocharis morsus-ranae L. (в цветущем состоянии, по шкале обилия – 2)
Lemna minor L. (в вегетативном состоянии, по шкале обилия – 1)
Mentha aquatica L. (в вегетативном состоянии, по шкале обилия – 1)
Nuphar lutea (L.) Smith (в цветущем состоянии, по шкале обилия – 3)
Potamogeton lucens L. (в цветущем состоянии, по шкале обилия – 3)
Ranunculus circinatus Sibth. (в вегетативном состоянии, единичные экземпляры)
Sagittaria sagittifolia L. (в цветущем состоянии, по шкале обилия – 2)
Scirpus lacustris L. (в вегетативном состоянии, единичные экземпляры)
Sium latifolium L. (в цветущем состоянии, по шкале обилия – 2)
Sparganium emersum Rehm. (как в цветущем, так и в вегетативном состоянии, по шкале обилия – 1)
Stachys palustris L. (в цветущем состоянии, по шкале обилия – 1)
Stratiodes aloides L. (в вегетативном состоянии, единичные экземпляры)

Участок №2 (рис. 2): ширина русла составила 35,5 м, максимальная глубина – 2 м 30 см. На этом участке дно имеет смешанный характер - в

некоторых местах илистое, в других илисто-песчаное. Скорость течения здесь составляет 0,1 м/с. максимальная глубина – 2 м.

Участок №2. 0,1 м/с

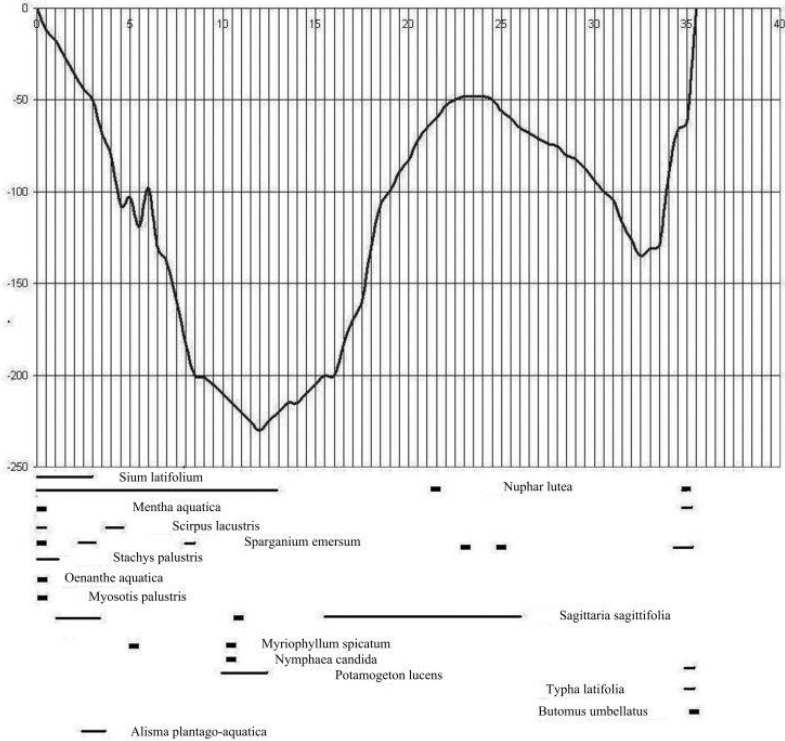


Рис. 2. Профиль реки на участке №2.

Флористический список участка №2

- Alisma plantago-aquatica* L. (в вегетативном состоянии, по шкале обилия - 2)
- Glyceria maxima* (C. Hartm.) Holmb. (в цветущем состоянии, по шкале обилия - 2)
- Mentha aquatica* L. (в вегетативном состоянии, по шкале обилия - 1)
- Myosotis palustris* (L.) L. (в цветущем состоянии, единичные экземпляры)
- Myriophyllum spicatum* L. (в вегетативном состоянии, единичные экземпляры)
- Nuphar lutea* (L.) Smith (в цветущем состоянии, по шкале обилия - 3)
- Nymphaea candida* J. Presl (в цветущем состоянии, по шкале обилия - 1)
- Oenanthe aquatica* L. (в цветущем состоянии, по шкале обилия - 1)
- Potamogeton lucens* L. (в цветущем состоянии, по шкале обилия - 2)
- Sagittaria sagittifolia* L. (в цветущем состоянии, по шкале обилия - 1)
- Scirpus lacustris* L. (в вегетативном состоянии, по шкале обилия - 1)
- Sium latifolium* L. (в вегетативном состоянии, по шкале обилия - 2)

Sparganium emersum Rehm. (в цветущем состоянии, по шкале обилия – 1)
Stachys palustris L. (в цветущем состоянии, по шкале обилия – 1)
Typha latifolia L. (в вегетативном состоянии, единичные экземпляры)

Участок №3 (рис. 3): старица, ширина русла здесь составила 20 м.
 На заводи течение отсутствует, а дно полностью илистое.

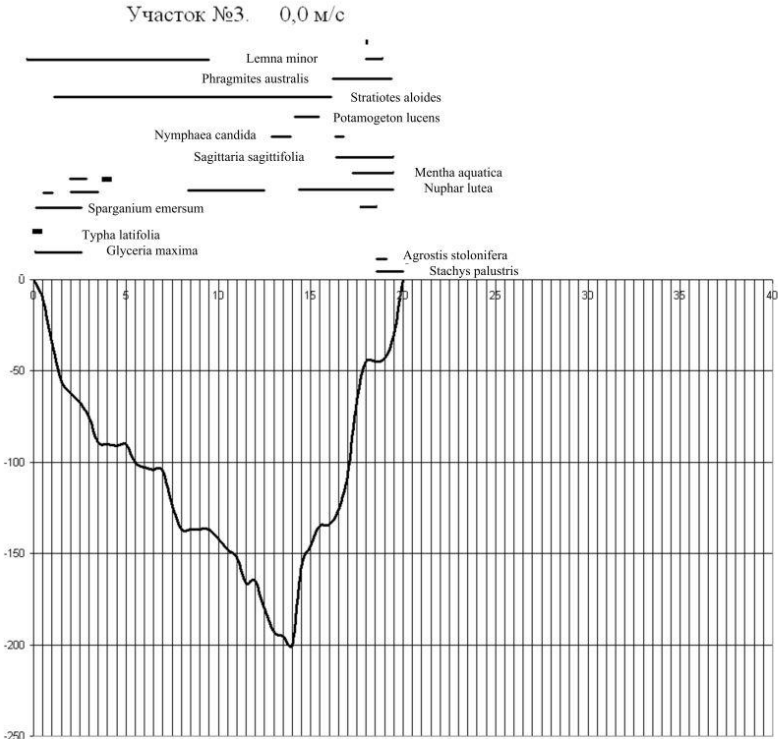


Рис. 3. Профиль реки на участке №3.

Флористический список участка №3

- Agrostis stolonifera* L. (в вегетативном состоянии, единичные экземпляры)
Glyceria maxima (C. Hartm.) Holmb. (в цветущем состоянии, по шкале обилия – 4)
Lemna minor L. (в вегетативном состоянии, по шкале обилия – 3)
Lemna trisulca L. (в вегетативном состоянии, по шкале обилия – 3)
Mentha aquatica L. (в вегетативном состоянии, единичные экземпляры)
Nuphar lutea (L.) Smith (в цветущем состоянии, по шкале обилия – 3)
Nymphaea candida J. Presl (в цветущем состоянии, по шкале обилия – 2)
Phragmites australis (Cav.) Trin. ex Steud. (в вегетативном состоянии, по шкале обилия – 3)
Potamogeton lucens L. (в вегетативном состоянии, по шкале обилия – 3)
Sagittaria sagittifolia L. (в цветущем состоянии, по шкале обилия – 1)

Sparganium emersum Rehm. (в цветущем состоянии, по шкале обилия – 1, в вегетативном состоянии, по шкале обилия – 4)

Stachys palustris L. (в цветущем состоянии, по шкале обилия – 1)

Stratiotes aloides L. (в цветущем состоянии, по шкале обилия – 3)

Typha latifolia L. (в вегетативном состоянии, единичные экземпляры)

ОБСУЖДЕНИЕ

Рассмотрим профиль участка с самым быстрым течением (рис. 1) На протяжении почти всего профиля здесь массово встречаются рдест *Potamogeton lucens* и стрелололист *Sagittaria sagittifolia*. Рдест цветет на наибольшей глубине и участке с самым быстрым течением, стрелололист же цветет только у берега, а на глубине располагаются только вегетативные побеги исключительно с подводными листьями. Кубышка *Nuphar lutea* также довольно распространена на данном участке и заходит на большие глубины. У этого растения имеются крупные корневища, что позволяет ему располагаться на участках с быстрым течением и даже цвести. Следующее место по удаленности от берега занимает *Lemna minor*, которая обнаружена там в небольших количествах, среди других растений. Это можно объяснить тем, что растения вида *Lemna* плавающие, и на середине реки их сносит течением. *Sium latifolium*, *Stachys palustris*, *Butomus umbellatus*, *Mentha aquatica*, *Sparganium emersum*, *Hydrocharis morsus-ranae* и *Glyceria maxima* встречены исключительно около берегов. Первые 4 вида относятся к земноводным растениям и располагаются только на небольшой глубине – до 0,7 м. *Glyceria maxima* – злак, который может расти как на берегу, так и в воде на небольших глубинах, однако не заходит дальше. У берега нам встретился единичный экземпляр водного лютика *Ranunculus circinatus*, однако, больше его на данном участке обнаружено не было.

Рассмотрим профиль участка с медленным течением (рис. 2). Нужно заметить, что этот участок весьма неоднороден как по составу растительности, так и по гидрологическим свойствам. Здесь наблюдается уменьшение глубины с 2 м 30 см до полуметра и дальнейшее повторное ее увеличение до 1 м 30 см. Кроме того, на большой глубине дно илистое, а на небольшой – илисто-песчаное. Из-за различий в условиях флора очень разнообразна. Как и на предыдущем участке, *Nuphar lutea* встречается в большом количестве от берега и до самого глубокого места. Это позволяет предположить, что кубышка достаточно неприхотлива и может жить и цвести в разнообразных условиях, с различным характером дна и силой течения. Там же, но на большой глубине, встречается кувшинка *Nymphaea candida*. Возможно, туда ее вытесняет кубышка. *Sagittaria sagittifolia* массово встречается на участке, где глубина уменьшается и дно становится илисто-песчаным,

причем произрастает там практически только этот вид, не считая единичных листьев кубышки. *Potamogeton lucens*, произрастающий на большой глубине, и *Sium latifolium* вдоль берега также довольно распространены для данного местообитания. Как и на предыдущем профиле, на участках близ берега произрастают *Stachys palustris*, *Mentha aquatica*, цветущий *Sparganium emersum* и *Butomus umbellatus*, но эти виды встречаются уже реже. Там же располагаются *Scirpus palustris*, *Typha latifolia*, *Myosotis palustris* и *Alisma plantago-aquatica*. По-видимому, данные растения также приурочены к местообитаниям с небольшим течением и малой глубиной, т.е. вблизи берегов. Мы заметили 2 единичных экземпляра урути, плавающих в воде на различных глубинах.

Рассмотрим профиль участка без течения (рис. 3). Здесь широко распространены *Stratiotes aloides*, *Lemna minor* и *Lemna trisulca*, которые образуют сплошной покров на поверхности воды и вытесняют все остальные растения. *Lemna trisulca* не встретилась нам нигде, кроме заводи, т.к. эта ряска плавает в толще воды и течение сносит ее. На протяжении почти всей ширины водоема встречается *Nuphar lutea*, а на участке, свободном от кубышки, находится *Nymphaea candida*. Это подтверждает наше предположение о том, что кубышка весьма нетребовательна к условиям произрастания, и способна вытеснять кувшинку. Вблизи берега произрастают *Stachys palustris*, *Sparganium emersum*, *Glyceria maxima*, *Typha latifolia*, *Mentha aquatica* и *Agrostis stolonifera*. Цветущий стрелолист *Sagittaria sagittifolia* располагается на небольшой глубине, недалеко от берега. Это растение, по-видимому, тоже неприхотливо, т.к. встречается на разных глубинах с различным течением, однако, наиболее комфортно ему на небольшой глубине, где скорость течения невысока – в таких местах стрелолист цветет. Как и на предыдущих участках, рдест *Potamogeton lucens* растет на самой большой глубине.

Можно заметить, что на каждом участке в большом количестве встречаются только несколько видов, остальные присутствуют в виде единичных экземпляров или вкраплений. На участке с быстрым течением наиболее массово встречаются *Nuphar lutea*, *Sagittaria sagittifolia*, *Potamogeton lucens*, *Lemna minor*; *Nuphar lutea* и *Sagittaria sagittifolia* - на участке с медленным течением, а на участке без течения - *Stratiotes aloides*, *Lemna minor*, *Lemna trisulca* и *Nuphar lutea*. Также мы заметили, что телорез *Stratiotes aloides*, практически отсутствующий на участках с наличием течения, на старице появляется массово. То же самое можно сказать о ряске *Lemna minor*, обилие которой значительно возрастает при отсутствии течения.

ВЫВОДЫ

1) На каждом участке можно выделить несколько видов-доминант. Они встречаются в большом числе и могут вытеснять остальные виды. Это *Nuphar lutea* и *Potamogeton lucens* на участке с быстрым течением, *Nuphar lutea* на участке с медленным течением и *Lemna minor*, *Lemna trisulca*, *Stratiotes aloides* и *Nuphar lutea* на участке без течения.

2) Несмотря на то, что флористические списки всех трех участков реки схожи между собой, они отличаются по обилию видов. Интересно отметить сходство доминирующих видов двух участков, имеющих течение, тогда как отсутствие течения приводит к полной смене лидеров. Таким образом, можно предположить, что для флоры небольшой реки важна не столько скорость течения, сколько его наличие.

3) Водные растения можно разделить на три экологические группы:

-Виды, которые могут существовать в различных условиях и на различной глубине. Это *Nuphar lutea* и *Nymphaea candida*; кубышка проявляет такую высокую толерантность к условиям обитания, что способна доминировать на любом участке.

-Виды, существующие в условиях с небольшим течением и малой глубиной. Это *Sium latifolium*, *Stachys palustris*, *Butomus umbellatus*, *Mentha aquatica*, *Sparganium emersum*, *Hydrocharis morsus-ranae*, *Typha latifolia*, *Agrostis stolonifera*, *Scirpus lacustris*, *Myosotis palustris*, *Alisma plantago-aquatica* и *Glyceria maxima*. Чаще всего в данных условиях эти виды растут вблизи берегов и не занимают ключевых позиций в сообществе.

-Виды, которые произрастают исключительно на участках с полным отсутствием течения. Это *Lemna trisulca*, *Stratiotes aloides* и, в меньшей степени, *Lemna minor*. Это плавающие растения, и потому весьма уязвимые, но зато в подходящих условиях часто занимают доминирующее положение.

4) Для трех исследованных участков отмечен различный характер дна, но его большого влияния на флористический состав не было выявлено. Возможно, именно на данных участках заиливание слишком мало, чтобы оказать очевидное влияние на рост растений, а возможно, для водных растений наличие течения действительно является более важным фактором роста, чем характер субстрата. Для решения этих вопросов необходимы дополнительные исследования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Барабаш Г.И., Камаева Г.М., Майоров С.Р., Хлызова Н.Ю. Список сосудистых растений окрестностей учебно-научного центра воронежского государственного университета «Веневитиново».

Предварительный вариант: Учебное пособие к летней практике по ботанике. М.: МАКС Пресс, 2008. 44 с.

Маевский П.Ф. Флора средней полосы европейской части России // М.: КМК, Москва, 2006. 600 с.

Садчиков А.П., Кудряшов М.А. Гидрботаника. Прибрежно-водная растительность // М.: «Академия». Москва, 2005. 240 с.