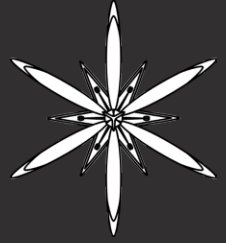


# MODERN PHYTOMORPHOLOGY



ISSN 2226-3063  
e-ISSN 2227-9555



Volume 5

2014



# Scratchpads

biodiversity online

**Scratchpads** is an **open source** and **free to use** platform that enables you to work in a collaborative online environment.

With a Scratchpad you can easily create your own website to **structure, manage, link** and **publish** your **biodiversity** data.

Currently with more than 7,000 active users from all over the world forming 640 communities, Scratchpads hold data for 190,000 taxa.

Start your Scratchpad site now  
<http://scratchpads.eu>

### A place for your data



Create and manage different types of biodiversity data online. Scratchpads store all kinds of biodiversity data from taxonomies, media, literature and pages to species descriptions, observations, morphological and ecological traits, and more!

### A collaborative environment



An extensive suite of communication tools, including forums, blogs, newsletters and content feedback allow you to nurture and sustain vital online discussions with your peers.

### A link to big data



Scratchpads are built to easily share and link your data with all the major biodiversity repositories including: Encyclopedia of Life (EOL), IUCN Red List, the Global Biodiversity Information Facility (GBIF), Biodiversity Heritage Library (BHL) and the Bibliography of Life.

### A publication platform



A work environment to bring together your community's data, easily compile manuscripts and directly send them to be published in a peer-reviewed and open-access journal. Take credit for all your work, no matter how big it is!

Scratchpads are being developed since 2007 under several UK and EU projects and are currently supported by the Natural History Museum of London.

**Kew**  
PLANTS PEOPLE  
POSSIBILITIES



UNIVERSITY OF  
**OXFORD**

**N** NATURAL  
HISTORY  
MUSEUM



**NATURAL  
ENVIRONMENT  
RESEARCH COUNCIL**



Головний редактор: ТАСЕНКЕВИЧ Л.О. Львівський національний університет імені Івана Франка  
 Заступник редактора: КОНДРАТЮК С.Я. Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України  
 Відповідальний секретар: НОВІКОВ А.В. Державний природознавчий музей НАН України

*Редакційна колегія:*

БЕРКО Й.М.	Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій ім. С.З. Гіжцького
БУДЖАК В.В.	Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича
БУХТІЯРОВА Л.М.	Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
ДАНИЛЮК К.М.	Державний природознавчий музей НАН України
ДЕРОА Т.	Національний природознавчий музей, Париж, Франція
ЕБЕРВАЙН Р.	Ботанічний центр Карінтії, Клягенфурт-на-Вьортер-Зе, Австрія
КАЛІНОВИЧ Н.О.	Львівський національний університет імені Івана Франка
КЛИМИШИН О.С.	Державний природознавчий музей НАН України
КОРЖЕНЕВСЬКИЙ В.В.	Нікітський ботанічний сад – Національний науковий центр
КОЖЕНЯК Й.	Інститут охорони природи ПАН, Краків, Польща
ЛОБАЧЕВСЬКА О.В.	Інститут екології Карпат НАН України
ЛЯХ А.М.	Інститут біології південних морів ім. О.О. Ковалевського НАН України
МАМУР З.І.	Львівський національний університет імені Івана Франка
МІТКА Ю.	Інститут ботаніки ПАН, Краків, Польща
ОДІНЦОВА А.В.	Львівський національний університет імені Івана Франка
ОСТАШ Б.О.	Львівський національний університет імені Івана Франка
ПЕРУЦЦІ Л.	Університет Пізи, Піза, Італія
САВІНИХ Н.П.	Вятський державний університет, Кіров, Росія
ТЕРЕК О.І.	Львівський національний університет імені Івана Франка
Т'ЄЗІ А.	Університет Тусції, Вітербо, Італія
ФЕДОРЕНКО В.О.	Львівський національний університет імені Івана Франка
ЦАРИК Й.В.	Львівський національний університет імені Івана Франка
ЧЕРНОБАЙ Ю.М.	Державний природознавчий музей НАН України
ЧОРНЕЙ І.І.	Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича
ШИПУНОВ О.Б.	Державний університет Майнота, Майнот, США
ШЕВЧЕНКО С.В.	Нікітський ботанічний сад – Національний науковий центр
ЩЕПАНАК К.	Інститут ботаніки ПАН, Краків, Польща

Рекомендовано до друку Вченою радою Державного природознавчого музею НАН України, протокол №2 від 12 березня 2014 р.

**Сучасна Фітоморфологія:** Матеріали 3-ї міжнародної наукової конференції з морфології рослин (Львів, 13-15 травня 2014 р.). – Львів, 2014. – Т. 5. – 294 с.

Індексується у algaeBASE, BASE, CABI, CaRLO, CiteFactor, COPAC, CORE, DOAJ, DRJI, EBSCO, E-journals, EZB, Genamics JournalSeek, Global Impact Factor, Google Scholar, Index Copernicus, IPNI, Vifabio, WorldCat, WorldWideScience.

[www.phytomorphology.org](http://www.phytomorphology.org)

© Сучасна Фітоморфологія

© Державний природознавчий музей НАН України

Технічний редактор  
Верстка  
Дизайн  
Фото обкладинки

НОВІКОВ А.В.  
НОВІКОВ А.В.  
НОВІКОВА-СУП М.Р., НОВІКОВ А.В.  
© НОВІКОВА-СУП М.Р., 2013



*Editor-in-Chief*  
*Editorial Assistant*  
*Executive Editor*

TASENKEVICH L.O.  
KONDRATYUK S.YA.  
NOVIKOFF A.V.

*Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, Ukraine*  
*M.G. Kholodny Institute of Botany NASU, Kyiv, Ukraine*  
*State Natural History Museum NASU, Lviv, Ukraine*

*Editorial Board*

BERKO YO.N.  
BUDZHAK V.V.  
BUKHTIYAROVA L.N.  
DANYLUK K.N.  
DEROIN T.  
EBERWEIN R.  
KALINOVYCH N.O.  
KLYMYSHYN A.S.  
KORZHENEVSKY V.V.  
KORZENIAK J.  
LOBACHEVSKA O.V.  
LYAKH A.M.  
MAMCHUR Z.I.  
MITKA J.  
ODINTSOVA A.V.  
OSTASH B.O.  
PERUZZI L.  
SAVINYKH N.P.  
TEREK O.I.  
TIEZZI A.  
FEDORENKO V.A.  
TSARYK YO.V.  
CHERNOBAY YU.M.  
CHORNEY I.I.  
SHIPUNOV A.  
SHEVCHENKO S.V.  
SZCZEPANEK K.

*S.Z. Gzhytskyj Lviv National University of Veterinary Medicine and Biotechnologies, Lviv, Ukraine*  
*Yuriy Fedkovich Chernivtsi National University, Chernivtsi, Ukraine*  
*M.G. Kholodny Institute of Botany NASU, Kyiv, Ukraine*  
*State Natural History Museum NASU, Lviv, Ukraine*  
*National Museum of Natural History, Paris, France*  
*Carinthian Botanic Center, Klagenfurt am Woerthersee, Austria*  
*Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, Ukraine*  
*State Natural History Museum NASU, Lviv, Ukraine*  
*Nikitsky Botanical Gardens – National Scientific Centre, Yalta, Ukraine*  
*Institute for Nature Conservation PAS, Cracow, Poland*  
*Institute of Ecology of the Carpathians of NAS of Ukraine, Lviv, Ukraine*  
*A.O. Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas NASU, Sevastopol, Ukraine*  
*Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, Ukraine*  
*Institute of Botany PAS, Cracow, Poland*  
*Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, Ukraine*  
*Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, Ukraine*  
*University of Pisa, Pisa, Italy*  
*Vyatka State University, Kirov, Russia*  
*Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, Ukraine*  
*Tuscia University, Viterbo, Italy*  
*Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, Ukraine*  
*Ivan Franko National University of Lviv, Lviv, Ukraine*  
*State Natural History Museum NASU, Lviv, Ukraine*  
*Yuriy Fedkovich Chernivtsi National University, Chernivtsi, Ukraine*  
*Minot State University, Minot, USA*  
*Nikitsky Botanical Gardens – National Scientific Centre, Yalta, Ukraine*  
*Institute of Botany PAS, Cracow, Poland*

*Approved for publication by Scientific Council of the State Natural History Museum NAS Ukraine, protocol Nr.2 on March 12, 2014*  
**Modern Phytomorphology.** 3<sup>rd</sup> International Scientific Conference on Plant Morphology (13-15 May 2014, Lviv, Ukraine). – Lviv, 2014. – Vol. 5. – 294 p.

Indexed in algaeBASE, BASE, CABI, CaRLO, CiteFactor, COPAC, CORE, DOAJ, DRJI, EBSCO, E-journals, EZB, Genamics JournalSeek, Global Impact Factor, Google Scholar, Index Copernicus, IPNI, Vifabio, WorldCat, WorldWideScience.

[www.phytomorphology.org](http://www.phytomorphology.org)

© Modern Phytomorphology

© State Natural History Museum NAS Ukraine

*Technical Editor*  
*Layout*  
*Design*  
*Cover photo*

NOVIKOFF A.V.  
NOVIKOFF A.V.  
NOVIKOFF-SUPP M.R., NOVIKOFF A.V.  
© NOVIKOFF-SUPP M.R., 2013



Ivan Franko National University of Lviv  
Biological Faculty  
Department of Botany

Львівський національний університет  
імені Івана Франка  
біологічний факультет  
кафедра ботаніки

Львовский национальный университет  
имени Ивана Франко  
биологический факультет  
кафедра ботаники

State Natural History Museum  
NAS of Ukraine

Державний природознавчий музей  
НАН України

Государственный природоведческий музей  
НАН Украины

Institute of Ecology of the Carpathians  
NAS of Ukraine

Інститут екології Карпат  
НАН України

Институт экологии Карпат  
НАН Украины

Lviv Branch of Ukrainian Botanical Society

Львівське відділення Українського  
ботанічного товариства

Львовское отделение Украинского  
ботанического общества

## ACKNOWLEDGMENTS

### Подяки

### БЛАГОДАРНОСТИ

We express our sincere gratitude to the reviewers who have taken part in the preparation of the volumes:

Висловлюємо щирю вдячність рецензентам, що прийняли участь у підготовці видання: Виражаєм іскреннюю

благодарность рецензентам, принявших участие в подготовке издания:

EVERWEIN R.  
MITKA J.  
RACHSCHWOELL C.  
БОРСУКЕВИЧ Л.М.  
ВОЛОЩУК К.В.  
ГОНЧАРЕНКО В.І.  
ДАНИЛЮК К.М.  
ДАНЧЕНКО М.  
ДИКІЙ О.О.

КАЛІНОВИЧ Н.О.  
КУЗЯРИНУ О.Т.  
ЛЯХУ А.М.  
МІХЕВІЙ Т.М.  
ОДІНЦОВІЙ А.В.  
ОМЕЛЬЧУК О.С.  
ПАЦУЛІ О.І.  
ПІРОГОВУ М.В.  
ПОЧИНОК Т.В.

ПРОКОПІВУ А.І.  
РАГУЛІНІЙ М.Є.  
РОМАНЮК Н.Д.  
СВІРІД А.А.  
ТАСЕНКЕВИЧ Л.О.  
ТЕРЕК О.І.  
ШЕВЧЕНКО С.В.

**CONTENTS**  
**ЗМІСТ**  
**СОДЕРЖАНИЕ**

<b>DEROIN T.</b> Vascular anatomy of the flower of <i>Hyacinthoides non-scripta</i> (L.) Chouard ex Rothm. A new insight about a complex placentation pattern in Asparagaceae .....	9
<b>KOŚCIŃSKA-PAJĄK M., MUSIAŁ K., JANISZEWSKA K.</b> Embryological processes in ovules of <i>Rudbeckia laciniata</i> L. (Asteraceae) from Poland .....	19
<b>ŻABICKI P., ROJEK J., KAPUSTA M., KUTA E., BOHDANOWICZ J.</b> Effect of estrone on somatic and female gametophyte cell division and differentiation in <i>Arabidopsis thaliana</i> cultured <i>in vitro</i> .....	25
<b>SŁOMKA A., BOHDANOWICZ J., POZNAŃSKA E., KWIATKOWSKA M., PILARSKA M., STRUEBIG M., SHUKA L., KUTA E.</b> Usefulness and limitations of pollen characters in environmental studies based on <i>Viola</i> L. species (sect. <i>Melanium</i> Ging.) .....	31
<b>NOVIKOFF A.V., JABBOUR F.</b> Floral anatomy of Delphinieae (Ranunculaceae): comparing flower organization and vascular patterns .....	35
<b>YATSENKO O.V., YATSENKO I.O.</b> Fruit wall anatomical structure of the genus <i>Betula</i> section <i>Lenta</i> (Betulaceae) .....	45
<b>BOSABALIDIS A.M.</b> Idioblastic mucilage cells in <i>Teucrium polium</i> leaf. Anatomy and histochemistry.....	49
<b>SOŁTYS-LELEK A., BARABASZ-KRASNY B., TURIS P., TURISOVÁ I.</b> Morphological differentiation of <i>Rosa agrestis</i> Savi in the buffer zone of the Low Tatras National Park (Slovakia) .....	53
<b>KONDRATYUK S.Y., KIM J., KONDRATIUK A.S., JEONG M.-H., JANG S.-H., PIROGOV M.V., HUR J.-S.</b> First data on molecular phylogeny of the genus <i>Protoparmeliopsis</i> M. Choisy (Lecanoraceae, Ascomycota).....	63
<b>STOMAKHINA E.</b> Chlorotic mottle of Scotch pine needles ( <i>Pinus sylvestris</i> L.) as express assessment parameter of atmospheric air state.....	69
<b>MOŹDŻEŃ K., SAJA D., RYŚ M., SKOCZOWSKI A.</b> Impact of light spectral composition on the length and weight of the gametophyte of <i>Polytrichastrum formosum</i> (Hedw.) G.L. Smith, <i>Plagiomnium cuspidatum</i> (Hedw.) T.J. Kop. and <i>Pleurozium schreberi</i> (Brid.) Mitt. ....	73
<b>BANCHEVA S., KAYA Z., BINZET R.</b> Morphological, cytological and palynological features of three closely related <i>Centaurea</i> species (Asteraceae) from Turkey.....	79
<b>MITKA J., BAŁA W., SZCZEPANEK K.</b> Putative forest glacial refugia in the Western and Eastern Carpathians.....	85
<b>MOŹDŻEŃ K., РЕПКА P.</b> Allelopathic influence of aqueous extracts from the leaves of <i>Morus alba</i> L. on seed germination and seedling growth of <i>Cucumis sativus</i> L. and <i>Sinapsis alba</i> L.....	93
<b>САВИНЫХ Н.П.</b> Дезинтеграция как модус морфологической эволюции растений .....	101
<b>SAVINYKH N.P.</b> Morphological disintegration as a mode of morphological evolution of plants.....	101

<b>ШЕВЧЕНКО С.В.</b> Антэкологические аспекты репродуктивной биологии некоторых цветковых растений Крыма.....	107
<b>SHEVCHENKO S.V.</b> Antecological aspects of the reproductive biology of some flowering plants of Crimea.....	107
<b>САВИНОВ И.А., РЯБЧЕНКО А.С.</b> Особенности морфогенеза соцветий модельных представителей семейства Celastraceae R.Br. в контексте данных молекулярной филогенетики.....	117
<b>SAVINOV I.A., RYABCHENKO A.S.</b> Peculiarities of inflorescences morphogenesis in model representatives of the Celastraceae R.Br. in context of molecular phylogenetic data .....	117
<b>САВИНОВ И.А.</b> Особенности прорастания семян и развитие проростка <i>Sterculia coccinea</i> Roxb. ex G. Don (Malvaceae).....	125
<b>SAVINOV I.A.</b> Peculiarities of seeds germination and seedling development in <i>Sterculia coccinea</i> Roxb. ex G. Don (Malvaceae).....	125
<b>ЛАВРЕНТЬЕВ Н.В., ЯКОВЛЕВА О.В., ФИРСОВ Г.А.</b> Анатомическое строение перикарпия и семенной кожуры видов рода <i>Quercus</i> (Fagaceae), интродуцированных в Санкт-Петербурге .....	129
<b>LAVRENTYEV N.V., YAKOVLEVA O.V., FIRSOV G.A.</b> Anatomical structure of pericarp and seed skin of <i>Quercus</i> species introduced in St. Petersburg.....	129
<b>ГУРЕЕВА И.И.</b> Особенности биоморфологии спорофита <i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod. ....	135
<b>GUREYEVA I.I.</b> Peculiarities of biomorphology of the <i>Matteuccia struthiopteris</i> (L.) Tod. sporophyte .....	135
<b>ДЕРЖАВИНА Н.М.</b> Экологическая анатомия вайй папоротников .....	143
<b>DERZHAVINA N.M.</b> Ecological anatomy of ferns fronds.....	143
<b>ИВАЩЕНКО З.М.</b> Сравнительный анализ онтоморфогенеза гаметофитов двух скальных папоротников <i>Asplenium adiantum-nigrum</i> L. и <i>Adiantum capillus-veneris</i> L. ....	151
<b>IVASCHENKO Z.M.</b> A comparative analysis of ontomorphogenesis of the gametophytes of two epilithic ferns <i>Asplenium adiantum-nigrum</i> and <i>Adiantum capillus-veneris</i> L. ....	151
<b>РЫФФ Л.Э.</b> Оценка таксономического статуса <i>Scrophularia exilis</i> Popl. (Scrophulariaceae) на основе биоморфологических признаков .....	159
<b>RYFF L.E.</b> Evaluation of taxonomic status of <i>Scrophularia exilis</i> Popl. (Scrophulariaceae) based on biomorphological characteristics.....	159
<b>КОСТИНА О., МУРАВНИК Л.</b> Структура и химический состав трихом у двух видов <i>Doronicum</i> (Asteraceae).....	167
<b>KOSTINA O.V., MURAVNIK L.E.</b> Structure and chemical content of the trichomes in two <i>Doronicum</i> species (Asteraceae).....	167
<b>ЖУРАВЛЁВА И.А., САВИНЫХ Н.П.</b> Структура элементарного модуля <i>Solanum dulcamara</i> L.....	173
<b>ZHURAVLYEVA I., SAVINYKH N.P.</b> Structure of elementary module of <i>Solanum dulcamara</i> L. ..	173
<b>ШАБАЛКИНА С.</b> Особенности онтогенеза некоторых видов рода <i>Rorippa</i> Scopoli (Cruciferae) в условиях подзоны южной тайги .....	179
<b>SHABALKINA S.</b> Ontogenesis peculiarities species of genus <i>Rorippa</i> Scopoli (Cruciferae) in the subzone of the southern taiga .....	179
<b>ОЛОНОВА М.В.</b> Использование признаков жизненной формы в систематике равнинных видов аггр. <i>Poa pratensis</i> L.....	187
<b>OLONOVA M.V.</b> Application of growth habit features in the taxonomy of plain species from aggr. <i>Poa pratensis</i> L.....	187

<b>КАЗАКОВА Н.Л., АНТОНОВА И.С.</b> Характеристике развития проростков и иматурных растений <i>Araucaria araucana</i> (Molina) K. Koch (Araucariaceae) в естественных местообитаниях (Аргентина, штат Неукин) .....	193
<b>KAZAKOVA N.L., ANTONOVA I.S.</b> Toward the characteristics of the development of the seedlings and immature plants of <i>Araucaria araucana</i> (Molina) K. Koch (Araucariaceae) in its natural habitats (Neuquén Province, Argentina).....	193
<b>ЛЯХ А.М., БРЯНЦЕВА Ю.В.</b> Сезонный полиморфизм черноморских динофитовых водорослей рода <i>Ceratium</i> : <i>C. furca</i> , <i>C. fusus</i> , <i>C. tripos</i> (Dinophyceae) .....	209
<b>ЛҮАКН А.М., БРҮАНТСЕВА Ю.В.</b> Seasonal polymorphism of the Black Seas dinoflagellates from genus <i>Ceratium</i> : <i>C. furca</i> , <i>C. fusus</i> , <i>C. tripos</i> (Dinophyceae).....	209
<b>СЫТНИКОВ Д.М., БАБЕНКО Л.М., ЩЕРБАТЮК Н.Н.</b> Структура и физиологическое состояние фотосинтетического аппарата <i>Equisetum arvense</i> L.....	215
<b>СҮТНІКОВ Д.М., ВАВЕНКО Л.М., ШЧЕРВАТҮК М.М.</b> Structure and physiological state of photosynthetic apparatus of <i>Equisetum arvense</i> L.....	215
<b>ФІЩУК О.С., ОДІНЦОВА А.В.</b> Вертикальна зональність гінецею у представників родів <i>Sansevieria</i> Thunb. та <i>Dracaena</i> Vand. ex L. (Asparagaceae) .....	221
<b>FIŠHCHUK O., ODINTSOVA A.</b> Vertical zonality of the gynoeceium in <i>Sansevieria</i> Thunb. and <i>Dracaena</i> Vand. ex L. species (Asparagaceae).....	221
<b>ПЕРЕГРИМ О.</b> Морфологічні особливості поверхні насінин видів секції <i>Anodontae</i> (Bunge) Maxim. роду <i>Pedicularis</i> L. флори Європи .....	227
<b>PEREGRYM O.</b> Morphological features of seed surface of the section <i>Anodontae</i> (Bunge) Maxim of <i>Pedicularis</i> L. in European flora.....	227
<b>БЕЗСМЕРТНА О.О., ВАШЕКА О.В., КЛИЩ Ю.Р.</b> Морфологічні особливості <i>Asplenium septentrionale</i> (L.) Hoffm., <i>A. trichomanes</i> L. та їхніх гібридів природної флори України.....	235
<b>BEZSMERTNA O.O., VASHEKA O.V., KLISHCH J.R.</b> The peculiarities of morphological structure of <i>Asplenium septentrionale</i> (L.) Hoffm., <i>A. trichomanes</i> L. and their hybrids in the natural flora of Ukraine.....	235
<b>ЖУПАНОВ І.В.</b> Анатомічні особливості формування зачатків бічних коренів у <i>Butomus umbellatus</i> L. ....	245
<b>ZHUPANOV I.V.</b> Anatomical features of lateral root formation in <i>Butomus umbellatus</i> L. ....	245
<b>КАЗЕМІРСЬКА М.А.</b> Особливості віталітетної структури популяцій <i>Fritillaria montana</i> Норре (Liliaceae) на північно-східній межі ареалу .....	249
<b>KAZEMIRSKA M.A.</b> The peculiarities of vitality structure of <i>Fritillaria montana</i> Norre (Liliaceae) populations at the north-eastern limit of its nature area.....	249
<b>БЕРКО Й.</b> Поздовжня симетрія пагона та її особливості у рослин родини губоцвіті (Lamiaceae) флори України.....	257
<b>BERKO Y.</b> Lengthwise shoot symmetry and its features in plants of Lamiaceae family of Ukrainian flora .....	257
<b>КОНДРАТЮК Т.</b> Мікроскопічні гриби-деструктори в умовах лімітування джерела вуглецю: особливості морфології та накопичення неорганічних поліфосфатів.....	267
<b>KONDRATYUK T.</b> Microscopic fungi destructors in conditions of restricted carbon source: morphology and accumulation of inorganic polyphosphates.....	267

<b>ПІРОГОВ М.</b> Мікроморфологія аском <i>Pyrenidium actinellum</i> s.l. (Dasampiaceae, Ascomycota) .....	275
<b>PIROGOV M.</b> Ascomata micromorphology of <i>Pyrenidium actinellum</i> s.l. (Dasampiaceae, Ascomycota) .....	275
<b>КАРБОВСЬКА В.М., КОСТИКОВ І.Ю.</b> Ультраструктурні особливості організації клітини та піреноїдів у <i>Stichococcus</i> -подібних водоростей .....	279
<b>KARBOVSKA V.M., KOSTIKOV I.YU.</b> Ultrastructural features of organization of the cell and pirenoids in <i>Stichococcus</i> -like algae.....	279
<b>ПАВЛОВСЬКА М.М., КОСТИКОВ І.Ю.</b> Типи клітин та їх статуси у <i>Chlamydomonas</i> -подібних водоростей (Chlorophyceae) в умовах культури на агаризованих середовищах .....	285
<b>PAVLOVSKA M.M., KOSTIKOV I.YU.</b> Cell types and their status in <i>Chlamydomonas</i> -like algae (Chlorophyceae) on agar medium culture.....	285





**TRAINING THE NEXT GENERATION OF TAXONOMISTS  
THE DISTRIBUTED EUROPEAN SCHOOL OF TAXONOMY**

The Distributed European School of Taxonomy (DEST) originally funded by the EC in the framework of the EDIT project, offers high-quality education to future taxonomists, and is currently managed by the Royal Belgian Institute of Natural Sciences Brussels. The training curriculum targets both modern disciplines such as molecular systematics and biodiversity informatics, as well as the more 'traditional' approaches such as morphology and descriptive taxonomy. Two types of training courses are provided at various European research facilities and universities. The programme is open to participants from both inside and outside of Europe.

The **Modern Taxonomy programme** offers intensive theoretical courses in subjects as varied as nomenclature, DNA-barcoding, geometric morphometrics and scientific illustration.

More info on the current programme:

<http://www.taxonomytraining.eu/content/modern-taxonomy-course-programme-2013-2014>

The **Expert-in-training programme** enables graduate students and early career researchers to develop and sharpen their practical, taxonomical skills by means of an 'on-the-job' training. The programme includes a great diversity of topics and covers various groups, such as rotifers, Coleoptera and tropical plants. During the internship, the practical exploration of morphological and molecular techniques, bio-informatics and other taxonomical research skills are emphasized.

More info on the current programme:

<http://www.taxonomytraining.eu/content/expert-training-programme-2013-2014>

**New training providers** are most welcome to participate in training delivery within the Distributed European School of Taxonomy. For more information have a look at: <http://www.taxonomytraining.eu/content/interested-training-delivery>

For more information please visit the DEST website at: <http://www.taxonomytraining.eu>

**Coordination:**

Dr Isabella Van de Velde

Dr Hendrik Gheerardyn

---

[dest-training@naturalsciences.be](mailto:dest-training@naturalsciences.be)

Royal Belgian Institute of Natural Sciences

Vautierstraat 29, B-1000 Brussels, Belgium

<http://www.naturalsciences.be>







## VASCULAR ANATOMY OF THE FLOWER OF *HYACINTHOIDES NON-SCRIPTA* (L.) CHOUARD EX ROTHM. A NEW INSIGHT ABOUT A COMPLEX PLACENTATION PATTERN IN ASPARAGACEAE

THIERRY DEROIN

**Abstract.** Floral vasculature and gynoecium architecture were revised in *Hyacinthoides non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. Receptacle exhibits the usual regular vascular groundplan for monocots, while carpels are united at the ovary bases and by their styles, but very loosely in their middle region, so that a basket-like capsule is ripened. The septal nectary is well developed with two apertures at the ovary base and below the style insertion. Vasculature demonstrated basal ovules pairs sheltered by each carpel are in fact cauline. Thus floral axis appears to be involved in the congenital intercarpellary fusion, an unrecognized feature until now in the core-Asparagales.

**Key words:** *Hyacinthoides non-scripta*, Hyacinthaceae, anatomy, cauline placentation, floral vasculature, gynoecium, stachyosporry

Muséum national d'Histoire naturelle, Département Systématique et Évolution, UMR 7205, ISYEB, CNRS MNHN UPMC EPHE, CP 39, 57 rue Cuvier, F-75231 Paris cedex 05, France; deroin@mnhn.fr

### Introduction

The genus *Hyacinthoides* Heist. ex Fabr. was recently thoroughly revised with a firmly established phylogeny (GRUNDMANN *et al.* 2010). It now comprises 11 species, living in the western Mediterranean-Atlantic region and the northern African mountains. Among them, *H. non-scripta* (L.) Chouard ex Rothm. – the British bluebell – covers the widest area along the Atlantic coast, spreading from the British Isles to the western Netherlands and Belgium, North and West France, with a southern separate territory at the NW Spain. This species is frequent in the forests of the Paris surroundings, growing in neutral or acid soils at shady places (JAUZEIN & NAWROT 2011: 838), especially under *Quercus* sp. and *Carpinus betulus*, with *Anemone nemorosa*.

Surprisingly, few studies were previously undertaken on the floral anatomy of this widespread species. Notably CHOUARD (1931) focused on the vegetative features when he distinguished the new genus *Hyacinthoides*. Vasculature was briefly described

by VAN TIEGHEM (1875: 102) under the illegitimate name *Agraphis nutans* Link, while fused tepal and filament only were drawn (VAN TIEGHEM 1875: Pl. 2, 65). A more detailed study was provided by GATIN (1920), especially about the pedicel histology and receptacle vasculature. Teratological flowers, with stamens partially or wholly altered in carpels, were pointed out by WILSON (1959) under the illegitimate name *Endymion nutans* Dumort., but unfortunately not accurately analysed.

Thus it seemed worthwhile to investigate further the floral anatomy of *H. non-scripta*, at least as a check of previous results, if not in order to throw new light on some yet overlooked features.

### Material and methods

Flowers and fruits of *H. non-scripta* were collected at different stages during April 2012 and May 2013 in the undergrowth of the Sénart forest (“Forêt domaniale de Sénart”, parcel 111), at Draveil (France, Île-de-France region, Essonne, ca. 20 km SSE of Paris). All samples were fixed on the field by FAA (90% ethanol

70%; 5% formalin; 5% acetic acid) for at least 48 h, and stored in a mixture of water, ethanol and glycerol (equal volumes). Two flowers were dehydrated through a t-butyl series and embedded in paraffin (melting point: 58-60°C). Serial transverse and longitudinal sections were cut at a thickness of 15µm by rotary microtome Leitz 1512 (Germany), then stained with Toluidine blue after Sakai (GERLACH 1984) and mounted in Eukitt. Floral vasculature was reconstructed by drawing the serial sections using a camera lucida. Several flowers and fruits were cut lengthwise by hand to check the organs arrangement and the ovule development.

## Results

### *Anthetical flower morphology*

*H. non-scripta* has 2-bracteate hypogynous actinomorphic flowers with a campanulate perigonium consisting of 3 outer and 3 inner tepals, equal in size with reflexed tips (Figs. 1 A, and 5 A, B). Flowers are first erect, as in numerous other species of the Scilleae tribe, but are hanging during the anthesis (Fig. 1 A, B), and at last are straightened up again during the fruit set. The perigonium is usually blue-violet and forms at the base a very short hypanthium, no more than 600 µm thick. Androecium shows 6 stamens in two whorls, the 3 outer ones slightly shorter than the inner (c. 10 vs 12 mm in length), with filaments 600-700 µm wide, almost wholly adnate to the tepals, anthers basifixed 4-5 mm long.

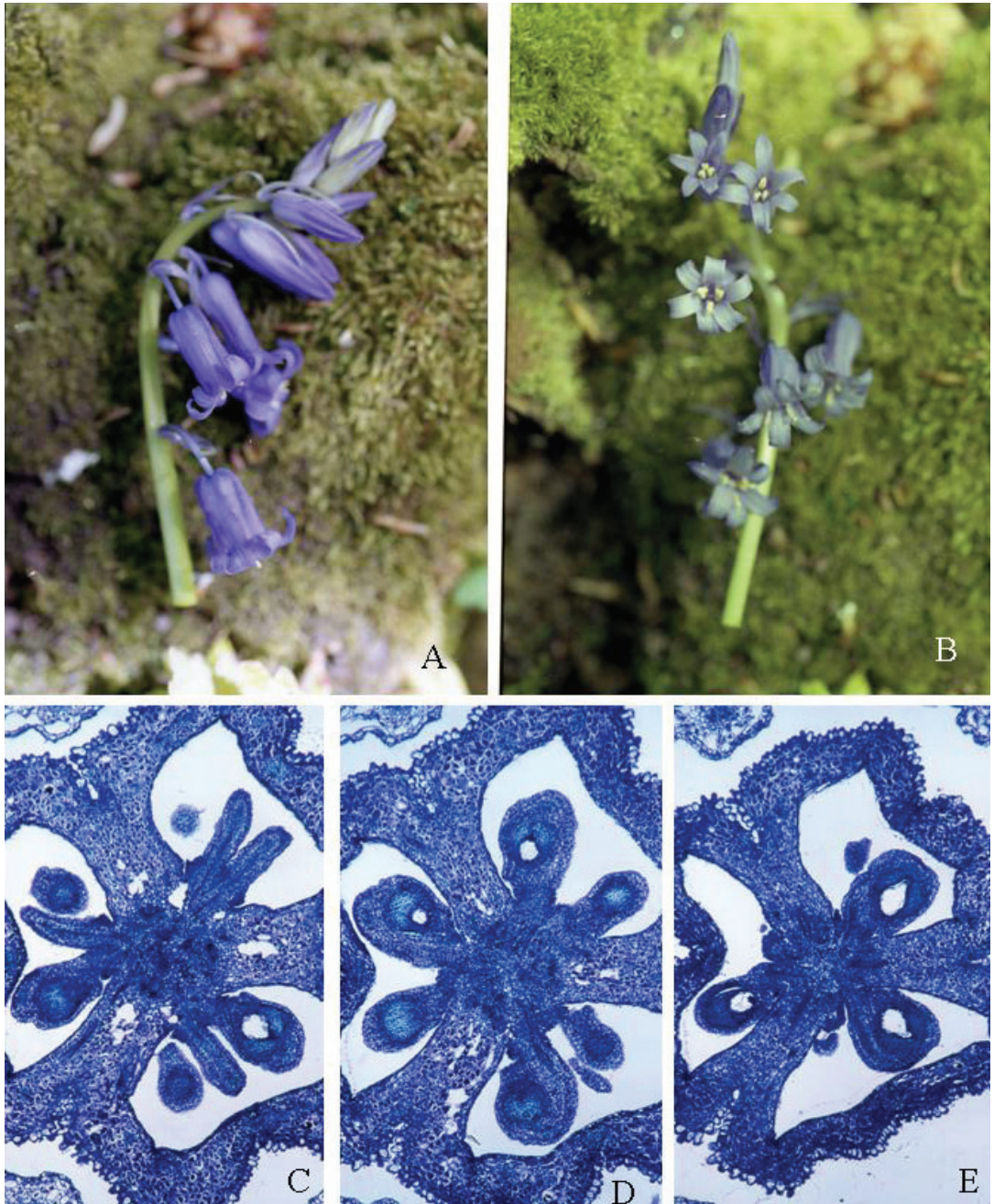
Gynoecium trimerous, ovoid, with 3 fused carpels on the radii of the outer tepals (and inner long stamens). Ovary is c. 43% of the carpel length, the loculi showing three regions: a basal pedestal-like sterile region, a placental column with 25-30 ovules arranged in an axile placentation, a short sterile region at the top (Fig. 6 B), i.e. c. 23, 60 and 17% of the total locule height respectively. Stigma level is intermediary between the top levels of short and long stamens.

### *Flower anatomy*

Just above the insertion of bract β (Fig. 2 A-C), the stele is loosely ordered in a

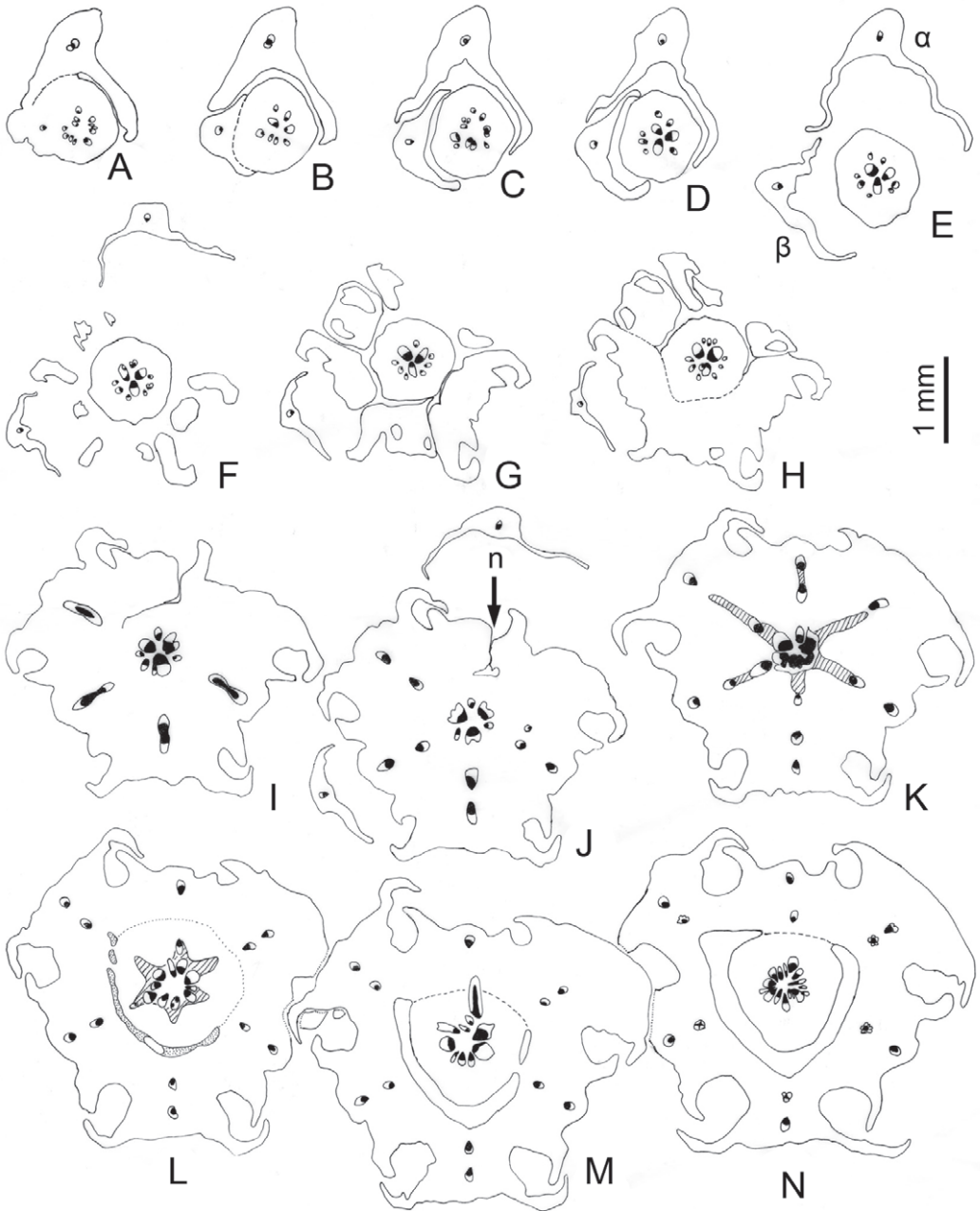
circle of 8-12 collateral bundles. It condenses below the receptacle (Fig. 2 D-H) in two concentric rings: 1) an outer one of 3 narrow bundles yielding lateral branches to the inner ring (compare Fig. 2 H, I, J; magnified details in Fig. 3), and which supplies inner tepals and short stamens; 2) an inner ring of 3 alternating large bundles, supplying the outer tepals and long stamens. All the six strands to the perianth-androecium complex appear to be attached more or less at the same level (Fig. 2 K). They form in fact downward loops at the hypanthium base (compare with Fig. 6 B). Stamen bundles are first collateral inverted (exarch xylem), then normal (endarch xylem) and at last amphicribal with a somewhat scalloped phloem in transversal section (Fig. 2 J, L-M, N, resp.). These vascular changes are common in stamens, and related to the diplophyllous nature of these organs. At the same level a short gynophore becomes wholly free from the hypanthium, with ca. 12 unequal bundles (Fig. 2 N).

As the hypanthium breaks down in six tepal-stamen units (Fig. 4 A, F), the gynophore stele provides the three carpel median bundles and their mediolateral pairs basally fused to them (Fig. 4 A-C), and branching in the outer ovary wall, as loculi appear (Fig. 4 D). Ovary epidermis is papillose and covers the more or less deep clefts between the carpels (Fig. 4 G-J, especially at the top of I), while ovary wall gets thinner at the level of median bundles. Central stele is rearranged in three wide collateral bundles in front of the septa, alternating with three tiny ones in front of loculi. These wholly supply the first ovule pair of each carpel (Figs. 1 C; 4 K, L), and so disappear. Above each wide bundle – which is obviously a synlateral carpel bundle – feeds two ovules belonging to two neighbouring carpels (Figs. 1 D; 4 M, N). At the same level, epidermis is well-differentiated, thus underlining the chamfered fused margins of the carpels. At last all the upper ovules are supplied by separated lateral carpel bundles (Figs. 1 E; 4 O and 5 A-J), a septal nectary occurring between them (Fig. 5 F, n). In all, there are 8, 9 or 10 ovules in each carpel (Fig. 5 F, clockwise from the lower carpel), ordered in an axile placentation. At the ovary summit level, filaments of the short



**Fig. 1.** *Hyacinthoides non-scripta*: **A**– top of a blossoming inflorescence in side view, quote the erect young flowers; **B** – the same in front view, note the 3 inner stamens only visible in each flower; **C-E** – axile placenta at three levels (basal ovules pair, ovules 3-4, ovules 5, corresponding to Figs. 4 K, M and 5 B, resp.).

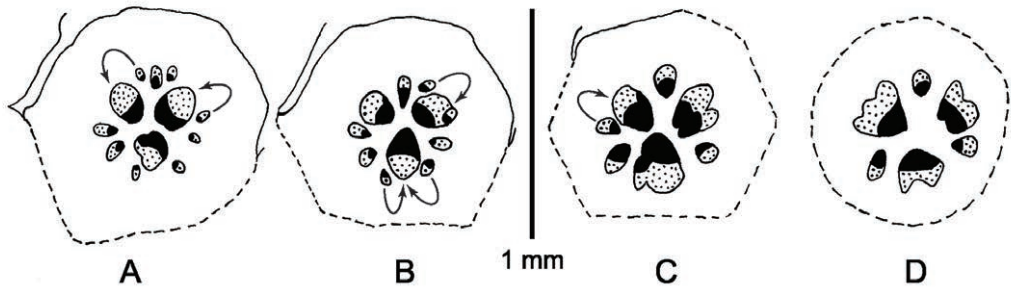




**Fig. 2.** Transverse sections of the flower of *Hyacinthoides non-scripta*, from bracts to the gynophore level: n – “septal” nectary.

stamens separate from tepals (Fig. 5 G). Along the stylar region (Fig. 5 K-T), vascular pattern does not alter, as usual lateral bundles fade (Fig. 5 P) then disappear. A tri-ray common locus is

formed while septal nectary opens outside and fades (Fig. 5 M-T). Median bundles fade in the stigmatic region, locules open above their tip, the three stigmas being so commissural (Fig. 5 U, V).



**Fig. 3.** Transverse sections of the receptacle of *Hyacinthoides non-scripta*, rearrangements in the central vascular ring from sections H to I in Fig. 2, showing the anastomoses (arrows). Phloem stippled, xylem in black.

### Notes on the fruit structure

During the fruit set (Fig. 6 F, G) – which spends about 60 days from the fertilization, after measuring on 10 flowers of 3 cut inflorescences kept in water – the gynoecium size is doubled (approx. from 10 to 20 mm), the ovary occupying at last 65-70%.

In the loculi, the distribution of the three regions is hardly modified (pedestal: slightly shortened to 18%, placental column: 54%, sterile top: slightly increased to 28%). Examination of 10 fruits, almost mature but not dehiscing, demonstrated that the maturation of the ovules is in no way affected by their location, especially basal ovules, with an axial supply, may develop or not (Fig. 6 F, G, dbo, abo), and top ovules may become normal seeds or not as well.

The mature fruit is a dry papery capsule, basally closed (Fig. 6 C, D, E, intercarpellary fused walls underlined in black), loculicidal above then with the three separated styles however remaining fused below the stigma, appearing thus as “basket handles”. In brief, the fruit structure is reminding the incomplete syncarpy already drawn in the antheical gynoecium.

### Discussion

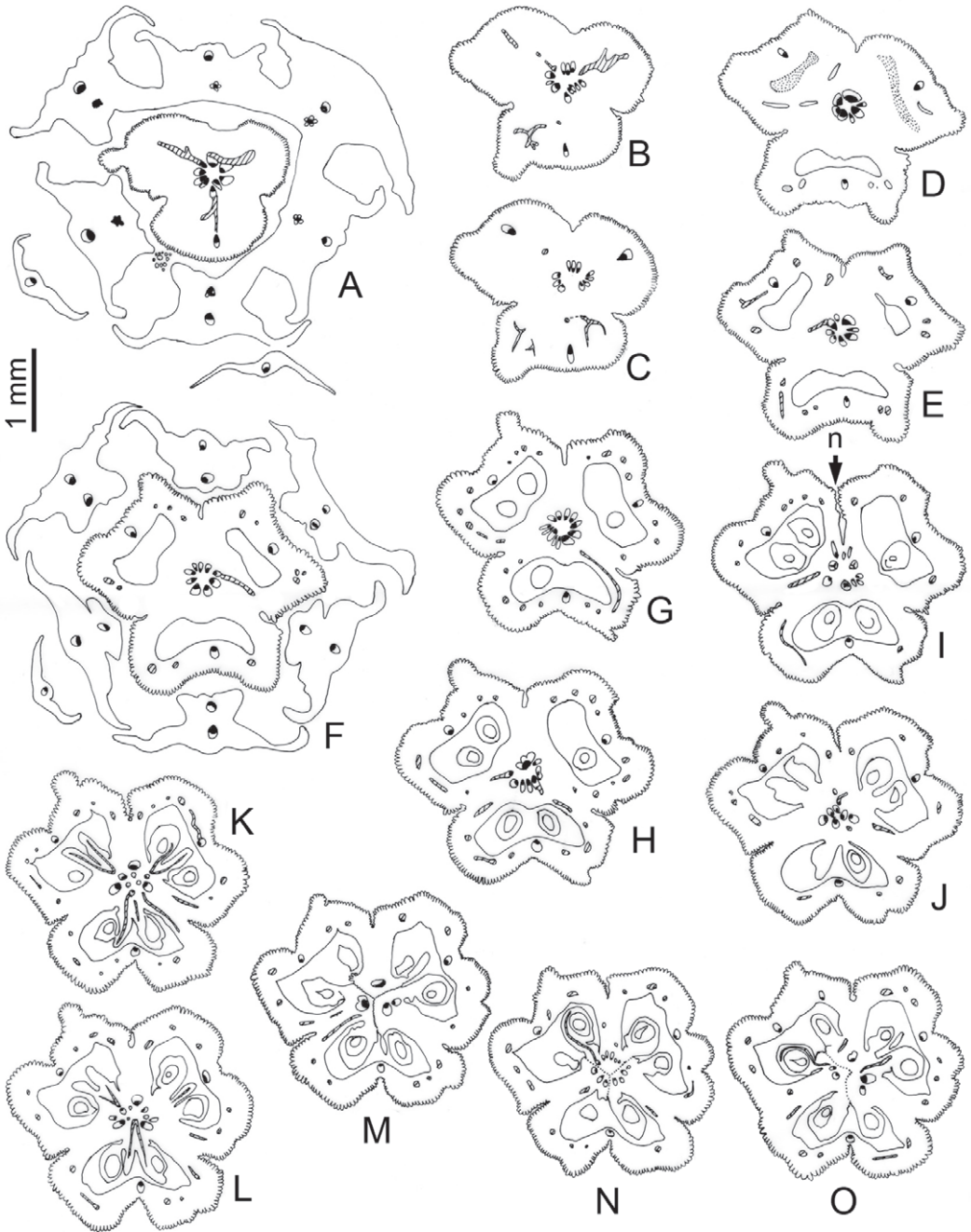
The main results of this study were represented in Fig. 7.

The pattern of receptacle vasculature (Fig. 7 A), already described by VAN TIEGHEM (1875) and GATIN (1920: 41), is wholly confirmed with its 1-trace floral parts outside the

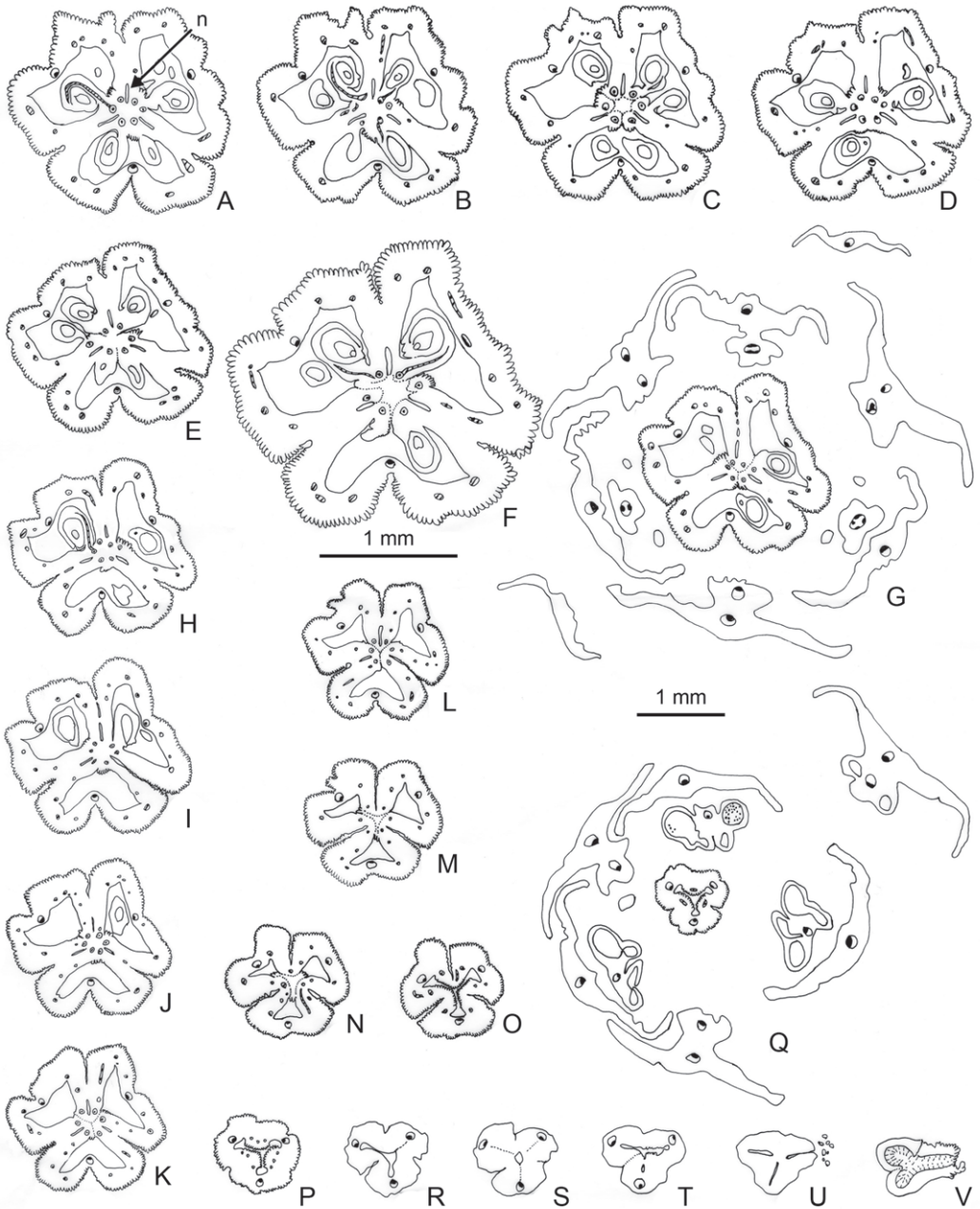
carpels, tepal and stamen bundles being basally fused in common strands. These are attached to the 6 pedicel bundles where the inner (wide bundles in Fig. 2 D-H) are additionally supplied by anastomoses of outer ones (Fig. 3), and are connected above to the median and mediolateral carpel bundles. A until yet overlooked feature is that outer tepals (and inner stamens) are fed by these 3 inner large pedicel bundles, while it is the reverse for inner tepals. So this seemingly simple stele pattern appears as the result of a rather complex evolutive process. This pedicel bundle asymmetry is moreover a common feature not only in Scilleae tribe but also in Liliales s.l. (e.g. *Asphodelus albus* Mill., in GATIN 1920: 93, with a striking 1:4 ratio in size).

Between perianth and androecium parts fusions are weak (almost only by parenchymas) and of limited extent.

That is found in the gynoecium too, where the carpel bases only are vascularly fused, as demonstrated by the melting of the lateral carpel bundles in synlateral ones (Fig. 4 K-M, Fig. 7 B), which supply the second ovules pair only. Once above, carpel laterals separate in order to feed each a row of 3-4 ovules on the external side, as well as a septal nectary on the inner side. As VAN TIEGHEM quoted a long time ago (1875: 106) the septal nectary is nothing else than a modified secretory epidermis and reveals the lack of fusion between the carpels. However it appears symmetrical (with 3-slits) at the ovary base only (Fig. 5 A-F), more irregular in outline above (Fig. 5 G-O), building thus a “system of exogenous cavities”

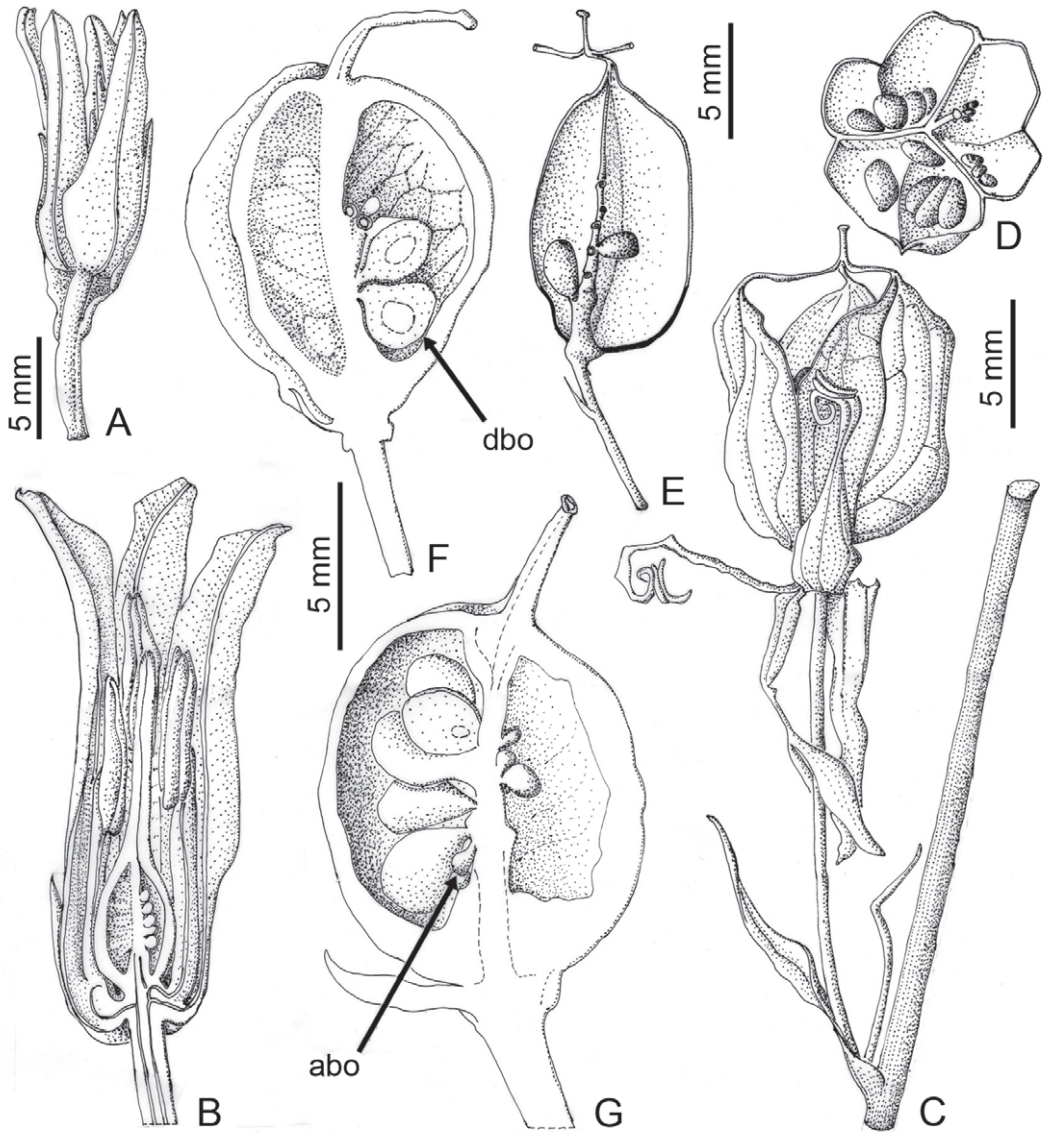


**Fig. 4.** Transverse sections of the flower of *Hyacinthoides non-scripta*, from the base of gynoecium to the insertion of ovules (synascidiate part of the ovary): n – septal nectary.



**Fig. 5.** Transverse sections of the flower of *Hyacinthoides non-scripta*, from the insertion of ovules to the stigma level: n – septal nectary.



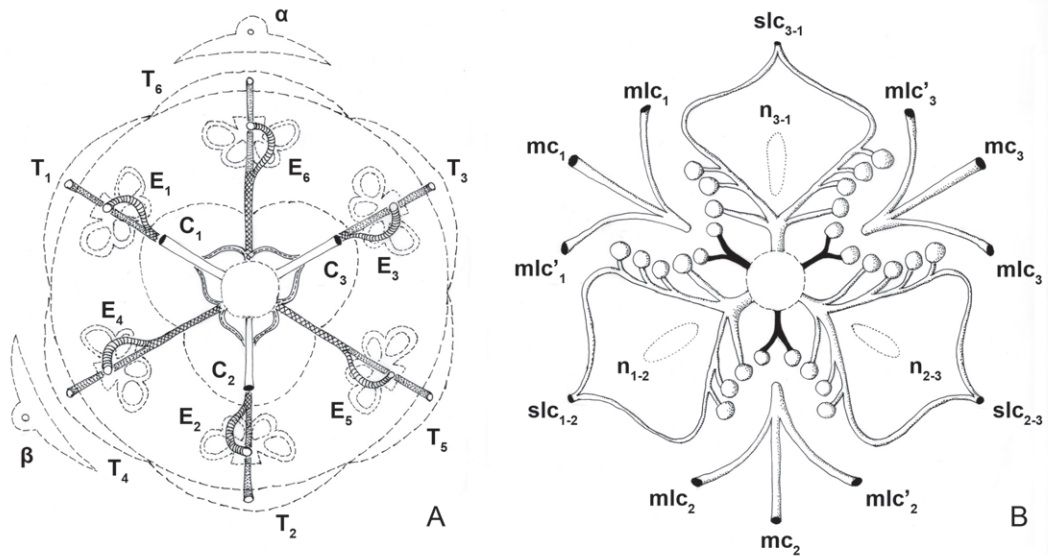


**Fig. 6.** *Hyacinthoides non-scripta*: **A** – side view of the anatomized flower; **B** – longitudinal section of an anthetic flower; **C–D** – mature fruit, in side and top views; **E** – detail of the fruiting axile placenta, with basal congenitally fused fruit walls in black; **F–G** – longitudinally cut two young fruits, showing basal ovule developing (**dbo**) or aborted (**abo**).

as described by ODINTSOVA (2013: 318), who interestingly proposed to analyse the septal nectary in the frame of the gynoecial vertical zonality. Here, the nectary appears to be open both at the ovary base (Fig. 4 I, above) and at the top (Fig. 5 G, I) just below the style, as in *Scilla bifolia* L. (DYKA 2013: 320). It should be

emphasized that the two apertures are located between the carpels 1-3 (Fig. 7 B), in front of the bract a on the floral diagram (Fig. 7 A). Thus some zygomorphy occurs in the architecture of septal nectary and thus in the expression of syncarpy. It is interesting to quote that a kind of “septal” nectary occurs on the same radius too,





**Fig. 7.** Vascular diagram of *Hyacinthoides non-scripta*: **A** – at the perianth and androecium levels; **B** – at gynoecium level. Floral parts:  $\alpha$ ,  $\beta$  – bracts; **C** – carpel; **E** – stamen; **n** – septal nectary; **T** – tepal. Carpel bundles: **mc** – median bundle; **mlc** – mediolateral; **slc** – synlateral. Tepal bundles stippled, stamen bundles hatched, united bundles crossed, anastomoses in broken lines. Basal ovules vasculature in black.

below the vascular insertion of the inner tepal (Fig. 2 I and J), at the boundary of the outer tepals ( $T_1$  and  $T_3$  in the Fig. 7 A).

The most puzzling feature is the vascular supply of the 3 basal ovules pairs (Fig. 7 B, black bundles), which is obviously axial, without any connection to synlateral carpel bundles or even the carpel vasculature. Lateral bundles of a same carpel are never fused together, and so there is no basal peltation. Thus the placentation in *H. non-scripta* appears as involving unexpected basal axial ovules and usual ovules attached to the carpel margins.

Occurrence of extracarpellary true axial ovules (stachyospory or cauline placentation) was previously reported in some rare instances for dicots, e.g. in *Hypericum* (DUPUY & GUÉDÈS 1975). Here in the studied *Hyacinthoides* species, they show an arrangement hardly distinguishable from a classical U-placenta (LEINFELLNER 1951, see also Fig. 7 B). In fact, we can wonder if the axis top, with its 3 ovules pairs, does not intervene as a morphogenetic support for the basal syncarpic region of the gynoecium (well-seen yet in the mature fruit, Fig. 6 E). Of course it

is not possible to decide if these axial ovules are relicts of a primitive condition (primary stachyospory), or if they reappeared lately as a result of a morphogenetic induction from the placentary margins (secondary stachyospory). Their vascular supply is anyway not carpellary, and we can predict that in the teratological flowers pinpointed by WILSON (1959) each supernumerary carpel of staminal origin has its ovules in lower number than in the normal ones, and wholly supplied by lateral carpel bundles.

It is noticeable no case of axial ovules was previously observed in lilioid flowers. Most extensive studies were undertaken indeed one century or more ago by using hand sections – often non-permanently mounted, – which did not allow so detailed observations as the seriate paraffin sections, especially for the thinnest vascular bundles. Moreover, the mountings were interpreted in the theoretical frame of a strict phyllospory in Angiosperms (e.g. in VAN TIEGHEM 1875), so overlooking any conflicting observation. Stachyospory was much more supported by morphogeneticists, such as PAYER (1857), who disregarded at first vascular architecture. However cauline placentation

might be brought to the fore by it, as suggested in some cases of central placentas – especially in Caryophyllales – by MOELIONO (1970).

Thus in the case of *H. non-scripta*, the carpels are congenitally united at the base via the floral centre, even bearing some ovules, a pathway until now unrecognized for a member of the core-Asparagales (REMIZOWA *et al.* 2010: 638). A comparable situation was met by NOVIKOFF & KAZEMIRSKA (2012) who demonstrated in *Fritillaria montana* Hoppe (Liliaceae) that recurrent bundles, in parallel with the synlateral carpel bundles occur in the centre of the ovary column, a striking – and likely functionally significant – but isolated feature yet.

### Conclusions

As exemplified by *H. non-scripta*, apocarp and syncarp may coexist in a same gynoeceum, while stachyospor and phyllospor are no more exclusive and should be further studied in a broader scope, following a method taking in account the vertical zonality – at first described by LEINFELLNER (1950), – and combining different approaches such as vascular architecture, histology and development from the floral meristem to the mature fruit.

This brief study is in line with recent proposals (NOVIKOFF & KAZEMIRSKA 2012; DYKA 2013; ODINTSOVA 2013), that a careful revision of floral anatomy of monocots is imperative, not only for a better knowledge of character states (and thus their phylogenetical relevance), but even for an accurate understanding of the angiospermous flower. Especially carpels appear to shelter ovules but not always to bear them compulsorily. This result strengthen the previous hypotheses of MOELIONO (1970), mainly based on a reappraisal of the central placenta in Caryophyllales. Any struggle about the classical opposition stachyospor vs phyllospor is to be abandoned in Angiosperms.

### Acknowledgements

I thank heartily the anonymous reviewer, whose suggestions allowed to improve significantly the original draft. I am grateful to

my colleagues Emmanuel Côté and Thibault Dumas (Service des Publications scientifiques du Muséum), and Marion Martinez (Herbarium P – GPI team) for their help in the preparation of the electronic version of plates.

### References

- CHOUARD P. 1931.** Types de développement de l'appareil végétatif chez les Scillées. *Ann. Sc. Nat., Bot., Paris, 10<sup>e</sup> série* **13**: 132–323, 4 plates.
- DUPUY P., GUÉDÈS M. 1975.** Placentation and possible partial stachyospor in *Hypericum* sect. *Eremanthe*. *Flora* **164**: 37–49.
- DYKA O.O. 2013.** Morphology and vascular anatomy of the flower in *Scilla bifolia* L. (Hyacinthaceae). *Mod. Phytomorphol.* **4**: 319–320. (in Ukrainian)
- GATIN V.C. 1920.** Recherches anatomiques sur le pédoncule et la fleur des Liliacées. Imprimerie nemourienne, Henri Bouloy, Nemours.
- GERLACH D. 1984.** Botanische Mikrotechnik. 3<sup>d</sup> ed. Thieme, Stuttgart.
- GRUNDMANN M., RUMSEY F.J., ANSELL S.W., RUSSELLS.J., DARWINS.C., VOGELJ.C., SPENCER.M., SQUIRREL J., HOLLINGSWORTH P.M., ORTIZ S., SCHNEIDER H. 2010.** Phylogeny and taxonomy of the bluebell genus *Hyacinthoides*, Asparagaceae (Hyacinthaceae). *Taxon* **59**: 68–82.
- JAUZEIN P., NAWROT O. 2011.** Flore d'île-de-France. Quae.
- LEINFELLNER W. 1950.** Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. *Österr. Bot. Zeitschr.* **97**: 403–436.
- LEINFELLNER W. 1951.** Die U-förmige Plazenta als der Plazentationstypus der Angiospermen. *Österr. Bot. Zeitschr.* **98**: 338–358.
- MOELIONO B.M. 1970.** Cauline or carpellary placentation among dicotyledons. 2 vols. Koninklijke Van Gorcum, Assen, The Netherlands.
- NOVIKOFF A.V., KAZEMIRSKA M.A. 2012.** Vascular anatomy and morphology of the flower in *Fritillaria montana* Hoppe (Liliaceae). *Mod. Phytomorphol.* **1**: 27–35.
- ODINTSOVA A. 2013.** Vertical zonality of septal nectaries of monocots. *Mod. Phytomorphol.* **4**: 317–318. (in Ukrainian)
- PAYER J.-B. 1857.** Traité d'organogénie comparée de la fleur. Texte et atlas. Masson, Paris. Reprint 1966. Cramer, Wheldon & Wesley, New York.
- REMIZOWA M.V., SOKOLOFF D.D., RUDALL P.J. 2010.** Evolutionary history of the monocot flower. *Ann. Mo. Bot. Gard.* **97**: 617–645.
- VAN TIEGHEM P. 1875.** Recherches sur la structure du pistil et sur l'anatomie comparée de la fleur. *Mém. Prés. Divers Savants Acad. Sci. Inst. Impérial France Sér. 2* **21**: 1–261.
- WILSON J.Y. 1959.** Vegetative reproduction in the bluebell, *Endymion nonscriptus* (L.) Garcke. *New Phytol.* **58**: 155–163.



## EMBRYOLOGICAL PROCESSES IN OVULES OF *RUDBECKIA LACINIATA* L. (ASTERACEAE) FROM POLAND

MARIA KOŚCIŃSKA-PAJĄK \*, KRYSZYNA MUSIAŁ \*\*, KATARZYNA JANISZEWSKA

**Abstract.** Embryological researches of an invasive plant *Rudbeckia laciniata* focused on the process of megasporogenesis, female gametophyte formation, and fertilization. A disturbed first meiotic division results in the formation of restitution nucleus. In some megaspore mother cells micronuclei or vacuoles were observed near the restitution nucleus. Different course of megasporogenesis led to the development of unreduced embryo sacs with various organization which is reflected in the embryo formation and capacity of seed germination. Our research confirmed the occurrence of hemigamy in the Polish representatives of *R. laciniata*. In spite of a reduced germination capacity of *R. laciniata* seeds, their production allows a long-distance dispersal and expansion of the species.

**Key words:** *Rudbeckia laciniata*, Asteraceae, megasporogenesis, female gametophyte, hemigamy

Department of Plant Cytology and Embryology, Institute of Botany, Jagiellonian University in Krakow, Gronostajowa 9, 30-387 Cracow, Poland; \* maria.pajak@uj.edu.pl; \*\* k.musial@uj.edu.pl

### Introduction

In the Polish flora, the *Rudbeckia* genus is represented by two species: *R. hirta* L. and *R. laciniata* L. Both species are kenophytes which arrived from North America and they are agriophytes permanently established in natural or seminatural communities (ZAJĄC *et al.* 1998). *R. laciniata* is a very common species in Poland, occurring especially in the southern part of the country (ZAJĄC & ZAJĄC 2001). At present, it is considered an invasive species, competing with native species and displacing them, which is a potential threat to biodiversity (TOKARSKA-GUZIŁ 2005). Therefore a detailed knowledge of reproductive biology is essential for an effective protection of the native ecosystem. The roles that reproductive mode plays in the invasion of alien species are largely unknown despite being essential to the understanding of the invasion mechanisms (DONG *et al.* 2006). Invasive plants often have the capacity of rapid vegetative propagation. However, it is also significant to determine the importance of sexual and/or apomictic reproduction in the successful invasion.

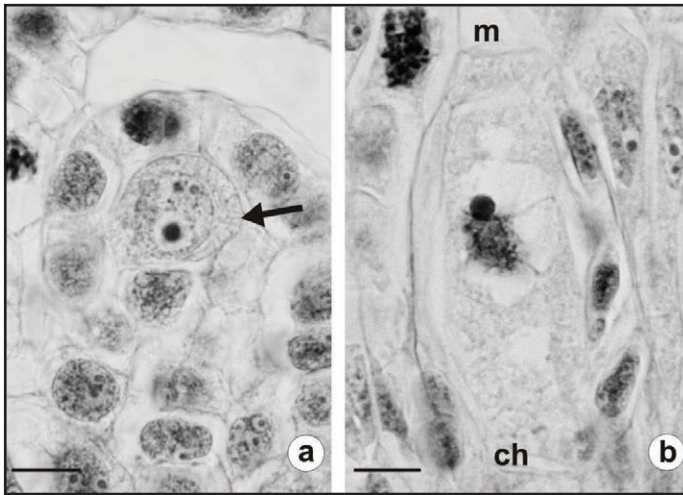
Although *R. laciniata* is an invasive plant rapidly spreading in Europe, the mode of

reproduction of the Polish representatives of this species was not analyzed. Previous embryological investigations within *Rudbeckia* genus showed differentiation of developmental pathways of female gametophyte (BATTAGLIA 1945, 1955, 1981; KOŚCIŃSKA 1980; KOŚCIŃSKA-PAJĄK 1985; MUSIAŁ *et al.* 2012). Moreover, studies of fertilization in *Rudbeckia* species revealed a relatively common occurrence of hemigamy (BATTAGLIA 1945; SOLNTZEVA 1968, 1974; KOŚCIŃSKA 1980).

The aim of the present studies was to examine the course of megasporogenesis, female gametophyte formation as well as analysis of fertilization in the Polish representatives of *R. laciniata*.

### Material and methods

Inflorescences of *R. laciniata* were sampled from randomly selected plants within natural population in Balice near Cracow (50°4'40"N, 19°47'5"E). Whole capitula at various developmental stages were fixed in FAA for at least 24 h and stored in 70% ethanol. Individual flowers, ovaries or ovules were then isolated and dehydrated in ethanol series. A part of the samples was embedded in paraffin, cut



**Fig. 1.** Longitudinal section of young *Rudbeckia laciniata* ovules: **a** – ovule primordium with archesporial cell (arrow); **b** – early prophase in megaspore mother cell. Abbreviations: **ch** – chalazal pole; **m** – micropylar pole. Scale bars: 10  $\mu\text{m}$ .

to 8-10  $\mu\text{m}$  thick sections, and stained with Heidenhain's hematoxylin with alcian blue. Sections were examined using a Nikon 400 Eclipse microscope.

### Results and discussion

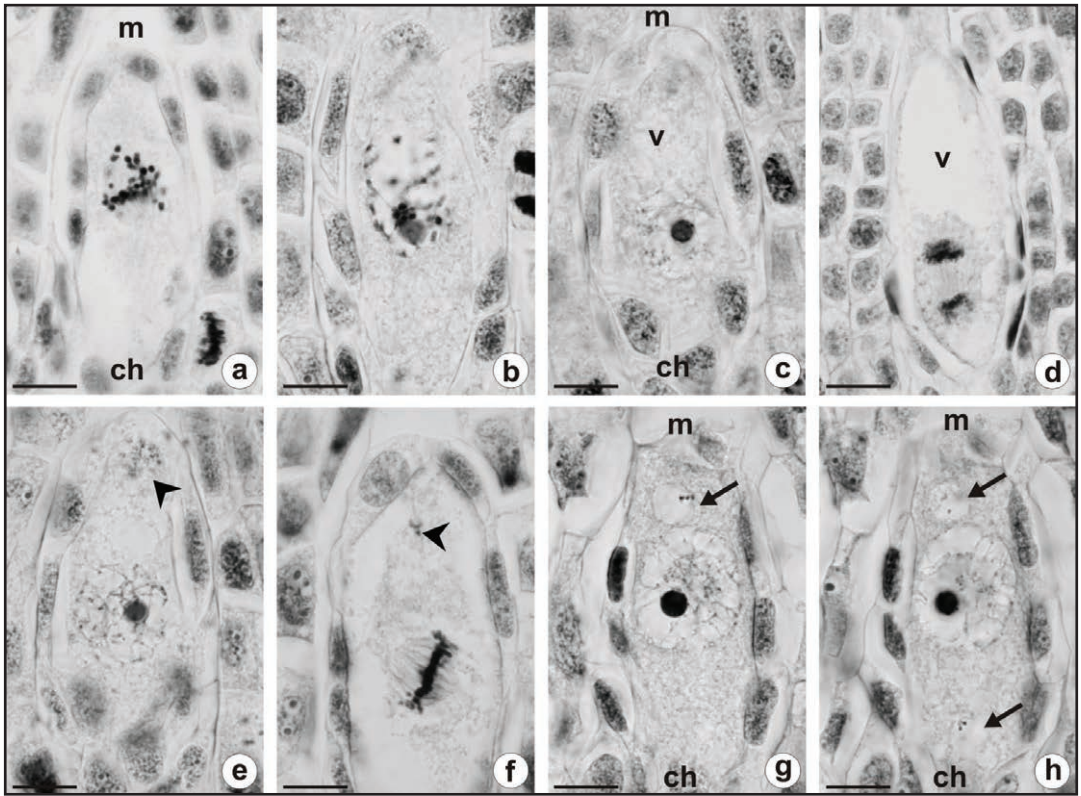
The ovule of *R. laciniata* is anatropous, tenuinucellate and unitegmic as in other members of Asteraceae. In young ovules of *R. laciniata*, a single hypodermal archesporial cell differentiates (Fig. 1 a) and functions directly as a megaspore mother cell (MMC) which becomes distinctly elongated in the micropylar-chalazal axis before meiosis (Fig. 1 b). In the analysed material, three types of megasporogenesis were found, which led to the formation of unreduced female gametophytes with different structure. In all of the analysed ovules the first meiotic division was strongly disturbed, chromosomes were scattered along the spindle during the metaphase (Fig. 2 a). Most frequently, one centrally situated restitution nucleus was formed after the irregular first meiotic division (Fig. 2 b). The second meiotic division was not followed by cytokinesis and gave rise to a binucleate coenomegaspore. Then, two successive mitosis lead to an unreduced eight-nucleate embryo sac (Fig. 3 a). This developmental pathway follows the diplospory of *Ixeris* type which was also described in the representatives of *R. laciniata* investigated by

BATTAGLIA (1945). This mode of female meiosis also occurs in *R. speciosa* Schrad., *R. triloba* L. as well as in *Erigeron annuus* (L.) Pers. (for review see JOHRI *et al.* 1992).

In some ovules, after irregular first meiotic division, a large vacuole arises in the micropylar region of MMC thus moving the restitution nucleus to the chalazal pole of the megasporocyte (Fig. 2 c) where the second meiotic division (Fig. 2 d) takes place, giving rise to a binucleate unreduced megaspore. In the course of further development, only one mitosis occurs leading to the formation of a four-nucleate embryo sac. In these cases, there is no egg apparatus at the micropylar pole of the embryo sac and the female gametophyte consists of three antipodal cells and a central cell containing only one nucleus (Fig. 3 b). Such organization of the female gametophyte, which is devoid of the egg apparatus, was described in other species within *Rudbeckia* genus (BATTAGLIA 1946).

Quite often, two nuclei unequal in size were formed as a result of the first disturbed meiotic division (Fig. 2 e). Both nuclei undergo second meiotic division (Fig. 2 f) resulting in four nucleate coenomegaspore. Mitotic division of this coenomegaspore leads to the formation of an eight-nucleate embryo sac in which four micronuclei at the micropylar pole and four significantly larger nuclei at the chalazal pole were visible. After the formation of the cells in the embryo sac, a miniature egg apparatus,



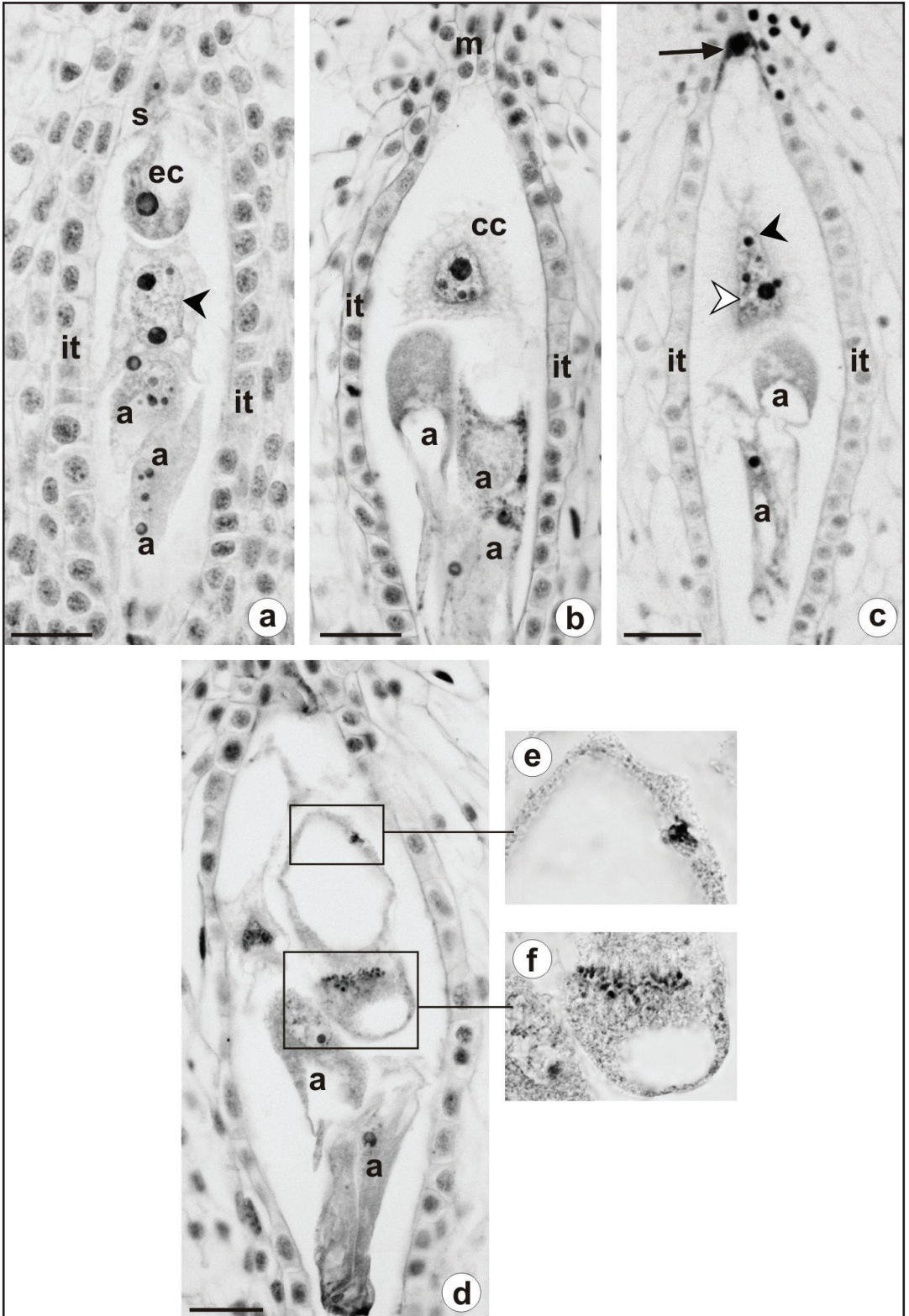


**Fig. 2.** Megasporogenesis in *Rudbeckia laciniata*: **a** – disturbed metaphase I in megaspore mother cell; **b** – centrally situated restitution nucleus formed after irregular first meiotic division; **c** – megaspore mother cell with vacuolated micropylar pole and restitution nucleus visible in the chalazal part; **d** – telophase II at chalazal pole of megaspore mother cell; **e** – two nuclei unequal in size formed as a result of the first disturbed meiotic division, arrowhead points to micronucleus; **f** – metaphase II in megaspore mother cell, arrowhead shows dividing micronucleus; **g, h** – two successive sections of megaspore mother cell with micronuclei (arrows) visible above and below restitution nucleus. Abbreviations: **ch** – chalazal pole; **m** – micropylar pole; **v** – vacuole. Scale bars: 10  $\mu$ m.

three antipodal cells, and central cell containing two polar nuclei different in size were observed (Fig. 3 c). Sporadically, micronuclei were visible below and above the restitution nucleus (Fig. 2 g, h). Abnormalities observed in the female gametophyte development and structure affected the viability of seeds. In the studied material, only 36% of mature seeds was capable of germination.

In some embryo sacs, just after fertilization, we observed an independent division of the egg cell and sperm cell nuclei (Fig. 3 d-f). These observations confirmed the occurrence of hemigamy in *R. laciniata*. During this process, also called semigamy, a male nucleus enters the egg cell but does not fuse with the female

one and then both nuclei divide independently giving rise to a mosaic embryo which contains tissue sectors of maternal or paternal origin (BATTAGLIA 1981; JOHRI 1984). Hemigamy was previously recorded in unreduced embryo sacs of other species of *Rudbeckia* (SOLNTZEVA 1974, and references therein) as well as in the meiotic embryo sacs of *R. bicolor* (KOŚCIŃSKA 1980; KOŚCIŃSKA-PAJĄK 1985). However, the recent analysis revealed that in *R. bicolor* hemigamy is not obligatory and most likely depends on the genotype (MUSIAŁ *et al.* 2012). It should be emphasized that sexual reproduction contributes to genotypic diversity, facilitating the adaptation of species to adventive environments (TIÉBRÉ *et al.* 2007). Likewise in





the case of *R. laciniata*, seeds can contribute to the invasiveness of this species, despite of their reduced germination capacity.

### Conclusions

1. The first meiotic division is disturbed in all analysed young ovules of *R. laciniata*.

2. In the studied material, three types of megasporogenesis were found, which led to the formation of unreduced female gametophytes which differ in structure.

3. Our embryological observations confirmed the occurrence of hemigamy in Polish representatives of *R. laciniata*.

4. Disturbances of megasporogenesis and observed abnormalities in the embryo sacs organization affect the viability of seeds.

### References

- BATTAGLIA E. 1945.** Fenomeni citologici nuovi nella embriogenesi (semigamia) enella microsporogenesi (Doppionucleo di restituzione) di *Rudbeckia laciniata* L. (nota preventiva). *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* **52**: 34–38.
- BATTAGLIA E. 1946.** Ricerche cariologiche ed embriologiche sul genere *Rudbeckia* (Asteraceae). VI. Apomissia in *Rudbeckia speciosa*. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.* **53**: 27–69.
- BATTAGLIA E. 1955.** Unusual cytological feature in the apomictic *Rudbeckia sullivani* Boynton et Beadle. *Caryologia* **8**: 1–32.
- BATTAGLIA E. 1981.** Embryological questions: 3. Semigamy, hemigamy, and gynandroembryony. *Ann. Bot. (Roma)* **39**: 173–175.
- DONG M., LU B.-R., ZHANG H.-B., CHEN J.-K., LI B. 2006.** Role of sexual reproduction in the spread of an invasive clonal plant *Solidago canadensis* revealed using intersimple sequence repeat markers. *Plant Spec. Biol.* **21**: 13–18.
- JOHRI B.M. 1984.** Embryology of Angiosperms. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg New York Tokyo.
- JOHRI B.M., AMBEGAOKAR K.B., SRIVASTAVA P.S. 1992.** Comparative embryology of Angiosperms. Springer-Verlag, Berlin.
- KOŚCIŃSKA M. 1980.** Embryo and endosperm in *Rudbeckia bicolor* Nutt. *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* **22**: 71–79.
- KOŚCIŃSKA-PAJAŁ M. 1985.** Karyological instability in semigamic *Rudbeckia bicolor* Nutt. *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* **27**: 39–55.
- MUSIAŁ K., KOŚCIŃSKA-PAJAŁ M., SLIWINSKA E., JOACHIMIĄK A.J. 2012.** Developmental events in ovules of the ornamental plant *Rudbeckia bicolor* Nutt. *Flora* **207**: 3–9.
- SOLNTZEVA M.P. 1974.** Disturbances in the process of fertilization in Angiosperms under hemigamy (hemigamy and its manifestations in plants). In: LINSKENS H.F. (ed.), Fertilization in higher plants: 311–324. Amsterdam.
- SOLNTZEVA M.P. 1978.** Apomixis and hemigamy as one of its forms. *Proc. Indian Natl. Sci. Acad.* **44**: 78–90.
- TIÉBRÉ M.-S., VANDERHOEVEN S., SAAD L., MAHY G. 2007.** Hybridization and sexual reproduction in the invasive alien *Fallopia* (Polygonaceae) complex in Belgium. *Ann. Bot.* **99**: 193–203.
- TOKARSKA-GUZIŁ B. 2005.** The Establishment and spread of alien plant species (kenophytes) in the flora of Poland. *Prace Naukowe Uniwersytetu Śląskiego* **2372**. Wyd. Uniw. Śląskiego, Katowice.
- ZAJĄC A., ZAJĄC M., TOKARSKA-GUZIŁ B. 1998.** Kenophytes in the flora of Poland: list, status and origin. In: FALIŃSKI J.B., ADAMOWSKI W., JACKOWIAK B. (eds), Synantropization of plant cover in new Polish research. *Phytocoenosis 10 (N.S.) Suppl. Cartogr. Geobot.* **9**: 107–116.

◀ **Fig. 3.** Longitudinal section of organized female gametophytes in *Rudbeckia laciniata*: **a** – embryo sac containing typical egg apparatus, central cell with polar nuclei of equal size at the time of fusion (arrowhead), and three antipodal cells; **b** – embryo sac without egg apparatus, in central cell one polar nucleus, three antipodal cells at chalazal pole; **c** – mature embryo sac with a miniature egg apparatus (arrow), central cell containing polar nuclei distinctly differed in size (black and white arrowheads), and antipodal cells; **d** – simultaneous division of the female (large) and male (small) nuclei, framed parts are shown in **e** and **f**. Abbreviations: **a** – antipodal cell; **cc** – central cell; **ec** – egg cell; **it** – integumentary tapetum; **m** – micropylar pole, **s** – synergid cell. Scale bars: 25 µm.



Xper3 is a versatile web platform dedicated to descriptive data management and interactive identification. This new platform gives users the ability to work simultaneously and remotely on the same knowledge base. Users can edit, analyze and share their descriptive data online. Furthermore, it allows multiple users to edit the same data concurrently (i.e. simultaneously) in a secure manner. The Xper3 data model is closely based on the SDD (Structured Descriptive Data) format, which makes it compatible with any other application using this standard format. Xper3 is still in development. We will demo Xper3's collaborative features, as well as the interactive identification interface. A beta version is available at [www.xper3.com](http://www.xper3.com)

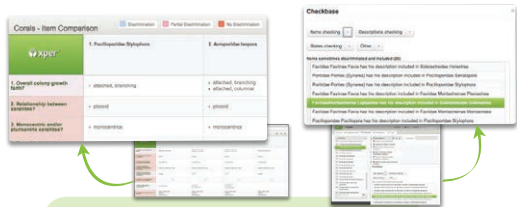
## Collaboration:

Xper3 brings collaborative features to descriptive data management:

- A user can share his own dataset with any other user
- Thus, multiple users can work remotely and simultaneously on the same dataset
- Advanced merging tools are included, to help the users avoiding data conflicts when merging several datasets
- Users can import / export their data using the SDD/CSV formats to collaborate with users who use different descriptive data management tools



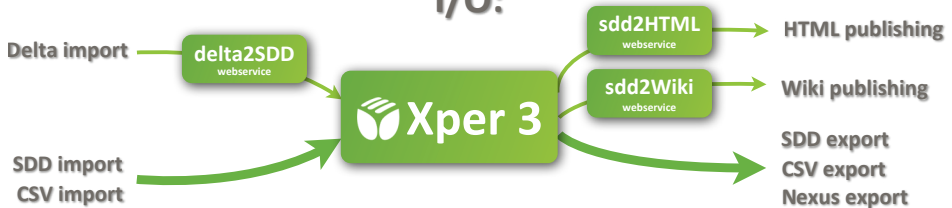
## Analysis:



Xper3 comes with several tool which helps users to enhance the quality of their dataset:

- The Checkbase tool which ensures that the content of the dataset is consistent
- A matrix view, which indicates which part of the dataset has missing descriptions
- An Item comparison view, which allows the user to compare the description of several items

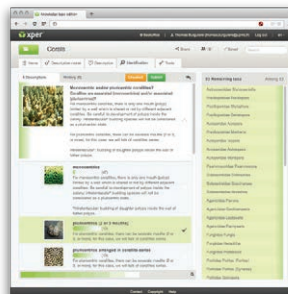
## I/O:



## Identification:

Once a dataset is complete, users can identify new specimens using its content:

- They can perform interactive (a.k.a. free-access) identification, using the Mkey+ webservice, which is connected to Xper3
- An independent identification webpage can be generated separately from Xper3 for publication purposes
- They can also generate single-access keys, using the Ikey+ webservice, which is also connected to Xper3



standard identification interface



mobile identification interface

[www.xper3.com](http://www.xper3.com)







## EFFECT OF ESTRONE ON SOMATIC AND FEMALE GAMETOPHYTE CELL DIVISION AND DIFFERENTIATION IN *ARABIDOPSIS THALIANA* CULTURED *IN VITRO*

PIOTR ŻABICKI<sup>1\*</sup>, JOANNA ROJEK<sup>2</sup>, MAŁGORZATA KAPUSTA<sup>2</sup>, ELŻBIETA KUTA<sup>1</sup>,  
JERZY BOHDANOWICZ<sup>2</sup>

**Abstract.** The aim of the study was to determine the effect of the mammalian female sex hormone estrone on differentiation of somatic tissues and on induction of autonomous endosperm in culture of female gametophyte cells of *Arabidopsis thaliana* ecotype Columbia (Col-0).

In culture, estrone-stimulated development of autonomous endosperm (AE) occurred in 14.7% of unpollinated pistils. The AE represented development stages similar to those of young endosperm after fertilization and AE of *fis* mutants *in vivo*. In the majority of ovules the AE was in a few-nucleate young stage. Some ovules showed more advanced stages of AE development, with nuclei and cytoplasm forming characteristic nuclear cytoplasmic domains (NCDs). Sporadically, AE was divided into regions characteristic for *Arabidopsis* endosperm formed after fertilization.

Direct organogenesis (caulogenesis, rhizogenesis), callus proliferation and formation of trichome-like structures were observed during *in vitro* culture of hypocotyls and cotyledons of 3-day-old seedlings cultured on medium supplemented with estrone for 28 days. Histological analysis showed adventitious root formation and changes in explant anatomy caused by estrone.

**Key words:** *Arabidopsis*, ovules, autonomous endosperm, hypocotyl, cotyledon, female mammalian hormone, *in vitro* culture

<sup>1</sup> Department of Plant Cytology and Embryology, Jagiellonian University, Gronostajowa 9, 30-387 Cracow, Poland; \*piotrek.zabicki@uj.edu.pl

<sup>2</sup> Department of Plant Cytology and Embryology, University of Gdańsk, Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk, Poland

### Introduction

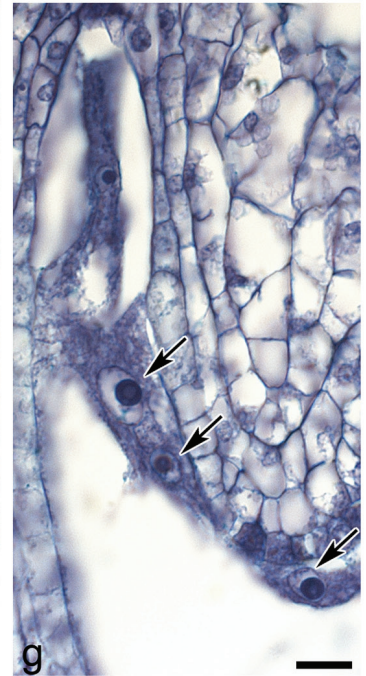
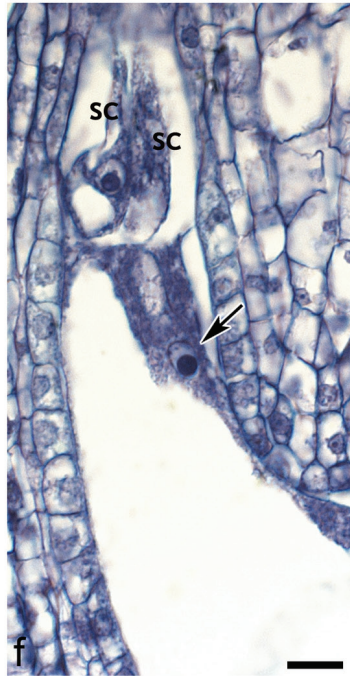
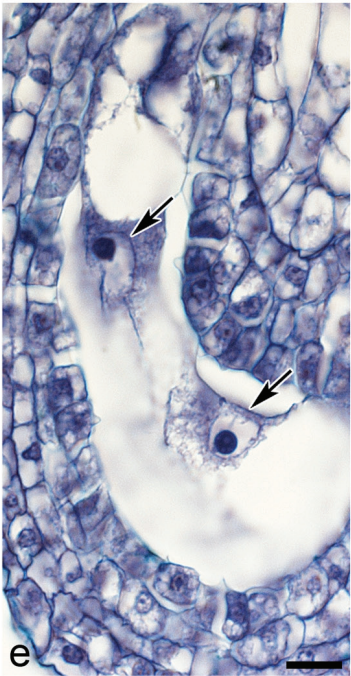
Mammalian sex hormones (androgens, estrogens, progesterone) play a key role in mammalian reproduction. They also are synthesized by plants, in 128 species representing more than 50 families (JANECKO & SKOCZOWSKI 2005, and references therein). Selected steroids applied exogenously to plants stimulate cell division, pollen maturation, growth and flowering (JANECKO *et al.* 2003, 2013). In *Arabidopsis thaliana*, estrone stimulated induction of flowering *in vitro* (JANECKO & FILEK 2002).

The aim of this study was to examine the effect of estrone on somatic and female gametophyte cell division and differentiation in culture of *Arabidopsis thaliana* (Columbia-0 ecotype, Col-0) hypocotyls, cotyledons and unfertilized ovules.

### Material and methods

#### *In vitro* culture of female gametophyte cells

Unpollinated pistils (~1.2 mm long) of Col-0 were removed from flower buds and sterilized in a solution of 3% hydrogen peroxide and 95% ethanol (1:1, v/v) for 5 min, then rinsed in sterile distilled water 3 times for 5 min each. Pistils were placed on MS medium solidified with Difco Bacto agar (8 g·l<sup>-1</sup>) supplemented with myoinositol (0.01 g·l<sup>-1</sup>), 6% sucrose and 1 μM estrone. The steroid hormone was dissolved in 50% ethanol and stored in stock (2 mg/1 ml) at -20°C. The concentration of pure (99.8%) ethanol added to the medium was 6 μl·l<sup>-1</sup> and this concentration did not influence the experiment. The hormone was sterilized through a 0.22 μm syringe filter (Millipore) and added to the medium after autoclaving.



All cultures were maintained under a 16 h photoperiod at 21±3°C. Light was supplied by cool white fluorescent tubes (avg. 70-100 M photons m<sup>-1</sup>.s<sup>-2</sup>). Pistils were cultured 7 days.

### **Embryological study**

Unpollinated pistils cultured *in vitro* were fixed on 3<sup>rd</sup>, 5<sup>th</sup>, and 7<sup>th</sup> days of culture in acetic alcohol (1:3 glacial acetic acid : 96% ethanol) or FAA (40% formalin: glacial acetic acid : 70% ethanol, 5:5:90, v/v/v). Fixed material was prepared by the paraffin method and sectioned 5 µm thick. Sections were stained with Heidenhain's or Ehrlich's hematoxylin combined with alcian blue. Micrographs of the embryological slides were taken with a Nikon Eclipse E800 microscope fitted with a DS-5Mc camera. The images were cropped and reprocessed in Adobe Photoshop CS4.

### **In vitro culture of somatic tissues**

Seeds of the *Arabidopsis* Columbia-0 ecotype (CS60000, Col-0) were obtained from the Nottingham Arabidopsis Stock Centre (NASC, UK). To obtain material for *in vitro* culture (hypocotyls, cotyledons) the seeds were sterilized by vortexing in 70% ethanol for 3-5 min and then in a 50% solution of commercial bleach (Ace) with a few drops of Triton X-100 detergent for 3-5 min, followed by 3 rinses in sterile distilled water. Seeds were refrigerated at 4°C for 3 days on 0.15% agar solution and germinated on MS medium (MURASHIGE & SKOOG 1962). To prepare medium supplemented with 3.7 µM estrone, the steroid hormone was dissolved in absolute alcohol, sterilized using a 0.22 µm syringe filter (Millipore) and added to MS basic medium after autoclaving. Control medium with ethanol was also prepared.

Hypocotyls and cotyledons of 3-day-old seedlings grown on MS medium were excised under a laminar flow hood and placed in medium-filled Petri dishes (10 explants per

dish); 50 hypocotyls and 50 cotyledons were cultured *in vitro*. Cultures were maintained in a growth chamber at 25±3°C under a 16 h photoperiod (cool-white fluorescent lamps, 60-90 µmol.m<sup>-2</sup>.s<sup>-1</sup>). Hypocotyls and cotyledons were cultured 28 days.

For histological analysis the material cultured *in vitro* was fixed and prepared according to the procedure described by ŻABICKI *et al.* (2013). Hypocotyl and cotyledon sections were photographed with a Zeiss Axio Cam MRc digital camera using Zeiss Axio Vision 3.1. Gimp 2.6.11 and Open Office Draw 3.1 were used for image reprocessing.

## **Results**

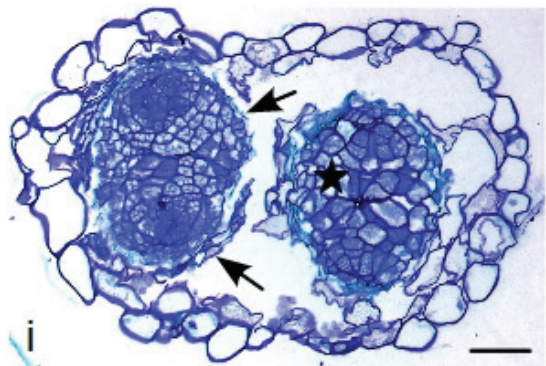
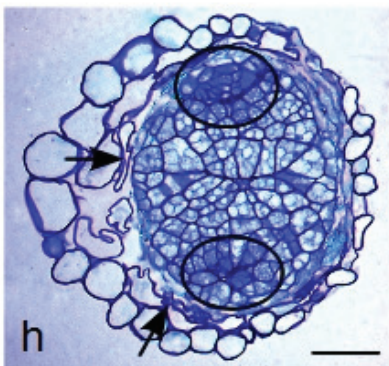
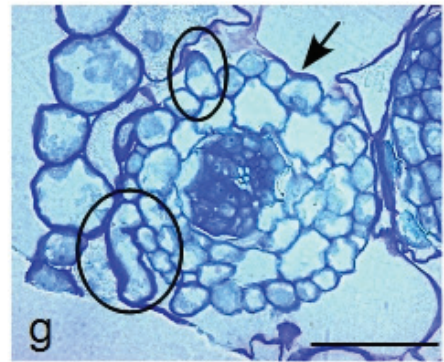
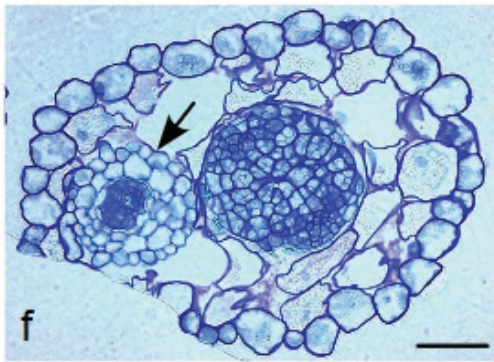
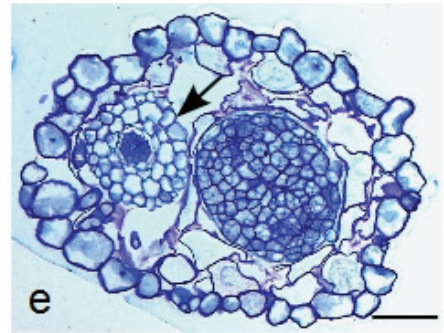
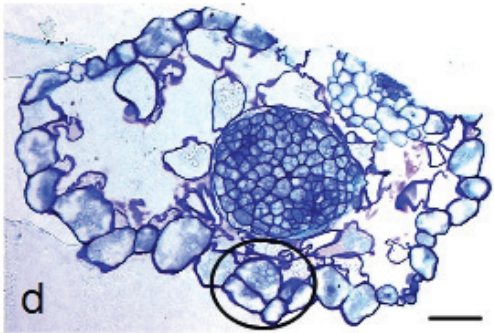
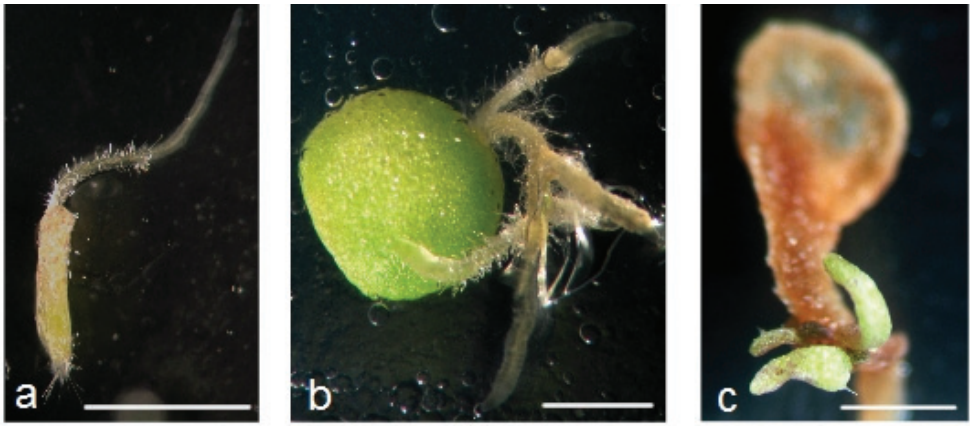
### **Induction and development of autonomous endosperm in vitro**

Unpollinated pistils cultured on medium with estrone added were conspicuously enlarged at day 7 of culture (Fig. 1 a-d). Explant viability was 86%; ovule viability was markedly lower at 70%.

On the third day of culturing the female gametophytes (FGs) were enlarged and contained an egg apparatus and secondary nucleus or autonomous endosperm nuclei. The AE were few-nucleate; the nuclei were of similar size, small and clustered together in dense cytoplasm. At day 7 of unpollinated pistil culture, secondary nuclei and intact egg apparatuses were still observed in FGs, and also few- to multinucleate AE. The first AE nuclei moved into two opposite poles (one nucleus close to the egg cell, the other at the chalazal pole) (Fig. 1 e). The nuclei of few- to multinucleate AE were of different size, parietally arranged close to egg apparatus (Fig. 1 f-g). Rarely the AE nuclei were organized in nuclear cytoplasmic domains (NCDs) and formed regions typical for *Arabidopsis* endosperm developed *in vivo* after fertilization.

◀ **Fig. 1.** Unpollinated *Arabidopsis* Col-0 pistils at inoculation and cultured on MS 6% + estrone 1 µM for 7 days (a-d), and longitudinal paraffin sections of ovules inside unpollinated ovaries (e-g): a, b – pistils at inoculation; enlarged pistils (c) and ovules inside ovaries (d) after 7 days of culture; e – AE with two distant nuclei (arrows); f, g – few nucleate AE (arrows) accompanied by egg apparatus, visible synergids (sc). Bar – 1 mm (a-d) and 10 µm (e-g).





### Somatic cell division, differentiation and organ formation

Trichome-like structures were formed on 4% of the hypocotyl explants on the third day of culture (Fig. 2 a). On the 9<sup>th</sup> day of culture, adventitious shoots developed on 10% of the hypocotyl explants, and roots with root hairs developed on 5% of them. Callus proliferation started on the 14<sup>th</sup> day on 3% of the explants. Histological analysis of plant material cultured *in vitro* showed division and differentiation of epidermis (cells differed in size and shape, and underwent periclinal divisions) (Fig. 2 d), disintegration of the parenchyma cortex due to proliferation of other tissues, stele enlargement through parenchyma cell division, and the formation of meristematic centers (Fig. 2 d-i). Adventitious roots with root hairs were formed near the stele as additional structures inside the explants (Fig. 2 e-g, i).

Cotyledons cultured *in vitro* produced callus on the cut end (12%) and trichome-like structures (4%) on the 14<sup>th</sup> day of culture. Adventitious roots with root hairs (Fig. 2 b) and nodular structures (Fig. 2 c) were formed on 28<sup>th</sup> day of culture. There was revealed no significant effect of estrone on cotyledon explants. The anatomy of cultured cotyledons was similar to their normal anatomy.

### Discussion

Based on molecular data on the signaling pathway of steroid plant hormones (JANECKO 2012) and their role in auxin redistribution, vernalization, flowering, and regulatory mechanisms in response to environmental stress (JANECKO *et al.* 2013), we expected estrone to stimulate somatic and female gametophyte cell division, proliferation and differentiation. In fact, we observed direct

organogenesis induced by this mammalian hormone in both hypocotyl and cotyledon explants. Organogenesis differed between the two types of explant: callus proliferated and adventitious roots formed on hypocotyls and cotyledons, but adventitious shoots formed only on hypocotyls.

Estrone induced division of the female gametophyte secondary nucleus without fertilization. It is well known that in sexual angiosperms the endosperm is formed after fertilization as a nutrient source for the developing embryo. *Fertilization-independent seed (fis)* mutants of sexual *Arabidopsis* develop endosperm without fertilization. ROJEK *et al.* (2013) obtained AE induction in *Arabidopsis* Col-0 in culture of unpollinated pistils (ovules) regardless of the media used, suggesting that the *Arabidopsis* Col-0 genotype has the ability to develop endosperm independently as autonomous apomictic plants do.

### Acknowledgements

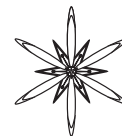
This work received funding from the Polish Ministry of Science and Higher Education (project no. N30300731/0281).

### References

- JANECKO A. 2012. The presence and activity of progesterone in the plant kingdom. *Steroids* 77: 169–173.
- JANECKO A., FILEK W. 2002. Stimulation of generative development in partly vernalized winter wheat by animal sex hormones. *Acta Physiol. Plant.* 24: 291–295.
- JANECKO A., FILEK W., BIESAGA-KOŚCIELNIAK J., MARCIŃSKA I., JANECKO Z. 2003. The influence of animal sex hormones on the induction of flowering in *Arabidopsis thaliana*: comparison with the effect of 24-epibrassinolide. *Plant Cell Tiss. Org.* 72: 147–151.

◀ **Fig. 2.** Hypocotyl (a) and cotyledons (b, c) of *Arabidopsis* Col-0 cultured *in vitro* on MS + 3.7 μM estrone for 14 (a) and 28 (b, c) days, and transverse sections of hypocotyls cultured for 10 (d-g), 14 (h) and 28 (i) days: trichome-like structures (a), adventitious roots with root hairs (a, b) and nodular structures (c) visible on explants; d – periclinal division of epidermis cell (circle), epidermis cells of different sizes and shapes, cortex cells disintegrated, stele enlarged by divisions of parenchyma; e-g – adventitious root-like structure (arrow) formed inside hypocotyl explant, visible root hairs (circles) (g); h – enlarged, modified stele with meristematic centers (circles) surrounded by epidermis with cells of different sizes and shapes, cortex parenchyma crushed (arrows); i – structure difficult to identify (star) accompanied by modified stele (arrows) inside hypocotyl. Bar – 1 mm (a-c) and 100 μm (d-i).

- JANECZKO A., OKLEŠŤKOVÁ J., SIWEK A., DZIURKA M., POČIECHA E., KOCUREK M., NOVÁK O. 2013.** Endogenous progesterone and its cellular binding sites in wheat exposed to drought stress. *J. Steroid Biochem. Mol. Biol.* **138**: 384–394.
- JANECZKO A., SKOCZOWSKI A. 2005.** Mammalian sex hormones in plants. *Folia Histochem. Cyto.* **43**: 71–79.
- MURASHIGE T., SKOOG F. 1962.** A revised medium for rapid growth and bio assays with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant.* **15**: 473–497.
- ROJEK J., KUTA E., KAPUSTA M., IHNATOWICZ A., BOHDANOWICZ J. 2013.** The influence of fie and met1 mutations and *in vitro* culture conditions on autonomous endosperm development in unfertilized ovules of *Arabidopsis thaliana*. *Acta Biol. Cracov., ser. Bot.* **55** (2): 134–145.
- ŻABICKI P., KUTA E., TULEJA M., RATAJ K., MALEC P. 2013.** An *Arabidopsis* cyclin-dependent kinase gene *CDKG;2* is involved in organogenic responses induced *in vitro*. *Acta Biol. Cracov., ser. Bot.* **55** (1): 37–48.



## USEFULNESS AND LIMITATIONS OF POLLEN CHARACTERS IN ENVIRONMENTAL STUDIES BASED ON *VIOLA L. SPECIES (SECT. MELANIUM GING.)*

A. SŁOMKA<sup>1\*</sup>, J. BOHDANOWICZ<sup>2</sup>, E. POZNAŃSKA<sup>2</sup>, M. KWIATKOWSKA<sup>1</sup>, M. PILARSKA<sup>3</sup>,  
M. STRUEBIG<sup>4</sup>, L. SHUKA<sup>5</sup>, E. KUTA<sup>1</sup>

**Abstract.** The aim of these studies was to determine the effect of environmental pollution on pollen development. Pollen heteromorphism (the presence of pollen morphs differing in aperture number in one flower of a plant), pollen viability (stainability) and pollen grain size in European metallophytes from sect. *Melanium* Ging. (*Viola* L., Violaceae) were analyzed by SEM and histochemical staining.

Plants' tolerance to heavy metals is positively correlated with their pollen viability, which should be termed stainability as it depends on the staining method applied and is not correlated with pollen germination. Abortive pollen can be produced as an effect of heavy metals but also may result from hybridization, a very common phenomenon in pansies. Pollen stainability in hybrids can be high (even exceeding 70%) or low (barely above 20%), and stainable pollen grains can differ greatly in size (from very small to giant), indicating a cytological imbalance resulting from disturbed meiosis. The number of pollen apertures is an adaptive character in facultative metallophytes. Plants from a metallicolous population produced a wider range of aperture number (3, 4, 5) than plants from a non-metallicolous population, which developed only 4- and 5-aperture pollen. Three-aperturate longer-lived pollen are favored in the harsh conditions of a metal-polluted environment.

**Key words:** *Viola*, *Melanium*, pollen heteromorphism, pollen viability, pollen stainability, metallophytes, pansies, abortive pollen, pollen size, hybridization

<sup>1</sup> Department of Plant Cytology and Embryology, Jagiellonian University, Gronostajowa 9, 30-387 Cracow, Poland;

\* a.slomka@iphils.uj.edu.pl

<sup>2</sup> Department of Plant Cytology and Embryology, University of Gdańsk, Wita Stwosza 59, 80-308 Gdańsk, Poland

<sup>3</sup> The Franciszek Górski Institute of Plant Physiology, Polish Academy of Sciences, Niezapominajek 21, 30-239 Cracow, Poland

<sup>4</sup> The School of Biological and Chemical Sciences, Queen Mary University of London, Mile End Road, London, Great Britain

<sup>5</sup> Department of Biology, University of Tirana, Bulevardi ZOG I, Tirana, Albania

### Introduction

Many species of sect. *Melanium* Ging. (*Viola* L., Violaceae) are well adapted to an environment rich in heavy metals. They include facultative metallophytes (pseudometallophytes), occurring at heavy metal-contaminated and non-contaminated sites, and obligatory metallophytes, occurring only at metalliferous sites; both occur on different soil types, including calamine (Zn/Pb), serpentine (Ni/Cr) and cupriferous (Cu) soils (SŁOMKA *et al.* 2011). All known metallophytes in sect. *Melanium* are heavy metal excluders, but the comparable amount of

zinc has been found to be accumulated in roots and shoots of *Viola tricolor* L. plants from some Polish populations (SŁOMKA *et al.* 2011; BOTHE *et al.* 2013). Aerial and soil pollutants may affect sexual plant reproduction, leading to reduced pollen viability and seed set (e.g., SŁOMKA *et al.* 2012 and references therein).

### Material and methods

The viability (stainability) and number of apertures of pollen grains of 13 species and 3 interspecific hybrids from Poland, Albania and Germany were analyzed by acetocarmine, Alexander and FDA (Fluorescein diacetate)



tests. The studied material was fresh or was fixed in FAA (5 ml 40% formaldehyde, 5 ml glacial acetic acid, 90 ml 70% ethanol). For SEM, dried pollen grains were dusted onto stubs with SPI carbon-conductive double-sided adhesive discs, gold-coated (SPI-MODULE™ Sputter Coater, Structure Probe Inc., Chester, PA USA), and examined in a Philips XL 30 SEM scanning electron microscope.

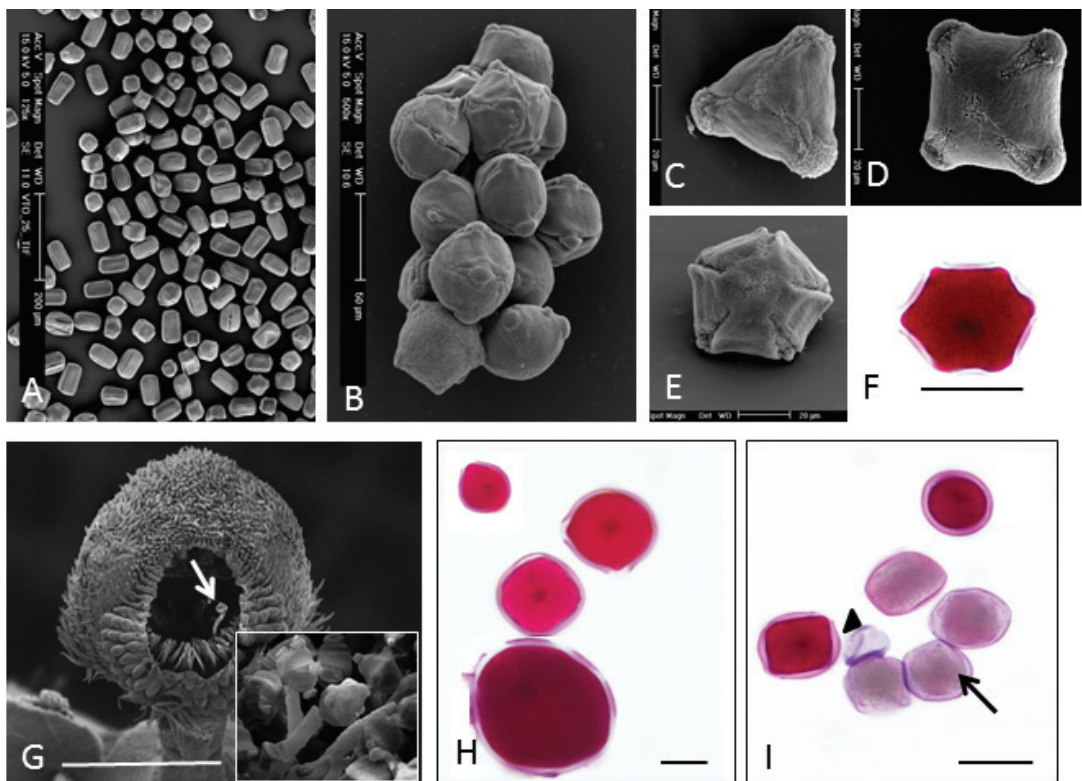
### Results and discussion

In sect. *Melanium* approx. 74% of the species produce pollen morphs differing in aperture number in one flower of a plant, called heteromorphic pollen (NADOT *et al.* 2000). The number of apertures is determined by the mode of meiosis (cytokinesis type, callose deposition, orientation of meiotic axes, etc.) (RESSAYRE *et al.* 2003), and in pansies ranges from 3 to 6 (Fig. 1 A-F). Environmental conditions such as altitude or frequency of pollinators can alter aperture number (TILL-BOTTRAUD *et al.* 1999) but there are no data on the effect of heavy metals on pollen heteromorphism in pansies. Our study suggests that pollen heteromorphism is an adaptive character for survival at metal-polluted sites. *V. tricolor* at localities polluted with heavy metals produced 3-, 4- and 5-aperturate (-colpate) pollen grains (Fig. 1 B-E), while at non-polluted sites only 4- and 5-aperturate (Fig. 1 A). The 3-aperturate pollen morph is longer-lived than 4- or 5-aperturate morphs and thus is favored under harsh conditions (SŁOMKA *et al.* 2008).

Plants growing at metalliferous sites exhibit impaired sexual reproduction in both male and female organs, although pollen seems to be more sensitive than female gametophytes (SAINI 1997). The frequency of degenerated pollen grains may even exceed 70% (MIČIETA & MURIN 1996) in species poorly adapted for growth at sites bearing heavy metals. Pollen viability tests are simple and quick but their use is sometimes questioned, as their results depend on the pollen developmental stage, type of reagent used, staining conditions and other factors. In *V. tricolor* from a metallicolous population it ranged from 72% to 98%

depending on the test applied, and was highest in the acetocarmine test (SŁOMKA *et al.* 2010). Stainability is not equivalent to pollen viability and pollen germination (Fig. 1 G). Stainable pollen can differ in size from very small to giant (Fig. 1 H); the extremes represent cytologically unbalanced pollen grains, an effect of disturbed male meiosis. Combining pollen size (diameter) analyses with histochemical tests increases their informative value. Reduced pollen stainability very often is correlated with a plant's tolerance and is considered a cost of tolerance. The higher the frequency of non-staining pollen, the less tolerant the plant. Our long-term studies on metallophyte violets indicate that obligatory metallophytes from calamine soils in Germany (e.g., *V. calaminaria* (Ging.) Lej.) (PILARSKA & KUTA 2005) and from serpentine soils in Albania (e.g., *V. dukadjinica* W. Becker et Košanin, *V. raunsiensis* W. Becker et Košanin, *V. albanica* Halácsy) (SŁOMKA *et al.*, unpubl. results) produced highly stainable pollen, uniform in size; the frequency of such pollen ranges from 82% to 95%, although shrunken, empty and cytoplasm-filled but nonstaining pollen were also observed (Fig. 1 I). They are well adapted for growth in a metalliferous environment and their tolerance costs are negligible. An exception is *V. westfalica* Ernst (J. Heimans), a species endemic to Blankenrode (Westphalia, Germany), which produces a relatively low frequency of abortive pollen (20%) but also shows severe disturbances and degeneration in ovules and seeds. Its anomalies of sexual reproduction, including huge differences in pollen size, were not the effect of the polluted environment but rather of genetic instability, probably the result of the hybrid origin of this species; *V. westfalica* plants transplanted from a calamine heap to a control site showed similar disturbances of sexual processes (SIUTA *et al.* 2005). Our work also showed that the facultative metallophyte *V. tricolor*, having undergone long-term adaptation to heavy metal-polluted soils during more than 100 years, developed normal pollen grains with 90% mean frequency of stainable pollen





**Fig. 1.** Pollen heteromorphism, stainability and germination in metallophytes of sect. *Melanium*. SEM (A-E, G) and LM (F, H, I) micrographs. Pollen morphs isolated from one flower of *Viola tricolor* from non-metalliferous (A) and metalliferous (B) sites; 3-aperturate (C), 4-aperturate (D) and 5-aperturate (E) pollen of *V. tricolor* from metalloicolous population; 6-aperturate pollen of *V. albanica* (F); pollen germination (arrow and magnification) at stigma of *V. raunsiensis* (G); different sizes of stainable pollen (Alexander test) in *V. albanica* × *V. dukadjinica* (H); non-stainable normal-size (arrow) and dwarf empty (arrowhead) pollen of *V. dukadjinica* (I). Bars in A = 200 μm, in B, F, I = 50 μm, in C-E, H = 20 μm, in G = 500 μm.

(SŁOMKA *et al.* 2010). This stands in contrast to findings from research on ‘newcomer’ plants of other species accidentally introduced to polluted sites (e.g., *Vicia cracca* L.), which had reduced pollen stainability and a high frequency of aborted and dwarf pollen grains, indicating disturbed microsporogenesis and low adaptation (IZMAIŁOW 2000; BOGACZ & KUTA 2002).

Reduced pollen stainability can also result from hybridization. Interspecific hybrids are extremely common among pansies because the genetic barriers between them are low (ERBEN 1996). Pollen stainability was dramatically reduced to 25% in the F<sub>1</sub> hybrid *V. westfalica* × *V. arvensis* Murray from Germany (HILDEBRANDT *et al.* 2006) but was

relatively high (74%) in hybrids of *V. albanica* × *V. dukadjinica* from Albanian mountains (SŁOMKA *et al.*, unpubl. results). In the latter, high stainability was accompanied by variability of pollen grain size from very small to very large and even giant.

### Conclusions

1) Pollen heteromorphism in pansies is an important character. The number of pollen apertures can be considered adaptive: the lower the number of apertures, the longer-lived the pollen.

2) Pollen stainability as estimated by histochemical tests is not an unequivocal measure of pollen viability and should

be combined with pollen size and pollen germination tests.

3) Reduced pollen viability (stainability) is not exclusively an effect of environmental pollution but can also result from hybridization.

4) Obligatory metallophytes (if not of hybrid origin) are well adapted for growth in soils polluted with heavy metals. Their sexual reproduction, including pollen production, is only slightly disturbed or not affected at all.

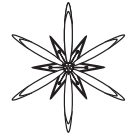
5) In terms of their sexual reproduction, facultative metallophytes long adapted for growth at polluted sites bear low costs of tolerance, unlike 'newcomers' having short adaptation periods, which show reduced pollen stainability and seed set.

### Acknowledgements

These studies were funded in part by the Dean of the Faculty of Biology and Earth Sciences of Jagiellonian University (project no. DS/MND/WBiNoZ/IB/S/2013) and by the Polish Ministry of Science and Higher Education (project no. IP2011 050471). The manuscript was prepared with funding from the Polish Science Foundation (for A. Słomka).

### References

- BOGACZ A., KUTA E. 2002.** Influence of an environment polluted with heavy metals (zinc and lead) on embryological processes in *Vicia cracca* L. *Zool. Pol.* **47** (suppl.): 15.
- BOTHE H., VOGEL-MIKUŠ K., PONGRAC P., LIKAR M., STEPIC N., PELICON P., VAVPETIČ P., JEROMEL L., REGVAR M. 2013.** Metallophyte status of violets of the section *Melanium*. *Chemosphere* **93**: 1844–1855.
- ERBEN M. 1996.** The significance of hybridization on the forming of species in the genus *Viola*. *Bocconea* **5**: 113–118.
- HILDEBRANDT U., HOEF-EMDEN K., BACKHAUSEN S., BOTHE H., BOŻEK M., SIUTA A., KUTA E. 2006.** The rare, endemic zinc violets of Central Europe originate from *Viola lutea* Huds. *Plant Syst. Evol.* **257**: 205–222.
- IZMAIŁOW R. 2000.** Reproduction of *Vicia cracca* L. in the polluted environment of the Legnica-Głogów Copper Basin (Poland). *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* **42**: 125–133.
- MIČIETA K., MURIN G. 1996.** Microspore analysis for genotoxicity of a polluted environment. *Environ. Exp. Bot.* **36**: 21–27.
- NADOT S., BALLARD H.E., CREATCH J.B., DAJOZ I. 2000.** The evolution of pollen heteromorphism in *Viola*: A phylogenetic approach. *Plant Syst. Evol.* **223**: 155–171.
- PILARSKA M., KUTA E. 2005.** Reproductive processes in the yellow zinc violet (*Viola lutea* Huds. ssp. *calaminaria* (Ging.) Nauenb.) – a metal-tolerant taxon. *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* **47** (suppl. 1): 30.
- RESSAYRE A., MIGNOT A., SILJAK-YAKOVLEV S., RAQUIN C. 2003.** Postmeiotic cytokinesis and pollen aperture number determination in eudicots: effect of the cleavage wall number. *Protoplasma* **221**: 257–268.
- SAINI H.S. 1997.** Effects of water stress on male gametophyte development in plants. *Sex. Plant Reprod.* **10**: 67–73.
- SIUTA A., BOŻEK M., JĘDRZEJCZYK M., ROSTAŃSKI A., KUTA E. 2005.** Is the blue zinc violet (*Viola guestphalica* Nauenb.) a taxon of hybrid origin? Evidence from embryology. *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* **47**: 237–245.
- SŁOMKA A., JĘDRZEJCZYK-KORYCIŃSKA M., ROSTAŃSKI A., KARCZ J., KAWALEC P., KUTA E. 2012.** Heavy metals in soil affect reproductive processes more than morphological characters in *Viola tricolor*. *Environ. Exp. Bot.* **75**: 204–211.
- SŁOMKA A., KAWALEC P., KELLNER K., JĘDRZEJCZYK-KORYCIŃSKA M., ROSTAŃSKI A., KUTA E. 2010.** Was reduced pollen viability in *Viola tricolor* L. the result of heavy metal pollution or rather the test applied? *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* **52**: 123–127.
- SŁOMKA A., KUTA E., PILARSKA M., KELLNER K., KAWALEC P., BOHDANOWICZ J. 2008.** Pollen heteromorphism in wild and ornamental pansies (Sect. *Melanium*, Violaceae). *Acta Biol. Cracov. Ser. Bot.* **50** (suppl. 1): 18.
- SŁOMKA A., KUTA E., SZAREK-ŁUKASZEWSKA G., GODZIK B., KAPUSTA P., TYLKO G., BOTHE H. 2011.** Violets of the section *Melanium*, their colonization by arbuscular mycorrhizal fungi and their occurrence on heavy metal heaps. *J. Plant Physiol.* **168**: 1191–1199.
- TILL-BOTTRAUD I., VINCENT M., DAJOZ I., MIGNOT A. 1999.** Pollen aperture heteromorphism. Variation in pollen-type proportions along altitudinal transects in *Viola calcarata*. *C.R. Acad. Sci. Paris, Life Sci.* **322**: 579–589.



## FLORAL ANATOMY OF DELPHINIEAE (RANUNCULACEAE): COMPARING FLOWER ORGANIZATION AND VASCULAR PATTERNS

ANDREW V. NOVIKOFF<sup>1</sup> & FLORIAN JABBOUR<sup>2</sup>

**Abstract.** Species of the tribe Delphinieae have dorsoventralized flowers; their pentamerous calyx and reduced corolla are dorsally spurred and inner spurs are nectariferous. Based on this common floral scheme, Delphinieae species exhibit a wide diversity of floral structures and morphologies. We present here the first investigation of the floral anatomy in Delphinieae. The organization of the floral vascular system has been studied in species representative of the floral morphological diversity of Delphinieae: *Aconitum lasiocarpum*, *Delphinium elatum*, and *Consolida regalis*. The three species show a similar vascularization of the calyx and of the reproductive organs, but exhibit distinct anatomical features in the corolla where the nectaries are borne. The sepals and the stamens have a trilacunar three-traced and a unilacunar one-traced vascularization, respectively. Three free carpels in *D. elatum* and *A. lasiocarpum* are basically supplied by six vascular bundles – three independent dorsal bundles and three fused lateral bundles. In *C. regalis* the single carpel is supplied by three independent vascular bundles (one dorsal and two ventral). Staminalodes are not vascularized. The basic type of petal vascularization is unilacunar one-traced, but in the case of *C. regalis* the derived bilacunar two-traced type has been observed. This latter state arose as a result of the fusion of the two dorsal petal primordia. The results of this first comparative study of the floral anatomy of Delphinieae are discussed with the recent phylogenetic, morphological, and evo-devo findings concerning the tribe.

**Key words:** *Aconitum*, *Delphinium*, *Consolida*, flower, vascular anatomy, nectary

<sup>1</sup> State Natural History Museum NAS Ukraine, Teatralna str. 18, 79008 Lviv, Ukraine; novikoffav@gmail.com

<sup>2</sup> Muséum National d'Histoire Naturelle, Institut de Systématique, Evolution, Biodiversité, UMR 7205 ISYEB MNHN-CNRS-UPMC-EPHE, 57 rue Cuvier CP39, 75005 Paris, France; fjabbour@mnhn.fr

### Introduction

The tribe Delphinieae Schrödinger (Ranunculaceae) includes ca. 750 species of herbaceous plants divided into four genera: *Aconitum* L., *Delphinium* L., *Gymnaconitum* (Stapf.) Wei Wang & Z.D. Chen, and *Staphisagria* J. Hill (JABBOUR & RENNER 2011a, 2012a, WANG *et al.* 2013). *Consolida* (DC.) S.F. Gray and *Aconitella* Spach are nested within *Delphinium* (JABBOUR & RENNER 2011b). All Delphinieae species have zygomorphic flowers with five sepals (W1 organs, for outer perianth whorl organs, according to JABBOUR & RENNER 2012b), the dorsal one being differentiated into a spur or a hood. Flowers of *Aconitum* and *Gymnaconitum* are characterized by a hooded dorsal spur, a pair of nectariferous and spurred petals (W2 organs, for inner perianth whorl organs, according to JABBOUR &

RENNER 2012b) nested in the hooded sepal, six staminodial W2 organs, 25–50 stamens, and (2)3–5 carpels. Flowers of *Delphinium* and *Staphisagria* have a spurred dorsal sepal, four petals among which the two dorsal ones are nectariferous and nested in the spurred sepal, four staminodial W2 organs, 15–40 stamens, and 3–5 carpels. *Consolida* and *Aconitella* have reduced flowers with five sepals, but only a single spurred nectariferous petal nested in the spur of the dorsal sepal, six staminodial W2 organs, 15–25 stamens, and a single carpel (see Tab. 4 in JABBOUR & RENNER 2012b).

The morphological evolution of the Delphinieae has mostly been investigated in the broader context of studies about Ranunculaceae and Ranunculales (for floral morphology and morphogenesis: WORSDELL 1903, 1908; SALISBURY 1973; ERBAR *et al.* 1998; ENDRESS & IGRSHEIM 1999; JABBOUR *et al.* 2009,

for evo-devo: KRAMER & IRISH 2000; RASMUSSEN *et al.* 2009, JABBOUR *et al.* in revision, and references therein). In contrast, few studies have been conducted on the floral vascular organization of Ranunculaceae and of Delphinieae in particular (SMITH 1926; NOVIKOFF 2009a, 2009b, 2013, 2014). We report here the study of the vascular system of flowers of *Aconitum lasiocarpum* (Rchb.) Gáyer, *Consolida regalis* Gray (= *Delphinium consolida* L.), and *Delphinium elatum* L. These species are representative of the three main types of perianth organization in Delphinieae. The results of this first comparative study of the floral anatomy of Delphinieae are discussed with the recent phylogenetic, morphological, and evo-devo findings concerning the tribe.

### Material and methods

Flower buds of *A. lasiocarpum* were collected during a field trip near Skole (Lviv region, Ukraine) in August 2011. Flower buds of *C. regalis* were collected in Zalizhchyky (Ternopil region, Ukraine) in July 2012. Flower buds of *D. elatum* were collected in the Botanical Garden of Jagiellonian University (Cracow, Poland) in June 2013. The material was fixed and stored in 60% alcohol. For each species, three to five flower buds were dehydrated in an alcohol-chloroform series, embedded in Paraplast Plus, and cut with a rotary microtome (MPS-2) at 15  $\mu$ m. The cross-sections were stained with Safranin and AstraBlau combination, and mounted in Histokitt II media following a standard methodology (GERLACH 1984; BARYKINA *et al.* 2004). Slides were observed using Carl Zeiss Q1 and Nikon Eclipse 300 microscopes, and samples were drawn using the camera lucida Lomo RA-4.

### Results

#### *The floral anatomy of Aconitum lasiocarpum*

The pedicel has a ring of 6-8 large and 7-8 small collateral vascular bundles (Fig. 1 A). Large bundles have pronounced xylem and

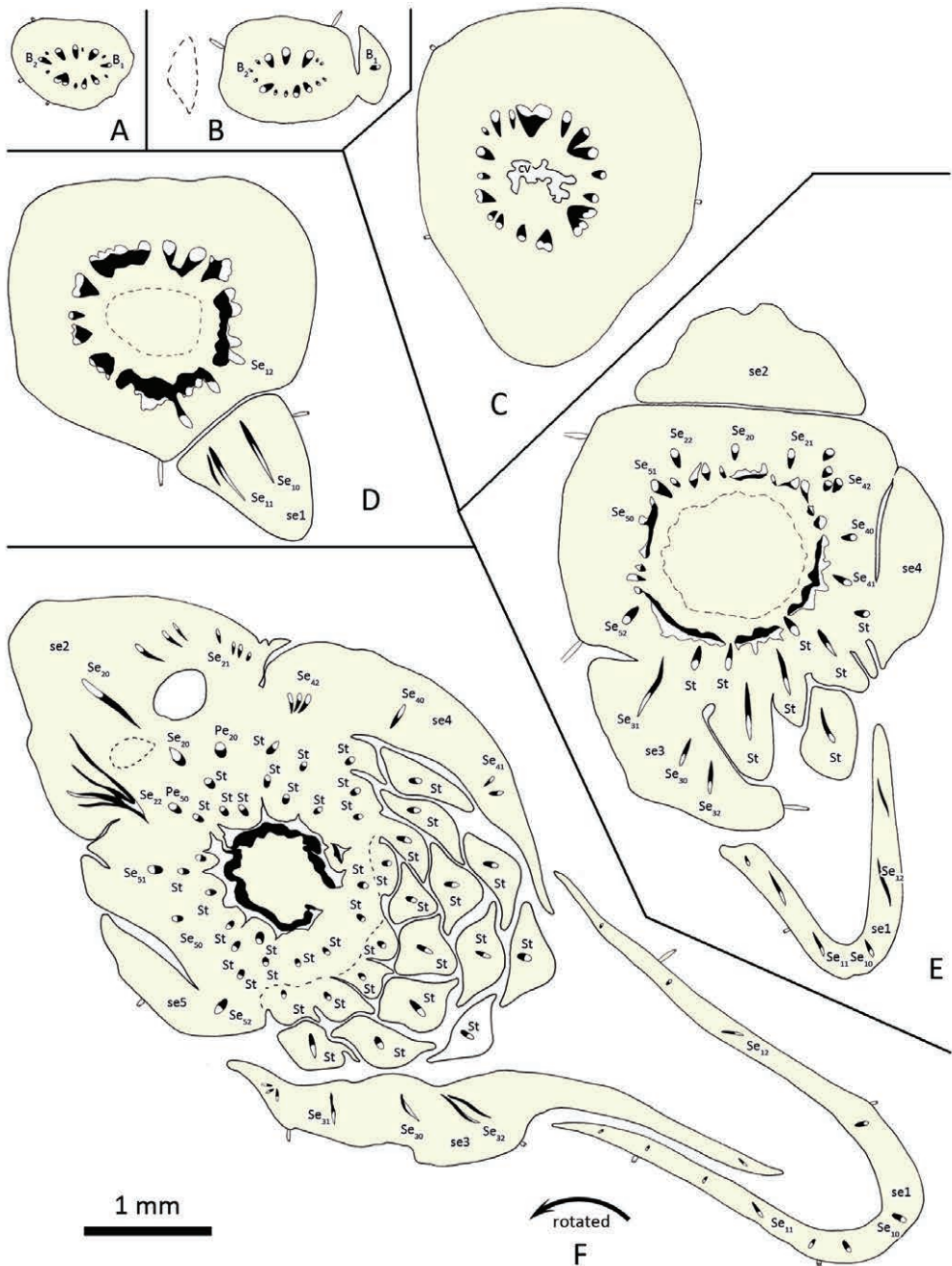
phloem elements while the small ones often consist of phloem elements only. Each of the bracteoles is supplied by a single large vascular bundle (Fig. 1 B). After the detachment of the bracteolar traces from the set of vascular bundles of the pedicel, the latter divide, and their number increases up to 25 down the receptacle (Fig. 1 C). In the receptacle, these bundles form a more or less solid stele arranged around the spongy core parenchyma or the weak central cavity, depending on the bud observed (Fig. 1 D). Five triplets of vascular bundles get formed on the radiuses of the five sepals and each bundle gets further divided during floral development (sepalar traces  $Se_{10}$ - $Se_{52}$  (Fig. 1 E). Later, two independent vascular bundles get detached from the stele on the radius of the hood (petalar traces  $Pe_{20}$  and  $Pe_{50}$ ) and the numerous staminal traces (St) get formed (Fig. 1 F).

At the base of each petal, the trace gets divided into three bundles ( $Pe_{20} \rightarrow Pe_{20} + Pe_{21} + Pe_{22}$ ;  $Pe_{50} \rightarrow Pe_{50} + Pe_{51} + Pe_{52}$ ). As a result, each spurred petal is supplied by three vascular bundles, which go independently through the stalk into the limb (consisting of a nectar-concealing spur and a labium). In the limb the three vascular bundles split in two directions: two bundles go into the labium, and the third one gets divided into a highly branched net of small vascular bundles in the spur (not illustrated here, for details see NOVIKOFF 2010). Staminodal organs are small; they have no vascularization at all (not illustrated here, for details see NOVIKOFF 2010).

Staminal traces do not divide, and each of them goes as a single collateral bundle into each filament. In the filaments these bundle gradually become amphivasal (Fig. 1 F-H).

At the base of the pistil, the stele gets reduced into six carpelar vascular bundles: three dorsal traces corresponding to the three carpels, and three bundles located between these dorsal traces. The last three bundles represent joined ventral traces of adjacent carpels; each of them quickly divides in two bundles. Therefore each carpel is supplied by three traces – one dorsal and two ventral





**Fig. 1.** Ascending series of cross-sections through the flower bud of *Aconitum lasiocarpum*. **A-B** – pedicel; **C** – receptacle; **D** – receptacle and first sepal in the initiation sequence; **E-F** – calyx and basal part of androecium; **G** – calyx, basal part of corolla, androecium, and basal part of gynoecium; **H** – upper part of the free floral elements; **I** – style. Vascular traces of: **B<sub>x</sub>** – bracteole; **Br** – bract; **C<sub>xy</sub>** – carpel; **Pe<sub>xy</sub>** – petal; **Se<sub>xy</sub>** – sepal; **St** – stamen. Floral elements: **br** – bract; **cv** – central cavity; **cX** – carpel; **peX** – petal; **st** – stamen; **seX** – sepal. Vascular bundles: **white** – phloem; **black** – xylem. Numbers: **x** – the number refers to the order of organ initiation, for each organ category (see Fig. 6 in JABBOUR et al. 2009); **y** – number of the vascular bundle (0 – medial or dorsal bundle; 1, 2 – lateral or ventral bundles).

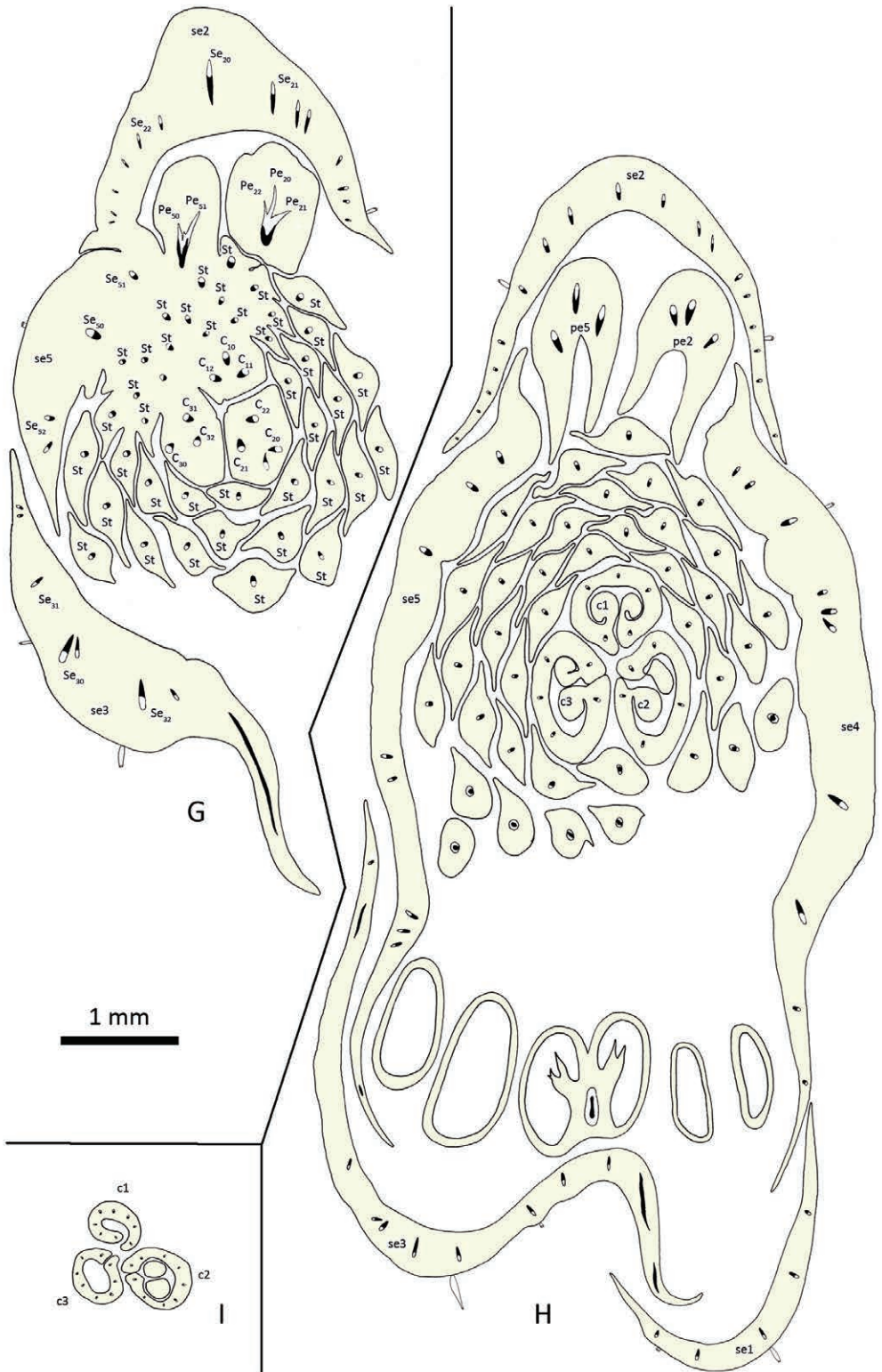


Fig. 1. Continued.

(C<sub>10</sub>-C<sub>32</sub>) (Fig. 1 G). These traces divide several times and form many anastomoses in carpels (Fig. 1 H, I).

### **The floral anatomy of *Delphinium elatum* and *Consolida regalis***

*Delphinium elatum* exhibits the characteristic corolla found in flowers of *Delphinium* and *Staphisagria*. It has four petals (two spurred dorsal and two flat lateral), each of which is supplied by one vascular trace (Pe<sub>20'</sub>, Pe<sub>50'</sub>, Pe<sub>70</sub> and Pe<sub>80</sub>). Vascular traces of the lateral petals are produced a little higher than the traces of the dorsal ones (Fig. 2 G, H). These bundles divide into three at the base of the stalks. Hence, the stalk of each petal of *D. elatum* has three independent vascular bundles reaching the limb (Fig. 2 I-J). The remaining floral vascularization of *D. elatum* is similar to that of *A. lasiocarpum* (Fig. 2).

The floral vascularization of *C. regalis* corresponds to a reduced flower of *Delphinium*; the reduction affects all floral organs except sepals. *Consolida regalis* has a single nectariferous petal that is supplied by two vascular bundles (Pe<sub>20</sub> and Pe<sub>50</sub>), each of them is further divided into three. As a result, the stalk of the petal in *C. regalis* is supplied by six independent vascular bundles (Pe<sub>20</sub>-Pe<sub>52</sub>) reaching the limb (Fig. 3 D-G). The stele produces fewer staminal traces (Fig. 3 H-I) than in *D. elatum* or *A. lasiocarpum* (only 15), and only three carpel bundles enter to a single carpel (Fig. 3 D).

Ovules vascularization is shown in Fig. 4.

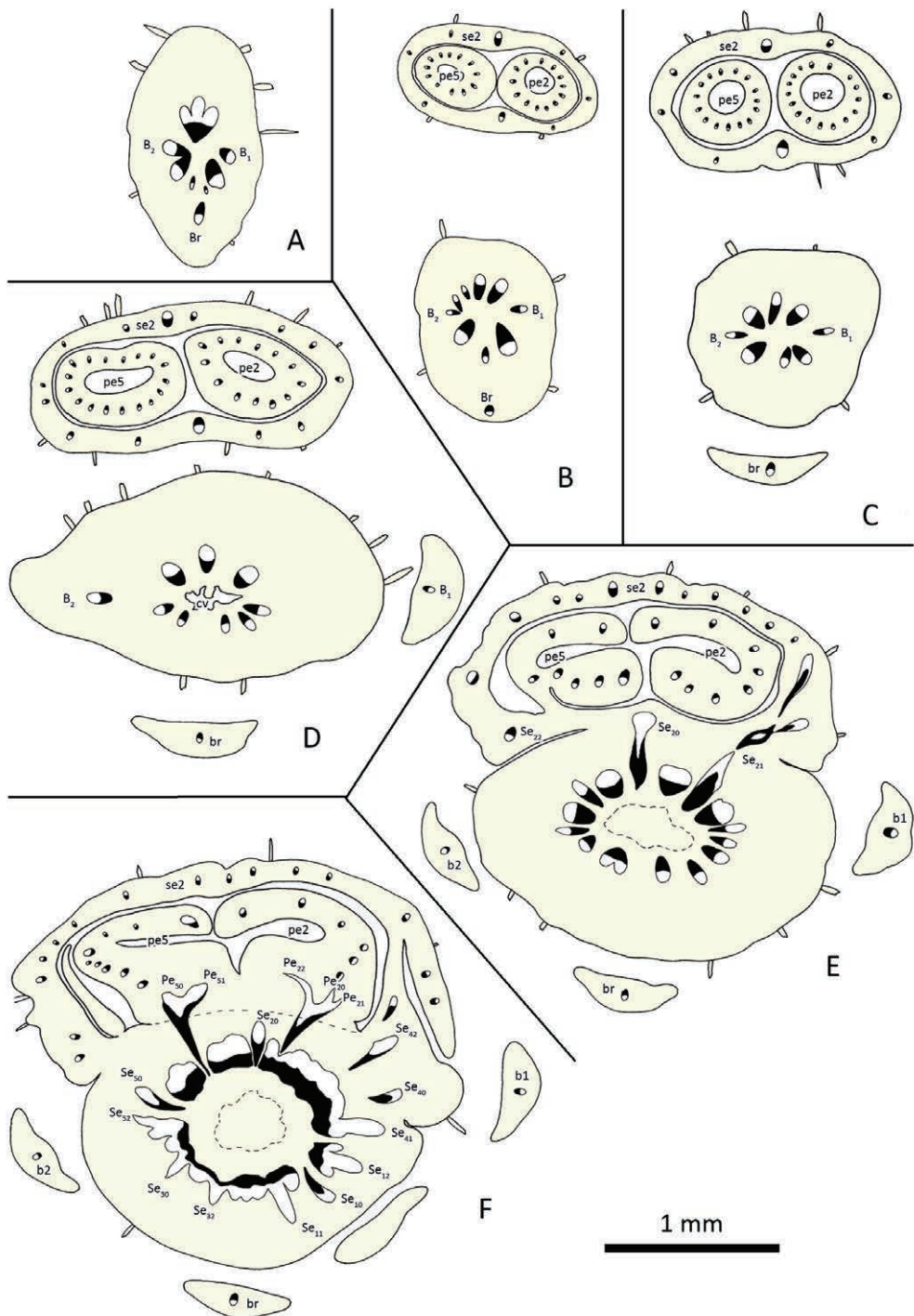
### **Discussion**

The principal schemes of floral vascularization in the species studied are represented in Fig. 5. While the calyx, androecium, and gynoecium seem to be vascularized the same way in Delphinieae, anatomical differences were spotted in the corolla of the three species investigated. According to our results, each petal in the *Aconitum*-like (*Aconitum* and *Gymnaconitum*) and the *Delphinium*-like (*Delphinium* and *Staphisagria*) flowers would have a unilacunar one-traced vascularization, while the single nectariferous petal in the

*Consolida*-like (*Consolida* and *Aconitella*) reduced flowers would be characterized by a bilacunar two-traced vascularization. This latter feature is another evidence of the fusion of the two dorsal petal primordia, suggested by PAYER (1857) and TRIFONOVA (1990), and confirmed by an ontogenetical study (JABBOUR & RENNER 2012b). According to the most recent phylogenetic hypotheses (JABBOUR *et al.* 2012a; WANG *et al.* 2013), the genus *Staphisagria* is the earliest diverging clade within the tribe and the sister group to all the other Delphinieae (JABBOUR *et al.* 2011a). Then, the lineage leading to *Aconitum* diverges, followed by the lineage leading to *Gymnaconitum*. The latter genus is sister of *Delphinium* s.l., in which *Consolida* and *Aconitella* form a clade. The basic (and likely ancestral) type of spurred and nectariferous petal of Delphinieae would then be unilacunar one-traced. The bilacunar two-traced state would have evolved once in the lineage leading to the *Consolida*+*Aconitella* clade nested in the genus *Delphinium*. In *Staphisagria* and *Delphinium* s.str., two dorsolateral W2 primordia develop into flat petals with a unilacunar one-traced vascularization, with assumed specialized functions in attracting pollinators and protecting the reproductive organs (see JABBOUR *et al.* in revision). Even though the ancestral perianth type in Delphinieae could not be inferred (JABBOUR & RENNER 2012b), we could show with the present study that the ancestral vascularization type for the perianth of Delphinieae is trilacunar three-traced (for each sepal) and unilacunar one-traced (for each petal).

Unilacunar one-traced vascularization of petals and stamens could be regarded as a confirmation of their common origin as suggested by many authors (SMITH 1926; HIEPKO 1965; KOSUGE & TAMURA 1988, 1989; ENDRESS 1995; RONSE DE CRAENE & SMETS 1995; ERBAR *et al.* 1998). Our investigations did not reveal any confirmation of true peltate nature of the petals as suggested by LEINFELLNER (1959) and disproved by ENDRESS (1995) and ERBAR *et al.* (1998, and see ERBAR 2010). Moreover, ENDRESS (1995) considered that petals have evolved from outer





**Fig. 2.** Ascending series of cross-sections through the flower bud of *Delphinium elatum*. **A** – pedicel; **B, C** – pedicel with a bent fragment of dorsal sepal and two nested nectaries; **D** – receptacle with a bent fragment of dorsal sepal and two nested nectaries; **E–F** – receptacle with sepals and dorsal petals; **G** – calyx, dorsal petals, and basal part of lateral petals and stamens; **H** – perianth, androecium and basal part of carpels; **I** – perianth, androecium and upper part of carpels. Abbreviations: see the legend of Fig.1.



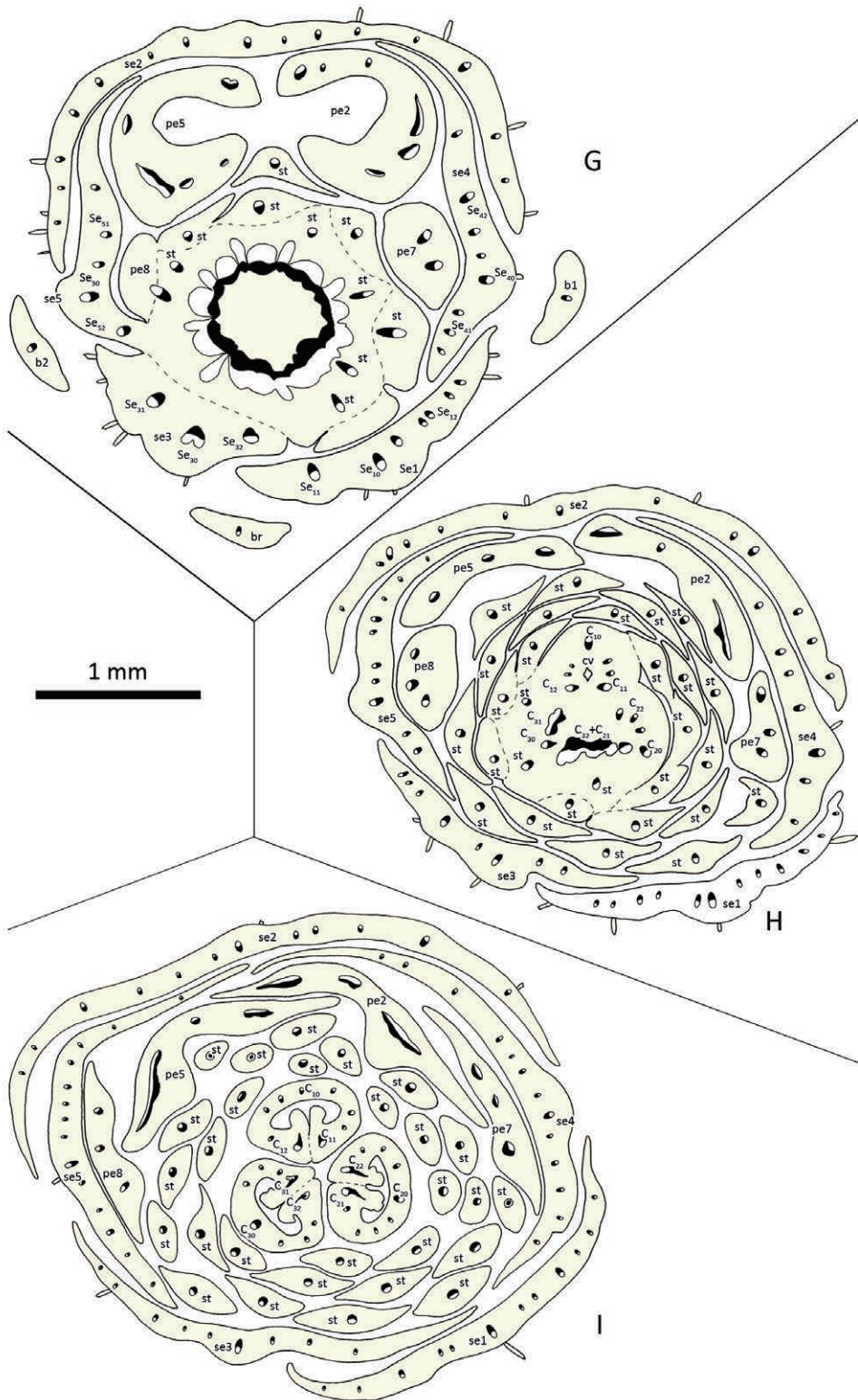
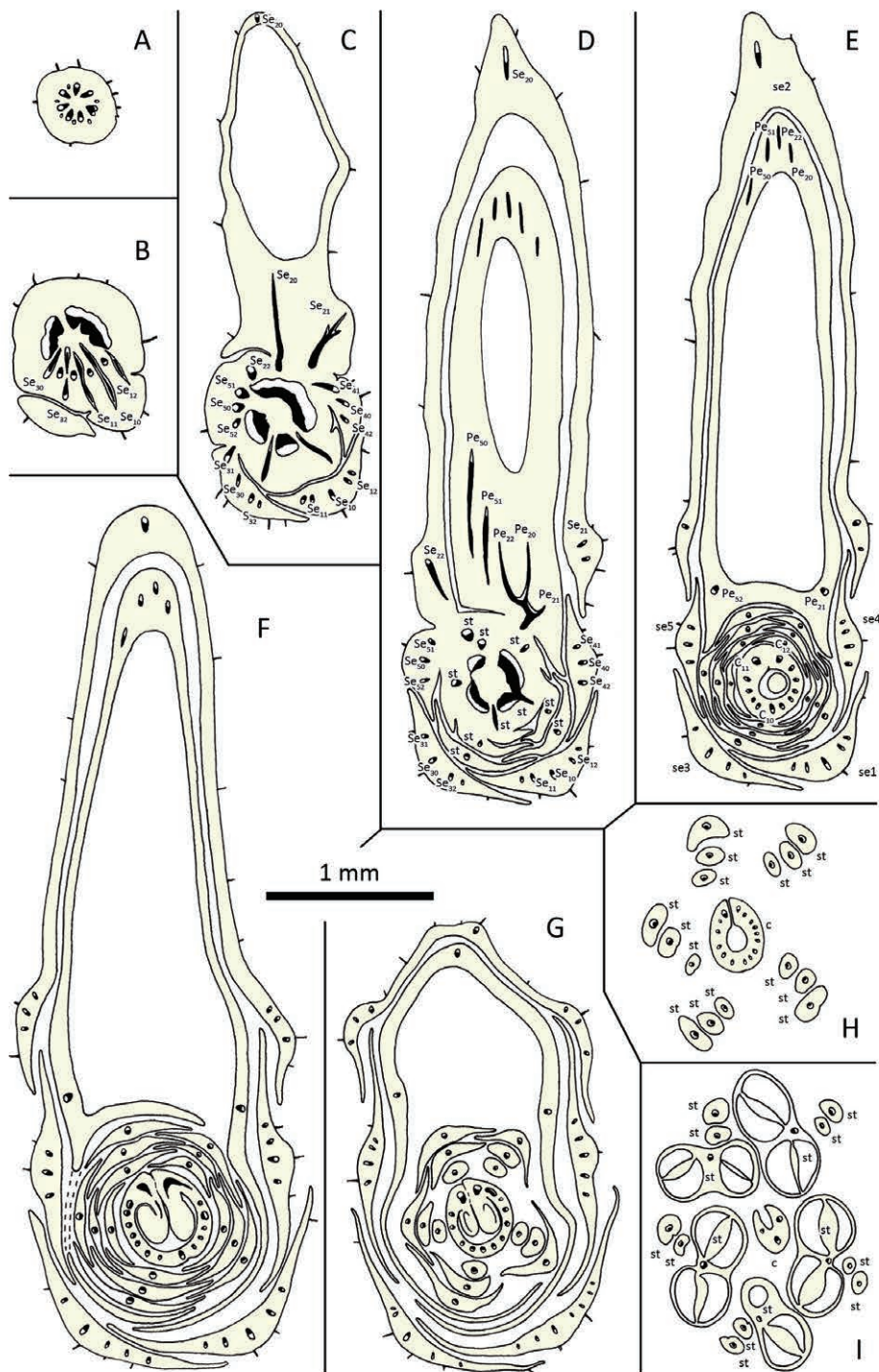
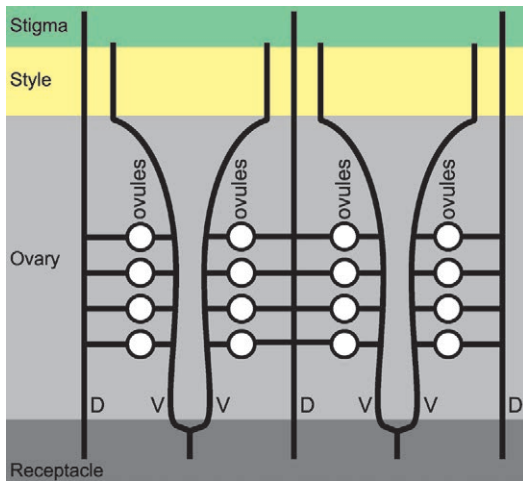


Fig. 2. Continued.



**Fig. 3.** Ascending series of cross-sections through the flower bud of *Consolida regalis*. **A** – pedicel; **B** – receptacle; **C** – basal part of calyx. Note the dorsal spurred sepal; **D** – perianth and basal parts of stamens. Note the dorsal spurred petal nested within the dorsal sepal; **E-G** – ascending cross sections through the free floral elements; **H-I** – isolated stamens and carpel. Abbreviations: see the legend of Fig. 1.



**Fig. 4.** Scheme of gynoecium vascularization in *Aconitum lasiocarpum* and *Delphinium elatum*: D – dorsal bundles; V – ventral bundles.

nectariferous staminodes, which could become secondarily peltate-like during differential growth. However, RASMUSSEN *et al.* (2009) suggested that the presence of petaloid organs could be an ancestral feature of Ranunculales that might have been lost several times during evolution.

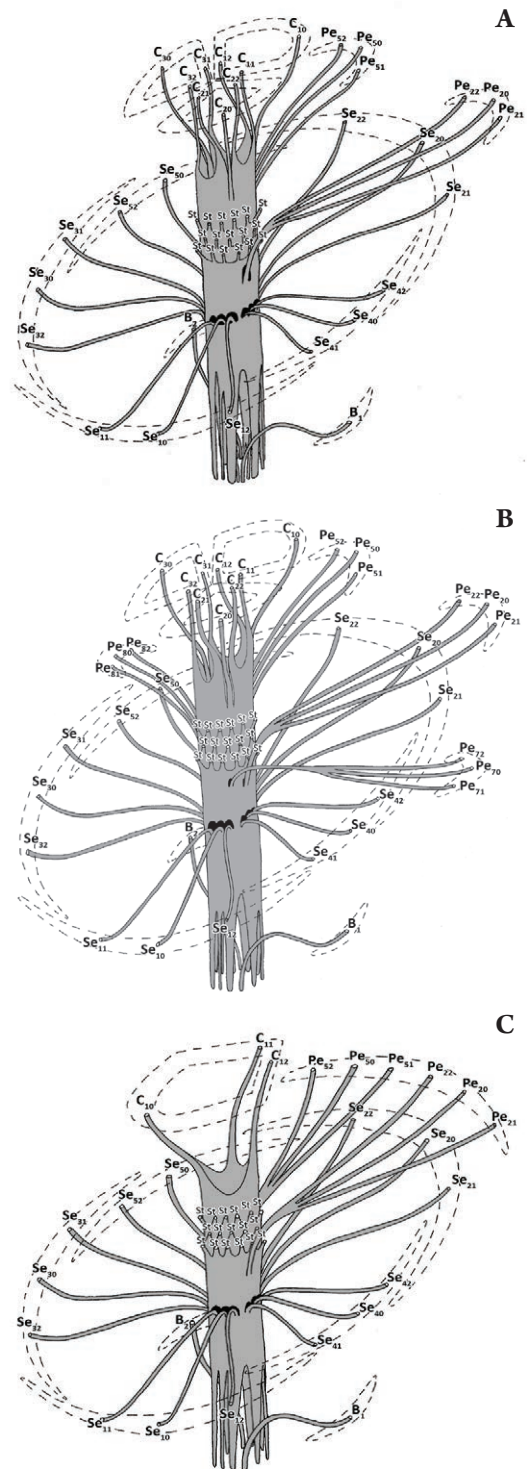
### Conclusions

1. The homologous floral organs of the three species studied have a similar vascularization, with the exception of the petals. The sepals and stamens have a trilacunar three-traced, and a unilacunar one-traced vascularization, respectively. Stamines are not vascularized.

2. Based on our observations, we infer that a) the basic vascularization type of petals of Delphinieae is unilacunar one-traced, and b) this character evolved towards the bilacunar two-traced state in the *Consolida*+*Aconitella* clade as a result of the fusion of the two dorsal nectariferous W2 organ primordia.

### Acknowledgements

A part of this research was financed by a Queen Jadwiga Fund of the Jagiellonian University (Novikoff A.V.). We thank two reviewers for their comments and suggestions.



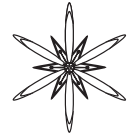
**Fig. 5.** Schemes of floral vascularization in *Aconitum lasiocarpum* (A), *Delphinium elatum* (B) and *Consolida regalis* (C). Abbreviations: see the legend of Fig. 1.



## References

- BARYKINA R.P., VESELOVA T.D., DEVIATOV A.G., DZHALILOVA K.K., IL'INA G.M., CHUBATOVA N.V. 2004.** Handbook for botanical microtechnique: Fundamentals and methods. Moscow State University Publishing, Moscow. (In Russian)
- ENDRESS P.K. 1995.** Floral structure and evolution in Ranunculaceae. In: JENSEN U., KADEREIT J.W. (eds), Systematics and evolution of the Ranunculiflorae. *Pl. Syst. Evol.* **9** (suppl.): 47–61.
- ENDRESS P.K., IGERSEIM A. 1999.** Gynoecium diversity and systematics of the basal eudicots. *Bot. J. Linn. Soc.* **130**: 305–393.
- ERBAR C. 2010.** Floral organ determination and ontogenetical patterns during Angiosperm evolution. *Int. J. Plant Dev. Biol.* **4** (spec. issue 1): 1–16.
- ERBAR C., KUSMA S., LEINS P. 1998.** Development and interpretation of nectary organs in Ranunculaceae. *Flora* **194**: 317–332.
- GERLACH D. 1984.** Botanische Mikrotechnik. Thieme, Stuttgart.
- HIEPKO P. 1965.** Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpiceae. *Bot. Jahrb. Syst.* **84**: 359–508.
- JABBOUR F., COSSARD G., LE GUILLOUX M., SANNIER J., NADOT S., DAMERVAL C. In revision.** Specific duplication and dorsoventrally asymmetric expression patterns of CYCLOIDEA-like genes in zygomorphic species of Ranunculaceae.
- JABBOUR F., DE CRAENE L.R., NADOT S., DAMERVAL C. 2009.** Establishment of zygomorphy on an ontogenic spiral and evolution of perianth in the tribe Delphinieae (Ranunculaceae). *Ann. Bot.* **104**: 809–822.
- JABBOUR F., RENNER S.S. 2011a.** Resurrection of the genus *Staphisagria* J. Hill, sister to all the other Delphinieae (Ranunculaceae). *Phytokeys* **7**: 21–26.
- JABBOUR F., RENNER S.S. 2011b.** *Consolida* and *Aconitella* are an annual clade of *Delphinium* (Ranunculaceae) that diversified in the Mediterranean basin and the Irano-Turanian region. *Taxon* **60**: 1029–1040.
- JABBOUR F., RENNER S.S. 2012a.** A phylogeny of Delphinieae (Ranunculaceae) shows that *Aconitum* is nested within *Delphinium* and that Late Miocene transitions to long life cycles in the Himalayas and Southwest China coincide with bursts in diversification. *Mol. Phylogenet. Evol.* **62**: 928–942.
- JABBOUR F., RENNER S.S. 2012b.** Spurs in a spur: Perianth evolution in the Delphinieae (Ranunculaceae). *Int. J. Plant Sci.* **173** (9): 1036–1054.
- KOSUGE K., TAMURA M. 1988.** Morphology of the petal in *Aconitum*. *Bot. Mag. Tokyo* **101**: 223–237.
- KOSUGE K., TAMURA M. 1989.** Ontogenetic studies on petals of the Ranunculaceae. *J. Jap. Bot.* **64**: 65–74.
- KRAMER E.M., IRISH V.F. 2000.** Evolution of the petal and stamen developmental programs: Evidence from comparative studies of the basal angiosperms. *Int. J. Plant Sci.* **161**(suppl. 6): 29–40.
- LEINFELLNER W. 1959.** Über die röhrenförmige Nektarschuppe an den Nektarblättern verschiedener *Ranunculus*- und *Batrachium*-Arten. *Österr. Bot. Z.* **106**: 88–103.
- NOVIKOFF A.V. 2009a.** Anatomical and morphological organization of the flower of *Aconitum degenii* Gayer (Ranunculaceae). *Proc. of the V Internat. Sci. Conf. of Stud. and PhD Stud. (Lviv, 12-15 May 2009)*: 22–23. (In Ukrainian)
- NOVIKOFF A.V. 2009b.** Comparative anatomy and morphology of the flowers of *Aconitum bucovinense* Zapal. and *Aconitum xgayeri* Starmühl. (Ranunculaceae). *Proc. of the II Internat. Sci.-Practic. Conf. (Gomel, 24-25 September 2009)*: 60–64. (In Russian)
- NOVIKOFF A.V. 2010.** Morphological and anatomical organization of overground spear of monkshoods (Ranunculaceae) from Eastern Carpathians. *Proc. State Nat. Hist. Museum NAS Ukraine* **26**: 137–164. (In Ukrainian)
- NOVIKOFF A.V. 2013.** Vascular anatomy of the flower of rare Eastern Carpathian endemic *Aconitum lasiocarpum* (Rchb.) Gayer subsp. *lasiocarpum*. *Acta Biol. Crac. Ser. Bot.* **55** (suppl. 1): 60.
- NOVIKOFF A.V. 2014.** Morphology and vascular anatomy of the flower of *Aconitum lasiocarpum* (Rchb.) Gayer subsp. *lasiocarpum* (Ranunculaceae Juss.). *Studia Biologica* **8**: In print.
- PAYER J.-B. 1857.** Traité d'organogénie comparée de la fleur. Section des nigelles – *Delphinium*, *Aconitum*: 251. Masson, Paris.
- RASMUSSEN D.A., KRAMER E.M., ZIMMER E.A. 2009.** One size fits all? Molecular evidence for a commonly inherited petal identity program in the Ranunculales. *Am. J. Bot.* **96**: 96–109.
- RONSE DE CRAENE L.P., SMETS E.F. 1995.** Evolution of the androecium in the Ranunculiflorae. In: JENSEN U., KADEREIT J.W. (eds), Systematics and evolution of the Ranunculiflorae. *Pl. Syst. Evol.* **9** (suppl.): 63–70.
- SALISBURY E. 1973.** The organization of the ranunculaceous flower with especial regard to the correlated variations of its constituent members. *Proc. R. Soc. Lond. B.* **183**: 205–225.
- SMITH J.H. 1926.** Vascular anatomy of ranalian flowers. I. Ranunculaceae. *Bot. Gaz.* **82** (1): 1–29.
- TRIFONOVA V.I. 1990.** Comparative biomorphological study of the taxonomy and phylogeny of the genera *Consolida* (DC.) S.F. Gray and *Aconitella* Spach. *Collect. Bot. (Barcelona)* **19**: 97–110.
- WANG W., LIU Y., YU S.X., GAO T.G., CHEN Z.D. 2013.** *Gymnaconitum*, a new genus of Ranunculaceae endemic to the Qinghai-Tibetan Plateau. *Taxon* **64**: 713–722.
- WORSDELL W.C. 1903.** The origin of the perianth of flowers with special reference to the Ranunculaceae. *New Phytol.* **2**: 42–48.
- WORSDELL W.C. 1908.** A study of the vascular system in certain orders of the Ranales. *Ann. Bot.* **22** (4): 651–682.





## FRUIT WALL ANATOMICAL STRUCTURE OF THE GENUS *BETULA* SECTION *LENTAE* (BETULACEAE)

OLGA V. YATSENKO \* & IGOR O. YATSENKO \*\*

**Abstract.** The fruits of the *Lentae* are referred to lower syncarpous nuts. Unlike most birches, the three-lobed scales in section *Lentae* stay attached to the axis for a long time. The fruit wall is differentiated into epicarp (derivative of outer tissues of inferior ovary, the tissues of receptacular origin) and the pericarp itself (mesocarp and the endocarp deriving from the ovary wall). The epicarp consists of two zones: epidermis and subepidermal zone. Two-four layers of larger sclerenchymatous cells represent the mesocarp. Several layers of parenchymatous cells, which are squeezed and partly obliterated by fruit maturity, compose endocarp. The morphogenetic type of fruit of the genus *Betula* section *Lentae* is the pyrenarium of the *Olea*-type.

**Key words:** *Betula*, *Lentae*, birch, fruit, pericarp, anatomy

N.V. Tsitsin Main Botanical Garden RAS, Botanicheskaya str. 4, 127276 Moscow, Russia; \* olga.yatsenko.msu@gmail.com, \*\* i\_o\_yatsenko@mail.ru

### Introduction

The family Betulaceae s.l. consists of 6 genera and about 130 species (CHEN *et al.* 1999). They are typical boreal plants (excepting *Alnus acuminata* Kunth). Generally the birch family has been studied in details, but the anatomical structure of the pericarp still remains underinvestigated. The genus *Betula* includes about 60 species (the number varies from 35 to 150 according to the source); they are common in the boreal, temperate and to a less extend in subtropical regions of Eurasia and North America. According to the latest revision of the genus *Betula* (ASHBURNER & McALLISTER 2013), the genus is divided into four subgenera: *Nipponobetula* A.K. Skvortsov (monotypic), *Aspera* Nakai (sections *Asperae* (Nakai) Kuzen and *Lentae* Regel), *Acuminata* Regel (monotypic) and *Betula* (4 sections). It was shown as the result of a combined analysis of morphological and paleobotanical data that recent representatives of the genus *Betula* section *Lentae* are closer to the ancestors of the genus described from the early Tertiary period (ASHBURNER & McALLISTER 2013). Based on AFLP markers SCHENK *et al.* (2008) have revealed that only *Betula* section *Lentae* forms a

well-supported group.

Representatives of the section *Lentae* are trees or large shrubs with dioecious flowers, clustered in catkins, like all other birches. Male catkins are terminal and pendulous female catkins are erect (Fig. 1). Inferior ovary is dimerous, with two threadlike stigmas divided at the base. Anemochorous winged and “nutlike” fruits, subtended by three-lobed scales comprising the catkins (KORCHAGINA 1991). The fruits are referred to lower syncarpous nuts (BOBROV *et al.* 2009). Unlike most birches, the three-lobed scales in representatives of the section *Lentae*, don't fall down together with fruits but stay attached to the axis for a long time, sometimes during the winter period.

### Material and methods

The anatomical structure of the fruit of four species of birches from section *Lentae* – *Betula alleghaniensis* Britton, *B. grossa* Siebold et Zucc., *B. lenta* L. and *B. medwediewii* Regel were studied using standard methods (BARYKINA *et al.* 2000) to reveal the zones of lignification in fruit wall by the reaction of phloroglucinol and hydrochloric acid. Material for research was received from Komarov Botanical Institute (LE).



Fig. 1. Common view of fruit catkins of *Betula grossa*.

### Results and discussion

The fruits of the section *Lentae* species have two narrow lateral wings adhering to the styles. Their width varies from 0.5 mm (*B. medwediewii*; Fig. 2) to 0.8 mm (*B. lenta*). While the fruits' size ranges from 2.2×3.5 mm in *B. alleghaensis* (Fig. 3) to 3.5×4 mm in *B. grossa*.

In the representatives of the genus *Betula*, like other members of the birch family, the fruit wall is differentiated into epicarp (derivative of outer tissues of inferior ovary, the tissues of receptacular origin) and the pericarp itself (mesocarp and the endocarp derivating

from the ovary wall) (YATSENKO *et al.* 2009; YATSENKO 2011). The epicarp consists of two zones. The outer zone is epidermis composed by one layer of small cells with transparent walls and dark content inside, and the next zone is subepidermal zone consisting of cells with transparent thickened walls. Two-four layers of larger sclerenchymatous cells represent the mesocarp. Several layers of parenchymatous cells, which are squeezed and partly obliterated by fruit maturity, compose endocarp (Fig. 4 A). At early development stages the endocarp fills in almost the entire cavity and remains not squeezed until maturity in sterile fruits. Maturing embryo grows and compressing the endocarp. Anatomically, the studied species of *Betula* section *Lentae* differ by the thickness of the mesocarp. It is thinnest in *B. medwediewii* (two layers; Fig. 4 C) and thickest in *B. alleghaensis* (four layers; Fig. 4 B). The external surface of the epicarp cells in *B. grossa* (Fig. 4 D) has notable wrinkled structure.

### Conclusions

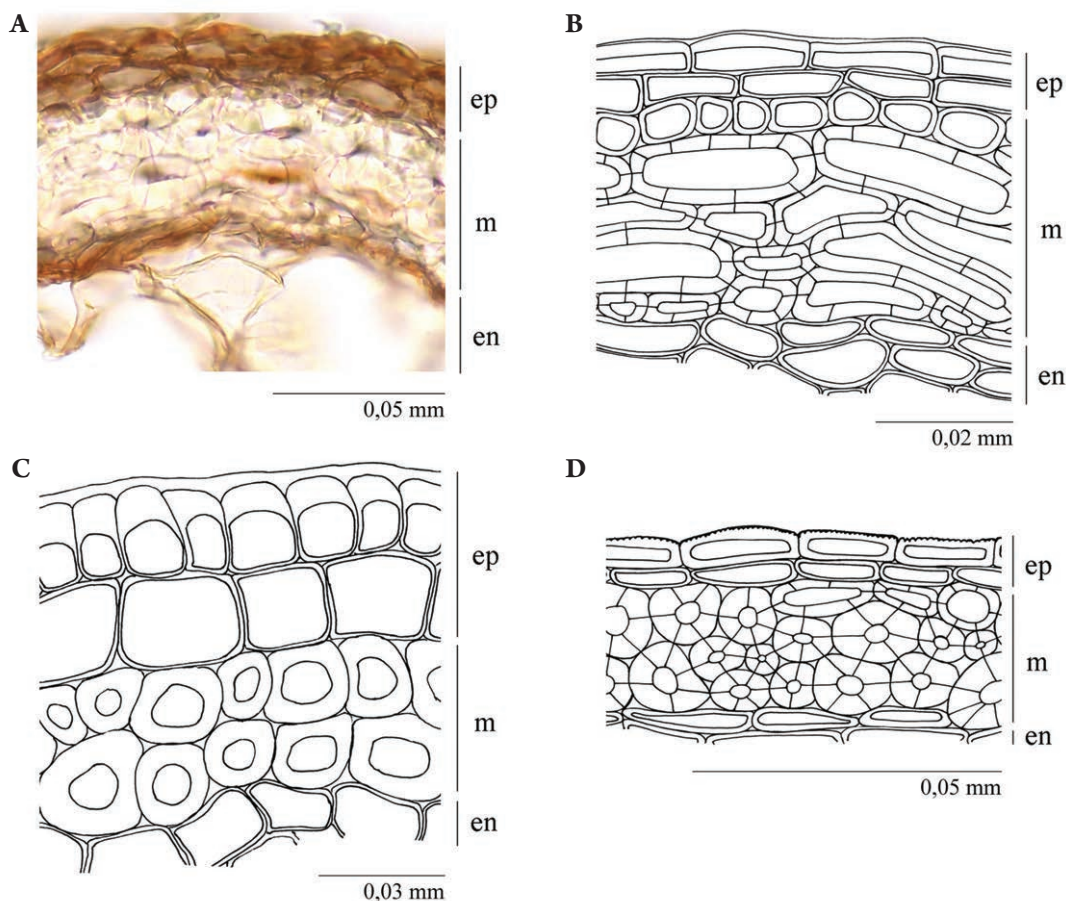
According to our results, the morphogenetic type of fruit type of the genus *Betula* section *Lentae* is the pyrenarium of the *Olea*-type (BOBROV *et al.* 2009). This is an indehiscent



Fig. 2. The scale of *Betula medwediewii*.



Fig. 3. The fruit of *Betula alleghaniensis*.



**Fig. 4.** Pericarp anatomy of the birch fruits: **A** – *Betula lenta*; **B** – *B. alleghaniensis*; **C** – *B. medwediewii*; **D** – *B. grossa*. **ep** – epicarp; **m** – mesocarp; **en** – endocarp.

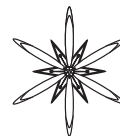
fruit consisting of parenchymatous cells, excepting the stony mesocarp. We also find the pyrenarium of the *Olea*-type in the other genera in Betulaceae: *Alnus*, *Carpinus*, *Ostrya*, *Ostryopsis* (YATSENKO *et al.* 2009; YATSENKO 2011; YATSENKO & BOBROV 2011). Generally the pericarp in the members of the genus *Betula* is reduced. We suppose, that it could be explained by their adaptation for anemochory. Further fruit wall anatomical studies (particularly the developmental researches) of other representatives of the family Betulaceae will provide us additional data for better understanding the origin of their fruit wall structure and the revealing principal modes of their evolution.

## References

- ASHBURNER K., McALLISTER H.A. 2013. The genus *Betula*: A Taxonomic revision of birches. Kew Publishing, Kew, Royal Bot. Gard.
- BARYKINA R.P., VESELOVA T.D., DEVIATOV A.G., DZHALILOVA KH.KH., ILINA G.M., CHUBATOVA N.V. 2000. Basics of mikrotechnic studies in botany. Moscow. (in Russian)
- BOBROV A.V., MELIKYAN A.P., ROMANOV M.S. 2009. Morphogenesis of Magnoliophyta fruits. Moscow. (in Russian)
- CHEN Z.D., MANCHESTER S.R., SUN H.Y. 1999. Phylogeny and evolution of the Betulaceae as inferred from DNA sequences, morphology, and paleobotany. *Am. J. Bot.* **86** (8): 1168–1181.
- KORCHAGINA I.A. 1991. Family Betulaceae. In: TAKHTADZHYAN A.L. (ed.), Comparative anatomy of seeds. Vol. 3: 134–140. Leningrad. (in Russian)

- SCHENK M.F., THIENPONT C.-N., KOOPMAN W.J.M., GILISSEN L.J.W.J., SMULDERS M.J.M. 2008.** Phylogenetic relationships in *Betula* (Betulaceae) based on AFLP markers. *Tree Genet. Genomes* 4: 911–924.
- YATSENKO O.V., ROMANOV M.S., BOBROV A.V. 2009.** On the question of the structure of the fruit *Ostrya virginica* Willd. (Betulaceae s.l.). *Problems of Modern Dendrology (Proceedings of International conference devoted to the 100<sup>th</sup> anniversary of the birth of Corresponding Member of the USSR Academy of P.I. Lapin)*: 674–677. KMK, Moscow. (in Russian)
- YATSENKO O.V. 2011.** On the fruit structure of the representatives of the *Corylus* L. subsect. *Corylus* (Betulaceae). *Vestnik IrGSKhA* 44 (5): 155–162. (in Russian)
- YATSENKO O.V., BOBROV A.V. 2011.** The structure of the fruit and its morphogenetic type of the genus *Carpinus* (Coryloideae). *Botanical gardens in the modern world: theoretical and applied research*: 758–761. KMK, Moscow. (in Russian)





## IDIOLASTIC MUCILAGE CELLS IN *TEUCRIUM POLIUM* LEAF. ANATOMY AND HISTOCHEMISTRY

ARTEMIOS M. BOSABALIDIS

**Abstract.** In the mesophyll of *Teucrium polium* L. leaves, isolated or grouped idioblastic secretory cells occur in contact with the distal (adaxial) vessel elements of the vascular bundles. They appear to originate from one or more bundle sheath cells and their intracellular space is entirely occupied by the secretory material. The latter has a glycoproteinaceous constitution (mucilage), as histochemical tests showed. Idioblastic cells, therefore, correspond to typical mucilage cells. Mucilage seems to play a crucial role in the adaptation of the plant to unfavourable environmental conditions.

**Key words:** *Teucrium polium*, mucilage cells, anatomy, histochemistry

Department of Botany, School of Biology, Aristotle University, Thessaloniki 54124, Greece; artbos@bio.auth.gr

### Introduction

Idioblastic cells are individual cells which prominently differ from their neighbouring cells in size, content, ontogeny and metabolism. They are considered as secretory structures composed of one cell only. This fact stresses their functional complexity compared to the multicellular glands. Idioblastic cells secrete and deposit various substances, like mucilage (PAKRAVAN *et al.* 2007), proteins (UEDA *et al.* 2006), tannins (ZOBEL 1985), oils, etc. In certain idioblasts, oils are triglycerides (PLATT-ALOIA *et al.* 1983), while in others – essential oils (POSTER & TUCKER 1983). Idioblastic mucilage cells produce a slime composed either of a mixture of polysaccharides and protein (glycoprotein) (KRISTEN & LOCKHAUSEN 1985) or exclusively of polysaccharides (SAWIDIS 1998). Mucilage idioblasts typically occur within members of Cactaceae, Malvaceae, Orchidaceae, Liliaceae (HICKEY & KING 1988).

In the present work, the idioblastic secretory cells in the mesophyll of *Teucrium polium* L. (Lamiaceae) were studied in an attempt to elucidate their anatomical location, shape, and origin. Furthermore, histochemical tests were conducted to identify the chemical constitution of the secreted material.

### Material and methods

#### *Plant material and sampling*

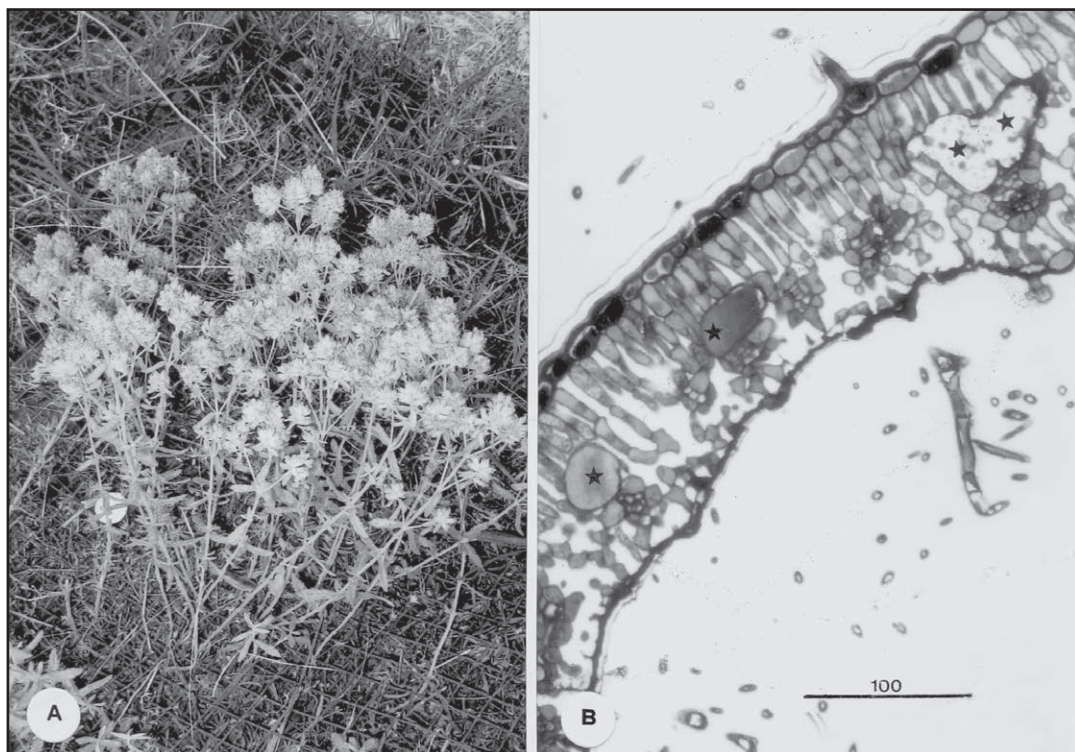
*T. polium* was studied at the region of Ormylia Chalkidiki, N. Greece (N 40°16'53", E 23°31'44", altitude 48 m a.s.l.). Sampling was performed in early July. Fully-developed leaves from the 3<sup>rd</sup> node (from the basis) of annual shoots were used.

#### *Microscopy*

A sample of 10 leaves, randomly selected from 5 plants, was used for light microscopy (anatomy and histochemistry). Small pieces of leaves were prefixed for 3 h with 5% glutaraldehyde in 0.05 M phosphate buffer (pH 7.2) and postfixed for 4 h with 2% osmium tetroxide, similarly buffered. Fixed samples were dehydrated in ethanol series (50-100%) and finally embedded in Spurr's resin. Semithin sections (1 µm thick) were obtained with a Reichert Om U<sub>2</sub> microtome (Reichert Optische Werke AG, Vienna, Austria) and examined on a Nikon Eclipse 180 light microscope (Nikon Instruments, Amstelvee, The Netherlands).

#### *Histochemistry*

For anatomical and histochemical observations, semithin sections of resin embedded tissue were used. Anatomical staining was performed with 1% Toluidine Blue



**Fig. 1.** **A** – surface view of *Teucrium polium* plant in the field in early July, coin 1 Euro = 2.4 cm diam. **B** – cross-section of the leaf illustrating the presence of idioblastic mucilage cells (asterisks) in contact with vessel elements of the vascular bundles, scale bar in  $\mu\text{m}$ .

O in 1% aqueous borax solution ( $70^{\circ}\text{C}$ , 1 min) (PICKETT-HEAPS 1969). Histochemical staining comprised staining of lipids, polysaccharides, and proteins. Lipids were stained with 1% Sudan Black B in 70% ethanol (BRONNER 1975), polysaccharides with Periodic Acid-Schiff (PAS) (NEVALAINEN *et al.* 1972), and proteins with 1% Coomassie Brilliant Blue in 7% acetic acid (FISHER 1968).

### Results and discussion

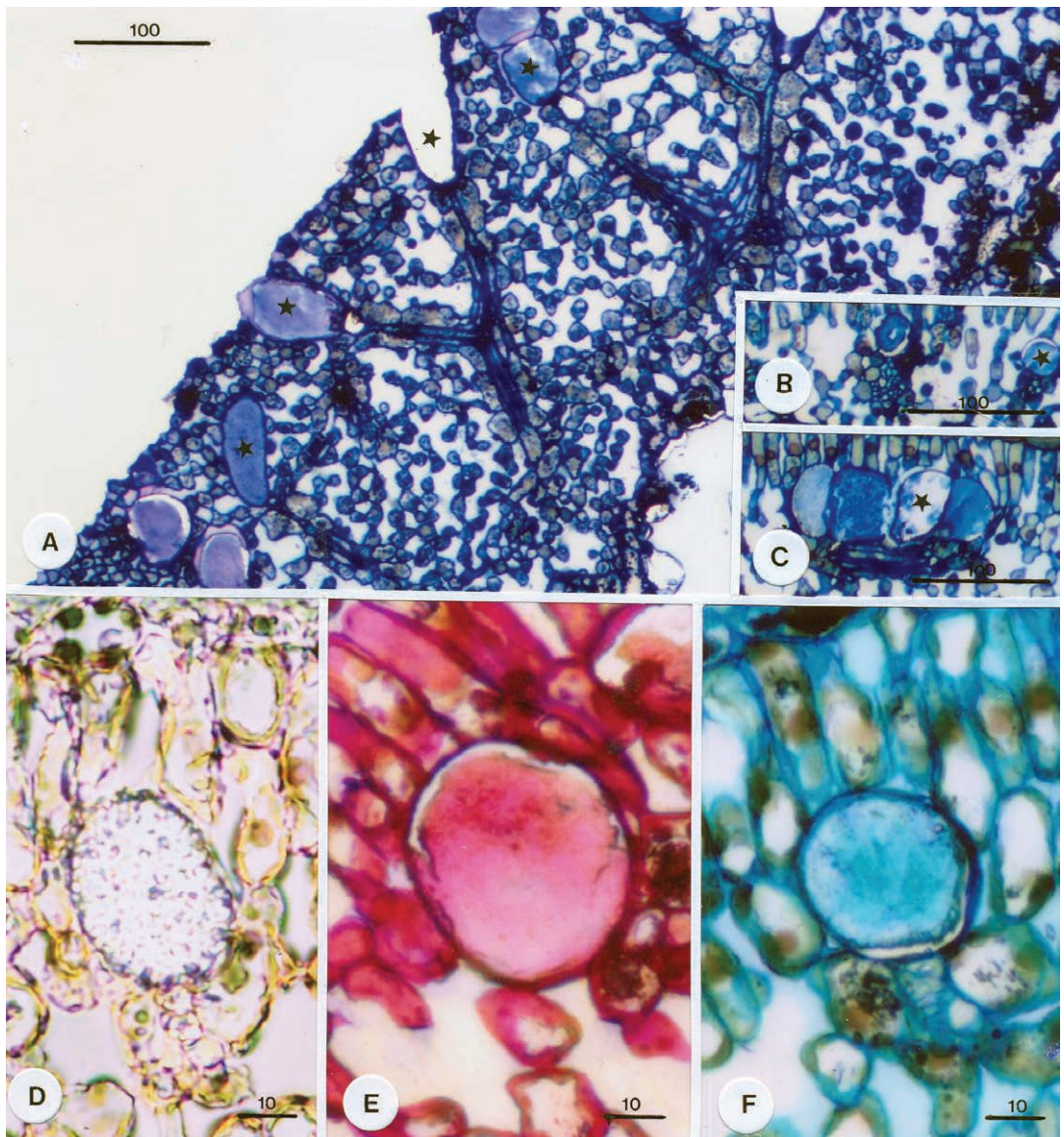
*T. polium* plants in early July form at the apices of their annual shoots inflorescences which are dichasia with terminal racemes (Fig. 1 A). Leaves are arranged in decussate phyllotaxy and have an average surface area per leaf side of  $89.8 \text{ mm}^2$ . In leaf cross-section, the palisade tissue appears composed of 1-2 cell layers, and the vascular bundles are surrounded by a bundle sheath (Fig. 1 B). At the adaxial pole of each vascular bundle and in contact with the

vessel elements (Figs. 1 B; 2 A-C), one or more sheath cells differentiate into secretory idioblasts by largely increasing their size and by modifying the structure and function of their protoplasts. Secretory idioblasts have a globular/ovoid shape as deduced from the combination of leaf paradermal and cross-sections (Figs. 1 B; 2 A).

The mechanism of secretion in idioblastic cells has been ultrastructurally studied (BOUCHET & DEYSON 1976; FINERAN & LEE 1980) and comprises exocytosis of the secreted material into the extraplasmic space between the plasmalemma and the cell wall. With the progress of secretion, this space gradually increases in volume (at the expense of the protoplasm) until finally the whole intracellular space inside the cell wall becomes occupied by the secretory material. Due to this process, a parietal cytoplasmic layer internally lining the cell wall is missing.

In an attempt to identify the chemical constitution of the secreted material within the





**Fig. 2.** **A** – Paradermal section of the leaf at the level of location of the mucilage idioblasts (asterisks). Note the association of the idioblasts with the vascular bundles (longitudinally cut). **B** and **C** – Isolated and grouped idioblastic mucilage cells in touch with vascular bundles. **D-F** – Idioblastic cells treated with Sudan Black B for lipids (**D**), with PAS for polysaccharides (**E**), and with Coomassie Brilliant Blue for proteins (**F**). With Sudan Black B, the content of the idioblasts remained unstained (no presence of lipids), with PAS it stained pink (presence of polysaccharides), and with Coomassie Brilliant Blue it stained light blue (presence of proteins). The content, therefore, corresponds to glycoprotein (mucilage). Scale bars in µm.

idioblastic cells of *T. polium*, three histochemical tests were conducted. The first comprised the treatment of semithin sections (1 µm thick) with Sudan Black B for lipids, the second with PAS for polysaccharides, and the third with

Coomassie Brilliant Blue for proteins. The tests showed that Sudan Black B does not stain the idioblastic cell content (Fig. 2 D), whereas PAS stains it pink (Fig. 2 E) and Coomassie Brilliant Blue, light blue (Fig. 2 F). The results

reveal that the secreted material is not a lipidic substance (essential oil), but a mucilaginous one composed of a mixture of polysaccharides and protein. Idioblastic cells, therefore, do not correspond to oil cells, but to mucilage cells secreting a glycoproteinaceous slime (not a pure polysaccharidic slime).

The mucilaginous content of the idioblastic cells and their location in contact with vessels of the conductive tissue are presumably associated with uptake from the vessels of amounts of water which are used for the impregnation and dilation of the mucilage mass. An analogous view that mucilage cells serve as deposits of water has been early expressed by CHRISTODOULAKIS *et al.* (2010). The water trapped in the leaf mucilage is difficult to transpire, and thus under heat/drought stress, the water relations are not remarkably disturbed allowing the plant to survive. Under cold stress, the water in the form of swollen mucilage undergoes reduction of its freezing point and so leaves become resistant to low temperatures. The accumulation, therefore, of mucilage in the leaves constitutes an excellent strategy of the plants to adapt to unfavourable environmental conditions.

### References

- BOUCHET P., DEYSSON G. 1976.** La sécrétion du mucilage chez végétaux supérieurs: aspects morphologiques et ultrastructuraux. *Soc. Bot. Fr. Call. Secr. Veg.* **123**: 133–145.
- BRONNER R. 1975.** Simultaneous demonstration of lipids and starch in plant tissues. *Stain Technol.* **50**: 1–4.
- CHRISTODOULAKIS N.S., KOGIA D., MAVROEIDI D., FASSEAS C. 2010.** Anatomical and histochemical investigation of the leaf of *Teucrium polium*, a pharmaceutical sub-shrub of the Greek phryganic formations. *J. Biol. Res. Thessalon.* **14**: 199–209.
- FINERAN B.A., LEE M.S.L. 1980.** Organization of mature external glands on the trap and other organs of the bladderwort *Utricularia monathos*. *Protoplasma* **103**: 17–34.
- FISHER D.B. 1968.** Protein staining of ribboned Epon sections for light microscopy. *Histochemie* **16**: 92–96.
- HICKEY M., KING C. 1988.** 100 families of flowering plants. Cambridge Univ. Press, Cambridge, UK.
- KRISTEN U., LOCKHASUEN J. 1985.** The leaf glands of *Veronica beccabunga* L. Ultrastructure and a possible pathway of secretion. *Isr. J. Bot.* **34**: 147–156.
- NEVALAINEN J.J., LAITIO M., LINDGREN I. 1972.** Periodic acid-Schiff (PAS) staining of Epon-embedded tissue for light microscopy. *Acta Histochem.* **42**: 230–233.
- PAKRAVAN M., ABEDINZADEH H., SAFACEPUR J. 2007.** Comparative studies on mucilage cells in different organs in some species of *Malva*, *Althea*, and *Alcea*. *Pak. J. Biol. Sci.* **10**: 2603–2605.
- PICKETT-HEAPS J.D. 1969.** Preprophase microtubule bands in some abnormal mitotic cells of wheat. *J. Cell Sci.* **3**: 55–64.
- PLATT-ALOIA K, OROSS J.W., THOMSON W.W. 1983.** Ultrastructural study of the development of oil cells in the mesocarp of avocado fruit. *Bot. Gaz.* **144**: 49–55.
- POSTEK M.T., TUCKER S.C. 1983.** Ontogeny and ultrastructure of secretory oil cells in *Magnolia grandiflora* L. *Bot. Gaz.* **144**: 501–512.
- SAWIDIS T. 1998.** The subglandular tissue of *Hibiscus rosa-sinensis* nectaries. *Flora* **193**: 327–335.
- UEDA H., NISHIYAMA C., SHIMADA T., KOUMOTO Y., HAYASHI Y., KONDO M., TAKAHASHI T., OHTOMO I., NISHIMURA M., HARA-NISHIMURA I. 2006.** AtVAM3 is required for normal specification of idioblasts, myrosin cells. *Plant Cell Physiol.* **47**: 164–175.
- ZOBEL A.M. 1985.** Localization of phenolic compounds in tannin-secreting cells from *Sambucus racemosa* L. shoots. *Ann. Bot.* **57**: 801–810.





## MORPHOLOGICAL DIFFERENTIATION OF ROSA AGRESTIS SAVI IN THE BUFFER ZONE OF THE LOW TATRAS NATIONAL PARK (SLOVAKIA)

ANNA SOŁTYS-LELEK<sup>1</sup>, BEATA BARABASZ-KRASNY<sup>2</sup>, PETER TURIS<sup>3</sup>, INGRID TURISOVÁ<sup>4</sup>

**Abstract.** The paper presents morphological diversity within *Rosa agrestis* Savi, species identified among others in the buffer zone and the area of the Low Tatras National Park (Slovakia). This taxon belongs to the polymorphic section *Caninae* DC. em. Christ, and its morphological differentiation particularly relates to the degree of hairiness and glandularity of leaves and the presence or absence of glandules on pedicels. Based on these features four varieties of this species (*R. agrestis* var. *agrestis*, *R. agrestis* var. *albiflora* (Opiz.) Degen, *R. agrestis* var. *gizellae* (Borbás) R. Keller, and *R. agrestis* var. *schulzei*) were distinguished in Europe (POPEK 1996). The occurrences of all these varieties were found in the analyzed area.

**Key words:** *Rosa agrestis*, Rosaceae, morphology, chorology, Low Tatras National Park, Carpathians, Slovakia

<sup>1</sup> Ojców National Park, 32-047 Ojców 9, Poland; ana\_soltys@wp.pl

<sup>2</sup> Institute of Biology, Division of Botany, Pedagogical University, 2 Podchorążych, Kraków 30-084, Poland; beata\_barabasz@poczta.onet.pl

<sup>3</sup> Low Tatras National Park, 10 Lazovná, Banská Bystrica 974 01, Slovakia; peter.turis@soprs.sk

<sup>4</sup> Faculty of Natural Sciences, Department of the Environment Sciences, Matej Bel University, 40 Tajovského, Banská Bystrica 974 01, Slovakia; Ingrid.Turisoova@umb.sk

### Introduction

*Rosa agrestis* Savi, a very morphologically differentiated shrub, belongs to section *Caninae* DC. em. Christ. Just as in other species of this section its diversity mainly concerns the intensity of hairiness and the glandularity of leaves, the presence or absence of glands on pedicels, etc. On the basis of these variables, the taxon was divided among such distinct species as: *R. gizellae* Borbás, *R. albiflora* Opiz., *R. denudata* (R. Keller) Klášt. However, as the further comprehensive study of roses *Caninae* section showed, the morphological differences among the species mentioned above concern only the features in question and their variability is of clearly continuous nature (POPEK 1996; ZIELIŃSKI 1985, 1987). Therefore, it is more reasonable to consider them as varieties of *Rosa agrestis* than separate individual species (POPEK 1996).

The big variability of morphological features of *R. agrestis*, starting from specimen with completely glabrous leaves till intensively haired ones, has been observed in the territory

of Slovakia for a long time. The morphological variability has caused lots of ambiguities in botanical literature, due to the fact that several specimens have been considered sometimes as separate species, while in other time as *R. agrestis* varieties. For example, in the paper of PROCHÁZKA & KRAHULEC (1982) *R. schulzei* (R. Keller) Klášt., was treated as an individual species, while according to the new systematic qualification it is classified separately as *R. agrestis* variety (VĚTVIČKA 1992; POPEK 1996, 2007).

Therefore, the goal of this paper is to show the full spectrum of morphological diversity appearing within the species *R. agrestis* and to present its variations on the basis of samples collected in the buffer zone of the Low Tatras National Park.

### Material and methods

*R. agrestis* (syn. *R. albiflora* Opiz, *R. denudata* (R. Keller) Klášt., *R. gizellae* Borbás, *R. sepium* Thuill., *R. schulzei* (R. Keller) Klášt.) is a shrub growing up to 2(-3) m in high.

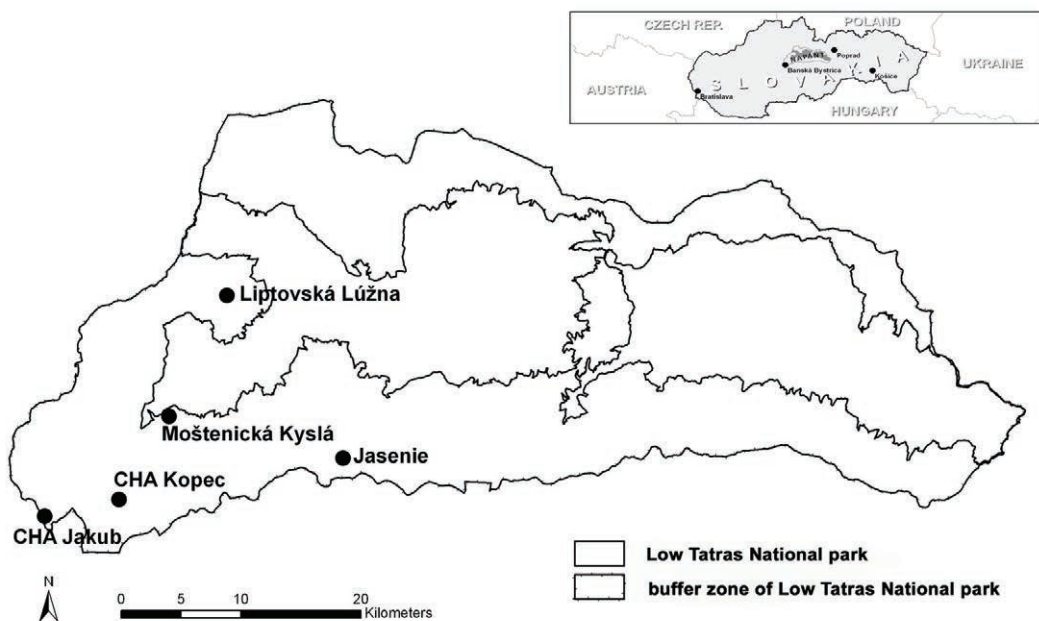


Fig. 1. Localization of the study area.

Prickles homogeneous, extremely hooked. The leaves are complex, with 5-7 leaflets. Leaflets elliptic, elongate-elliptic or obviate with acute base. Margin of leaf complex-glandular serrate. Leaves glabrous or bilaterally haired, usually profusely glandular on the underside. Bracts narrow, usually glandular on the underside (all or some of). Fruits ovoid or roundish, glabrous or sometimes with a single glands at the base. Sepals pinnate with broad patches, glabrous or glandular on the upper side, usually reflexed falling before fruit reddens. Flowers separated or in multiflorous inflorescences, usually white. Petals, sometimes only in buds, pinkish. Disc conical, narrow orificium and styles of a spray type, glabrous or  $\pm$  hairy.

Field investigations were carried out in the buffer zone of the Low Tatras National Park in the vegetation seasons 2011-2013. Fruiting short shoots of roses were collected during investigations. The following characteristics were reported: the shape of the prickles, the shape of a disc, hypanthium opening, position of sepals and their durability and also intensity of hairiness and glandularity of leaves and others. In case of the leaves, middle and top

parts were taken into consideration, while in case of the prickles the top parts of one-year or two-year-old long shoots, which had already completed the process of growth and their prickles were not changing, were studied. Localities, wherein specimens were collected, were marked on the map (Fig. 1). Geographical coordinates were determined for each record of distinguished varieties. Collected herbarium material was deposited in the herbarium of the Ojców National Park (OPN).

Systematic approach and the nomenclature basing on the work of POPEK (1996).

## Results

During the course of studies was stated that *R. agrestis* is a rare species in the area of the buffer zone of the Low Tatras National Park. Its occurrence was recorded in four localities, so far. Considering the morphological characteristics of the collected specimens, four varieties of this species were distinguished in the study area. The key to determining these varieties is given below.

**Key to the varieties of *R. agrestis***

1a. Leaflets glabrous or only loosely hairy on the underside on the midrib and lateral veins (sometimes the entire surface of the underside ± hairy), besides, usually densely glandular .... 2

2a. All pedicels without glands ..... var. *agrestis*

2b. All pedicels or only some glandular ...

..... var. *schulzei* R. Keller

1b. Leaflets distinctly hairy on both sides, often tomentosely haired beneath, besides, usually densely glandular ..... 3

3a. All pedicels without glands ..... var. *albiflora* (Opiz.) Degen

3b. All pedicels or only some glandular ..... var. *gizellae* (Borbás) R. Keller

**The occurrence of varieties of *R. agrestis* in the study area**

*R. agrestis* Savi var. *agrestis* (Fig. 2)

10 records on 3 localities: CHA Jakub, 2011: (N=48°45'59'', E=19°08'46''), CHA Kopec, 2011: (N=48°47'00'', E=19°13'35''; N=48°47'00'', E=19°13'35''; N=48°47'03'', E=19°13'33''; N=48°46'59'', E=19°13'31''; N=48°46'59'', E=19°13'30''; N=48°46'57'', E=19°13'27''), Jasenie, 2013: (N=48°49'56'', E=19°28'31''; N=48°49'55'', E=19°28'30''; N=48°49'51'', E=19°28'27'').

*R. agrestis* Savi var. *albiflora* (Opiz.) Degen (Fig. 3) [syn.: *R. albiflora* Opiz]

3 records on 2 localities: CHA Kopec, 2011: (N=48°47'01'', E=19°13'35''; N=48°46'58'', E=19°13'29''), Jasenie (N=48°49'22'', E=19°28'46'').

*R. agrestis* Savi var. *gizellae* (Borbás) R. Keller (Fig. 4) [syn.: *R. gizellae* Borbás]

6 records on 2 localities: CHA Jakub, 2011: (N=48°45'59'', E=19°08'32''; N=48°45'59'', E=19°08'36''), CHA Kopec, 2011: (N=48°47'02'', E=19°13'35''; N=48°47'02'', E=19°13'32''; N=48°46'58'', E=19°13'23''; N=48°46'56'', E=19°13'24'').

*R. agrestis* Savi var. *schulzei* R. Keller (Fig. 5) [syn.: *R. schulzei* (R. Keller) Klášť.]

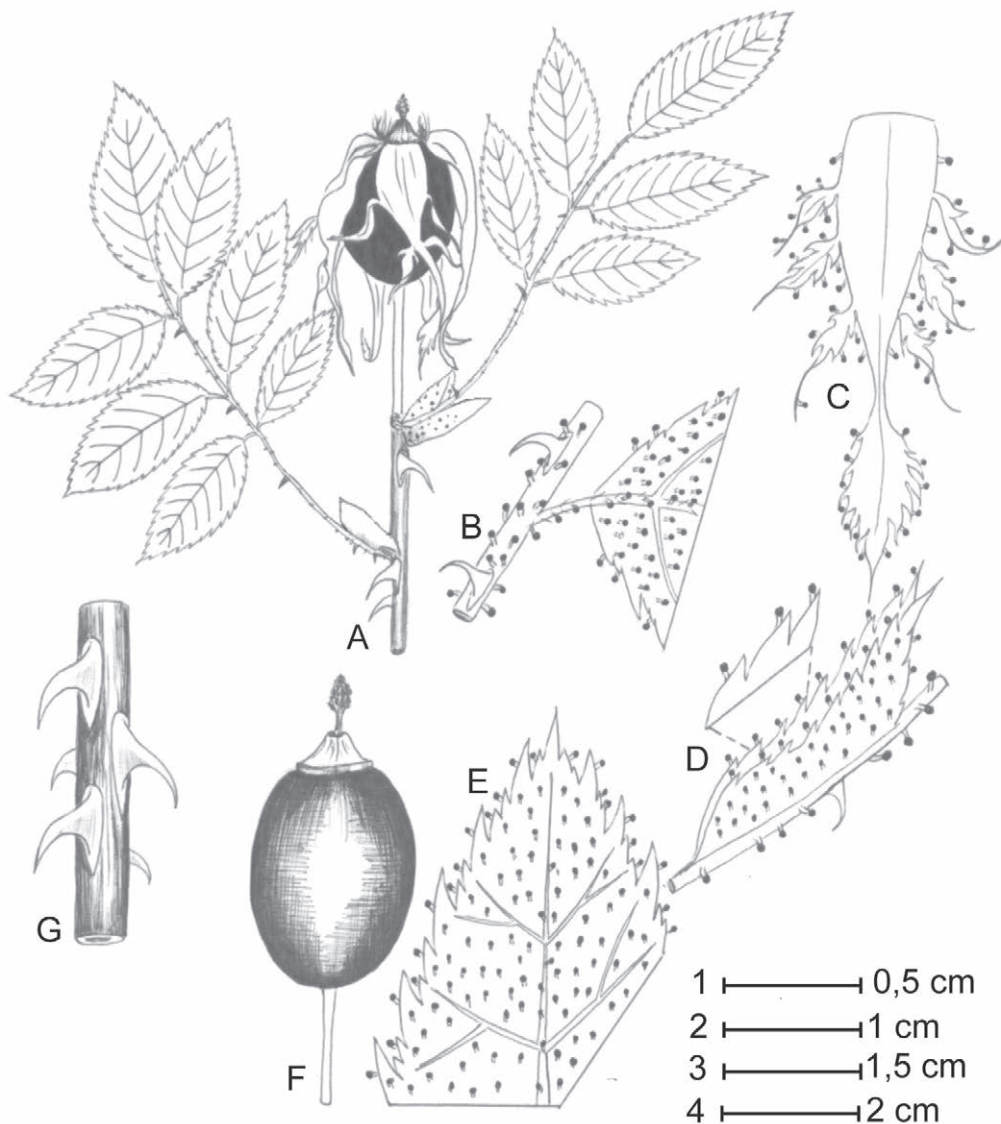
11 records on 4 localities: CHA Kopec, 2011: (N=48°46'59'', E=19°13'41''; N=48°46'59'', E=19°13'31''; N=48°47'01'', E=19°13'23''; N=48°46'56'', E=19°13'25''),

Liptovská Lúžna, 2012: (N=48°56'34'', E=19°18'28''; N=48°56'31'', E=19°18'17''; N=48°56'30'', E=19°18'13''), Jasenie, 2013: (N=48°49'59'', E=19°28'27''; N=48°49'51'', E=19°28'27''; N=48°49'47'', E=19°28'34''), Moštenická Kyslá (Procházka & Krahulec 1982), 1982: (N=48°51'3'', E=19°16'23'').

**Discussion**

Geographically *R. agrestis* belongs to the Middle European-Mediterranean element, with an extension towards the Atlantic part of Europe (ZAJAČ & ZAJAČ 2009). The shrub grows in the area of Central and Southern Europe, the Balkans, Asia Minor and the Caucasus (ZIELIŃSKI 1987). The highest localities of *R. agrestis* were found in the Alps – up to 2000 m a.s.l. (POPEK 2007). *R. agrestis* is not a legally protected plant in the territory of Europe, except the Great Britain, where it has status of a lower-risk species – rare in the country (ONLINE ATLAS OF BRITISH & IRISH FLORA 2013). In Slovakia it occurs incidentally in the territory of the whole country, but never in big quantities; the highest places of occurrence have been found on 1000 m a.s.l. (VĚTVIČKA 1992).

As it has already been mentioned, the high variability of morphological forms is characteristic for *R. agrestis*. The intensity of leaves hairiness is one of the main characteristic features important in distinguishing varieties of the rose. As far as typical *R. agrestis* var. *agrestis* and *R. agrestis* var. *schulzei*, are concerned, the leaves are both sides glabrous, some scattered hair may occur only on the midrib and lateral veins. However it is possible, that some specimen of these two variations of roses can have single hair on their upper leaves surface, usually close to the margin or top of the leaf, or the underside of the leaves is ± hairy (Fig. 6). However, the hairiness never covers the whole leaf blade with the same intensity as it is observed in *R. agrestis* var. *albiflora* and *R. agrestis* var. *gizellae*. Two last-mentioned varieties have the hairiness either on both sides or only on the underside of the leaves, sometimes the underside may even be tomentous. The crucial point in differentiating the varieties is the comparison of the leaves hairiness characteristics



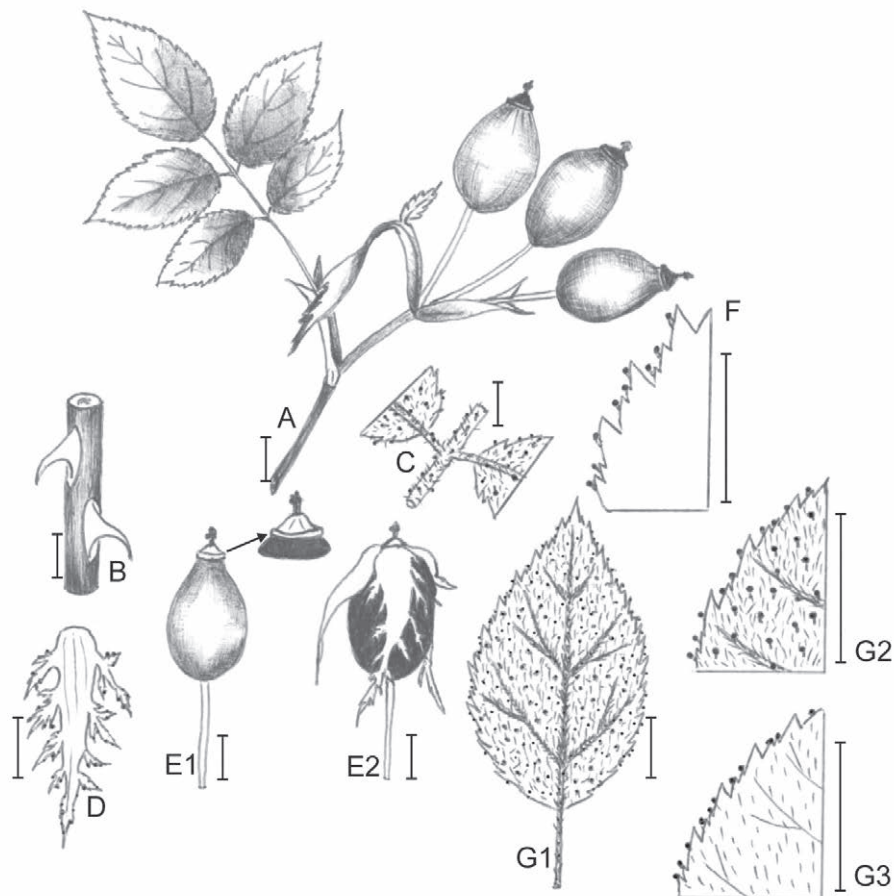
**Fig. 2.** *Rosa agrestis* Savi var. *agrestis*: **A** – part of fruiting short shoot; **B** – part of axis of leaf; **C** – sepal; **D** – stipule; **E** – part of leaf (underside); **F** – fruit; **G** – part of long shoot. Scales: 1 – C, D, E; 2 – B; 3 – F; 4 – A, G.

and the glandularity of flower pedicels (Fig. 7). However, sometimes it might be quite difficult to distinguish the variety, as the variability of discussed characteristic features within the same species is fully continuous and the transitions between the distinguished varieties are smooth. Moreover inflorescences with glandular pedicels and the glabrous ones might grow on the same

bush. Therefore, samples collected for the examination from a single bush, should involve several shoots.

The samples of *R. agrestis* collected during the field studies are not only varied because of the hairiness density, but also because of diverse degree of the glandular intensity on the leaves underside. The glandularity differs from very





**Fig. 3.** *Rosa agrestis* Savi var. *albiflora* (Opiz.) Degen: **A** – part of fruiting short shoot; **B** – part of long shoot; **C** – part of axis of leaf; **D** – sepal; **E1**, **E2** – fruits; **F** – leaf margin; **G1** – leaf (underside); **G2** – part of leaf (underside); **G3** – part of leaf (upper side). Scale: 1 cm.

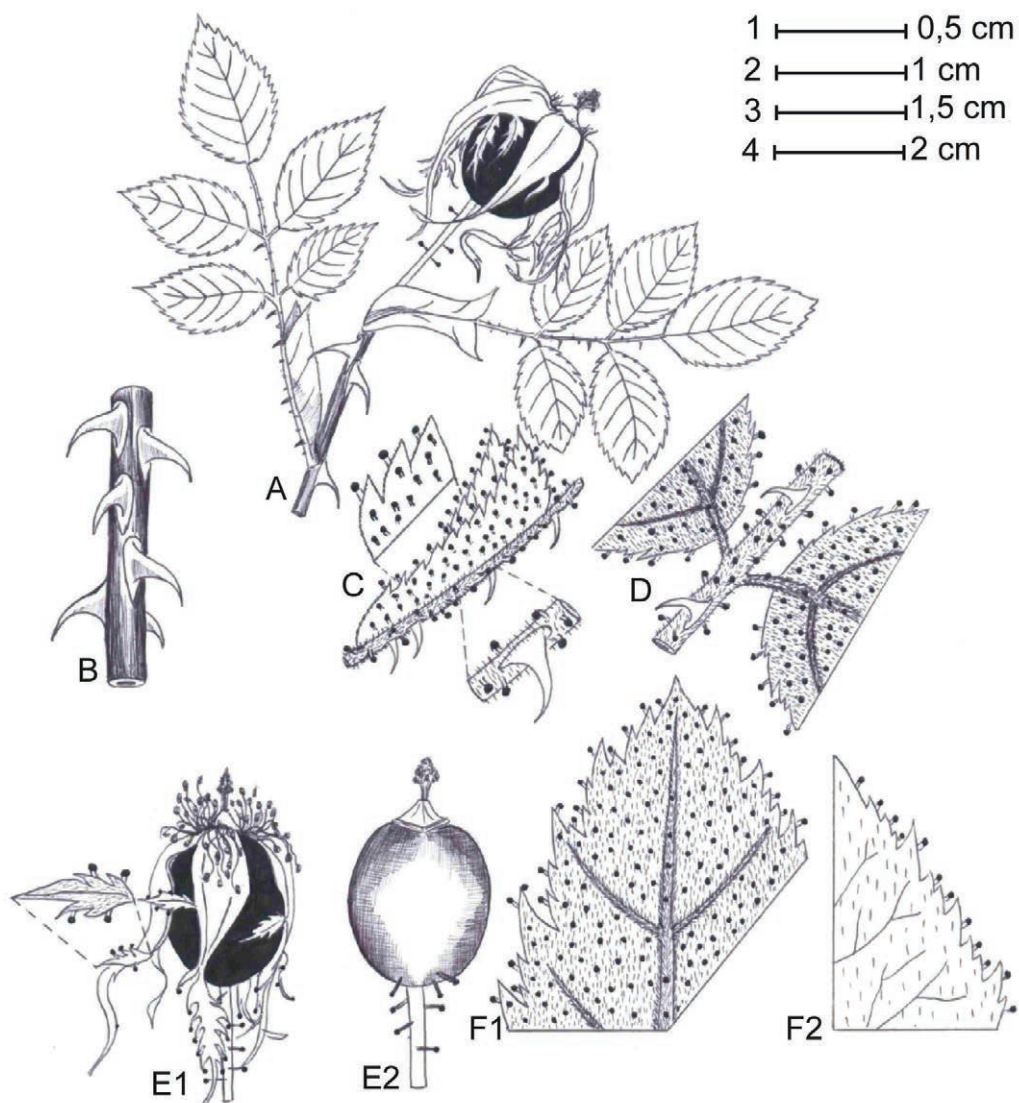
intensive in some specimens to hardly little in others; sometimes the leaves underside are nearly glabrous. The variability of these attributes has already been reported by ZIELIŃSKI (1985). The researcher noticed that while not in blossom, the specimen with glabrous, not glandular leaves were hardly to distinguish from the very common *R. canina*. There are: white color of flowers, glabrous or  $\pm$  glabrous, sparse pistils, and heavily feathered glandular sepals calyx which differ *R. agrestis* from *R. canina* (ZIELIŃSKI 1987).

The morphological variability of *R. agrestis* is estimated as significantly well recognized in

Europe. In contrast, distribution of species and varieties distinguished in the territory of Slovakia requires further examinations. Therefore the above considerations constitute contribution to the continuation of rodological research in that region.

#### Acknowledgements

The study was financially supported by the Science Grant Agency of the Ministry of Education of the Slovak Republic and Slovak Academy of Sciences (VEGA 2/0099/13).

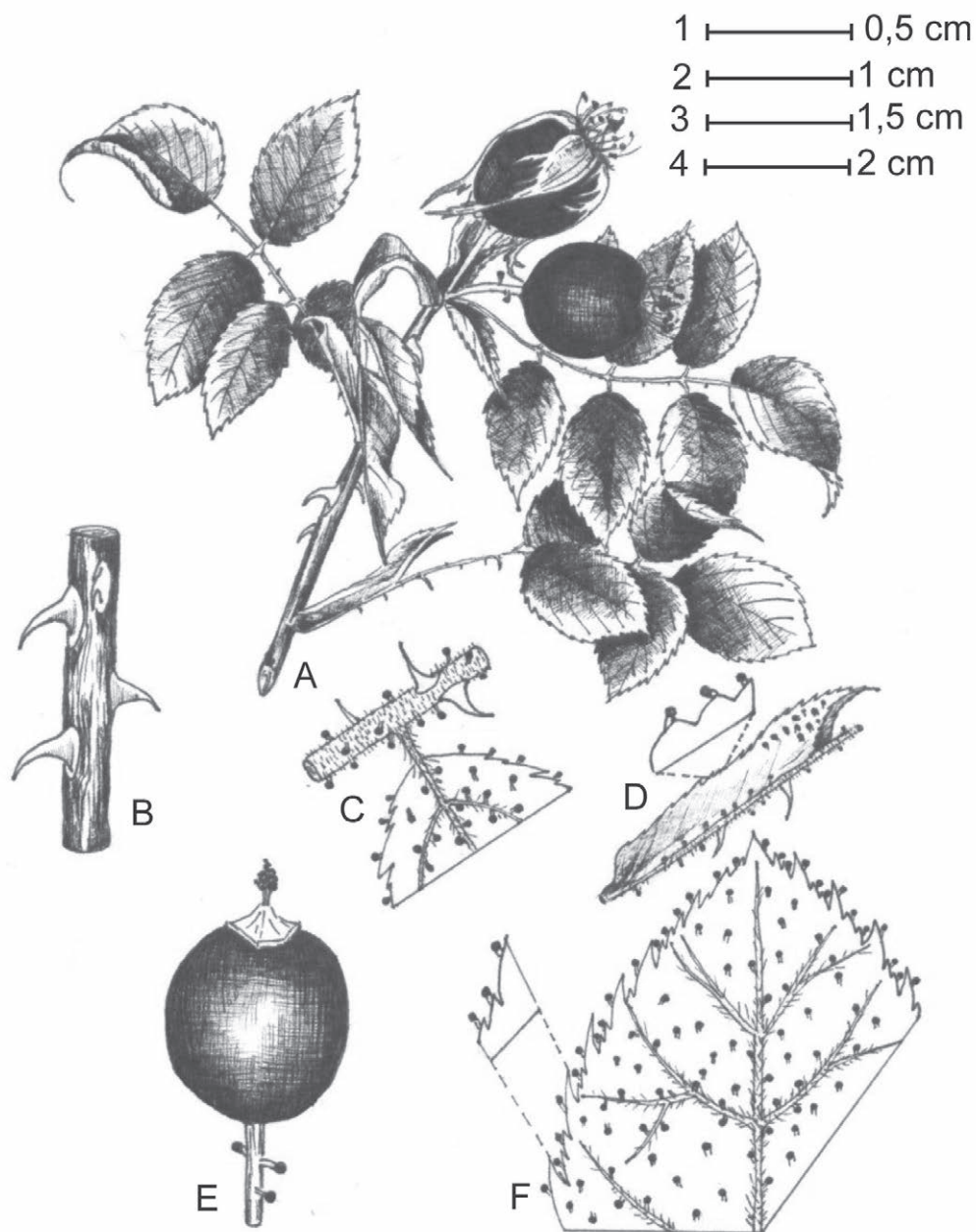


**Fig. 4.** *Rosa agrestis* Savi var. *gizellae* (Borbás) R. Keller: **A** – part of fruiting short shoot; **B** – part of long shoot; **C** – stipule; **D** – part of axis of leaf; **E1**, **E2** – fruit; **F1** – part of leaf (underside); **F2** – part of leaf (upper side). Scales: **1** – F1, F2; **2** – C, D; **3** – E1, E2; **4** – A, B.

## References

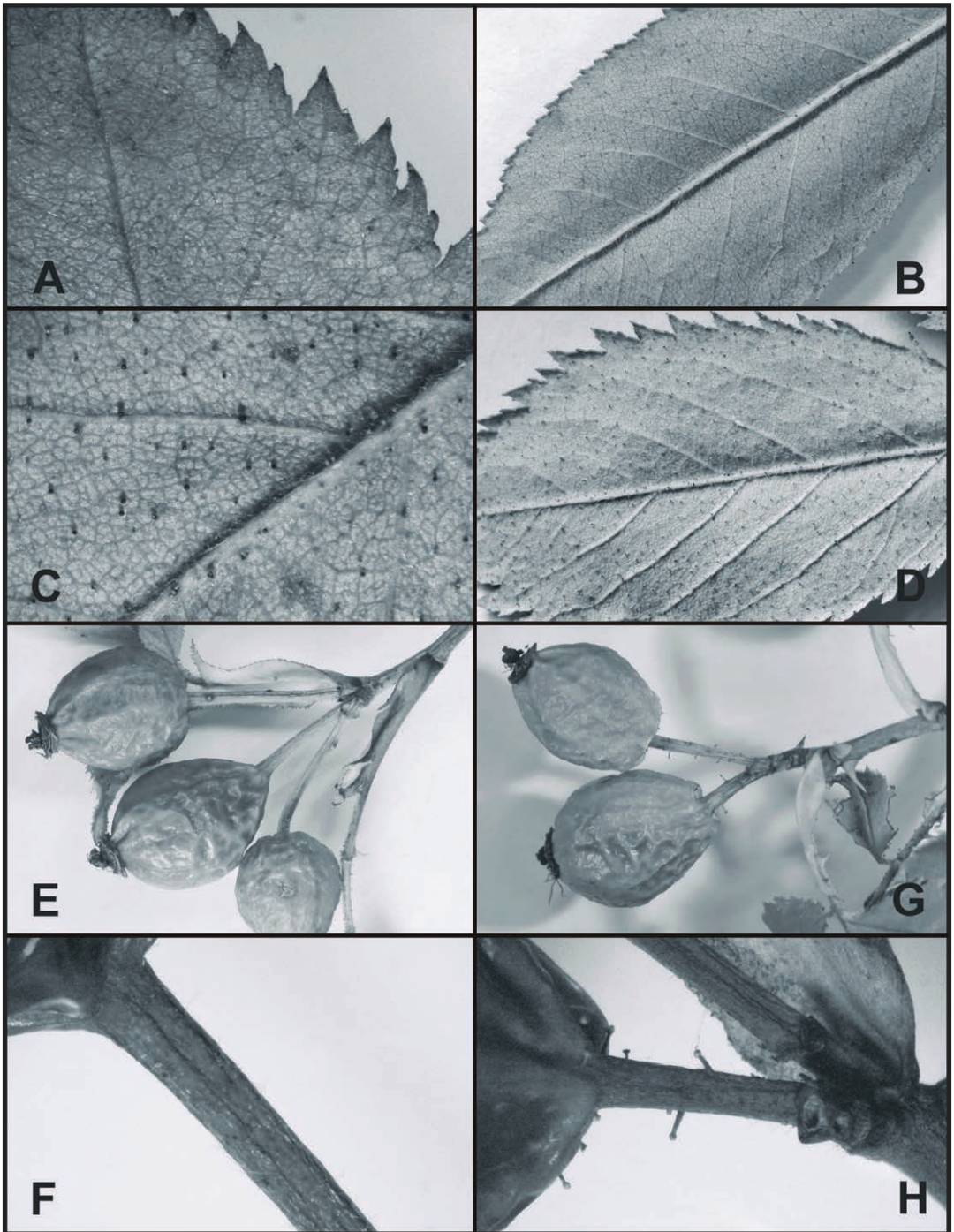
- ONLINE ATLAS OF BRITISH & IRISH FLORA 2013.** *Rosa agrestis* (Small-leaved Sweet-briar). BRC, Wallingford. <http://www.brc.ac.uk/plantatlas/index.php?q=node/159>
- POPEK R. 1996.** Biosystematyczne studia nad rodzajem *Rosa* L. w Polsce i krajach ościennych. *Prace Monograficzne* 218. Wyd. Nauk. WSP, Kraków. (in Polish)
- POPEK R. 2007.** Dziko rosnące róże Europy. *Officina Botanica*, Kraków. (in Polish).

- PROCHÁZKA F., KRAHULEC F. 1982.** Květena okolí Moštenice v Nízkých Tatrách. *Preslia* 54: 167–184. (in Czech)
- VĚTVIČKA V. 1992.** *Rosa* L. In: BERTOŤOVÁ L. (ed.), *Flóra Slovenska* IV/3: 42–89. Veda, Bratislava. (in Slovak)
- ZAJĄC M., ZAJĄC A. 2009.** The geographical elements of native flora of Poland. Laboratory of Computer Chorology, Institute of Botany, Jagiellonian University, Kraków.
- ZIELIŃSKI J. 1985.** Studia nad rodzajem *Rosa* L. – systematyka sekcji *Caninae* DC. em Christ. *Arboretum Kórnickie* 30: 3–109. (in Polish)
- ZIELIŃSKI J. 1987.** Rodzaj *Rosa* L. In: *Flora Polski*. T. 5. PWN, Warszawa. (in Polish)



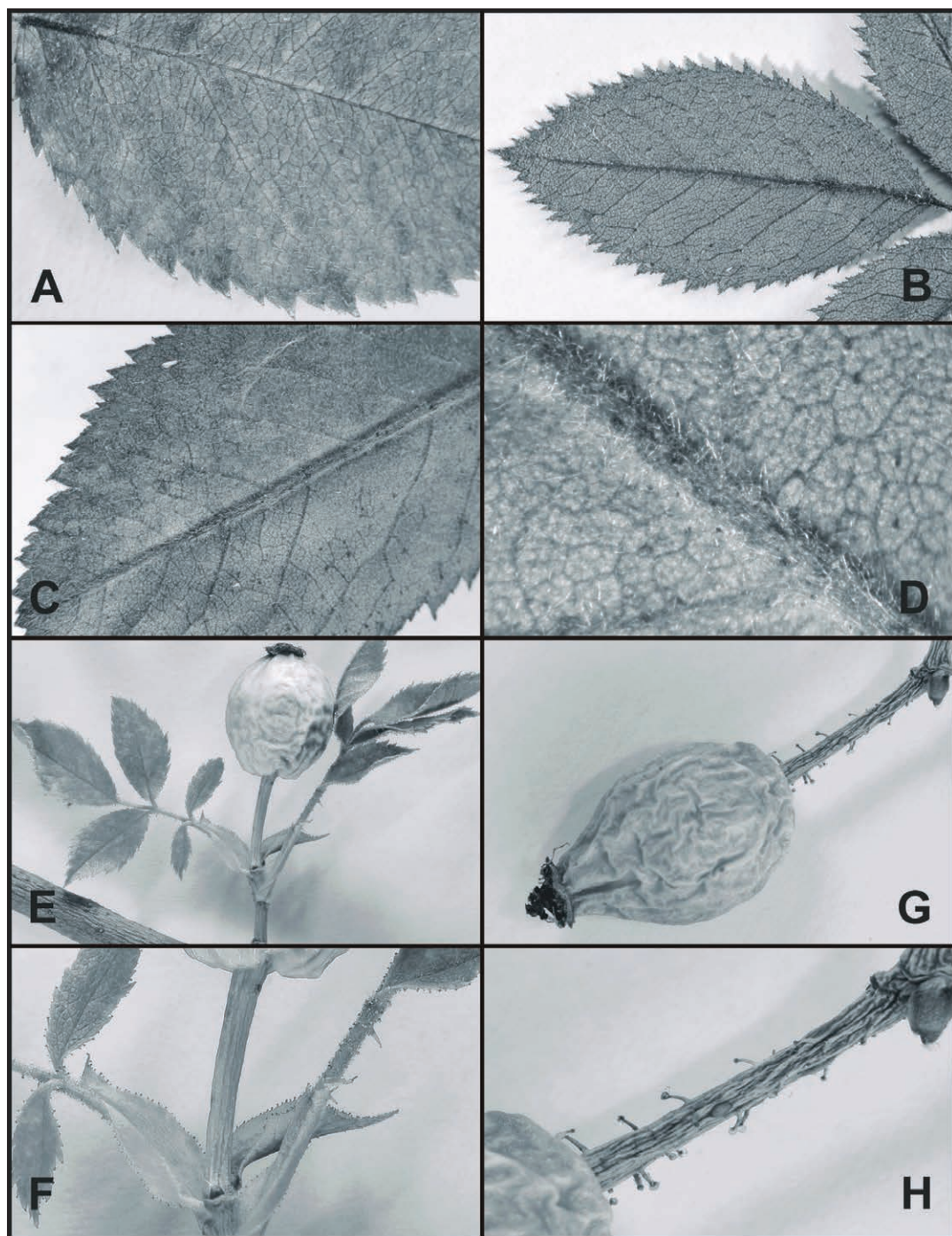
**Fig. 5.** *Rosa agrestis* Savi var. *schulzei* R. Keller: **A** – part of fruiting short shoot; **B** – part of long shoot; **C** – part of axis of leaf; **D** – stipule; **E** – fruit; **F** – part of leaf (underside). Scales: 1 – F; 2 – D; 3 – E; 4 – A, B, C.





**Fig. 6.** Leaves and pedicel of *Rosa agrestis* Savi var. *agrestis* and *R. agrestis* Savi var. *schulzei* R. Keller: **A** – part of leaf (upper side); **B-D** – part of leaves (underside); **E-F** – pedicels of *R. agrestis* var. *agrestis*; **G-H** – pedicels of *R. agrestis* var. *schulzei*.



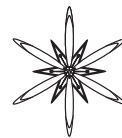


**Fig. 7.** Leaves and pedicel of *Rosa agrestis* Savi var. *albiflora* (Opiz.) Degen and *R. agrestis* Savi var. *gizellae* (Borbás) R. Keller: **A** – part of leaf (upper side); **B-D** – part of leaves (underside); **E-F** – pedicels of *R. agrestis* var. *albiflora*; **G-H** – pedicels of *R. agrestis* var. *gizellae*.



Xper3 is a versatile web platform dedicated to descriptive data management and interactive identification. This new platform gives users the ability to work simultaneously and remotely on the same knowledge base. Users can edit, analyze and share their descriptive data online. Furthermore, it allows multiple users to edit the same data concurrently (i.e. simultaneously) in a secure manner.

Xper3 is available on [www.xper3.com](http://www.xper3.com).



## FIRST DATA ON MOLECULAR PHYLOGENY OF THE GENUS *PROTOPARMELIOPSIS* M. CHOISY (LECANORACEAE, ASCOMYCOTA)

SERGIJ Y. KONDRATYUK<sup>1</sup>, JUNG KIM<sup>2</sup>, ANNA S. KONDRATIUK<sup>3</sup>, MIN-HYE JEONG<sup>2</sup>,  
SEOL-HWA JANG<sup>2</sup>, MYKOLA V. PIROGOV<sup>4</sup>, JAE-SEOUN HUR<sup>2</sup>

**Abstract.** Results on molecular phylogeny of lichen-forming fungi of the genus *Protoparmeliopsis* based on nrDNA ITS1/ITS2 and 28S LSU and mtDNA 12S SSU as well as on combined data set are provided. The position of this genus in the phylogenetic tree of the family Lecanoraceae is discussed. The genus *Protoparmeliopsis* found to be polyphyletic similarly to the genera *Rhizoplaca*, *Lecanora* and *Protoparmelia*.

**Key words:** *Protoparmeliopsis*, *Lecanora*, *Rhizoplaca*, nuclear, mitochondrial DNA, sequences

<sup>1</sup> M.H. Kholodny Institute of Botany, Tereshchenkivska str. 2, 01601 Kiev, Ukraine; [ksya\\_net@ukr.net](mailto:ksya_net@ukr.net)

<sup>2</sup> Korean Lichen Research Institute, Sunchon National University, 540-742 Sunchon, Korea

<sup>3</sup> 'Institute of Biology' Scientific Educational Centre, Taras Shevchenko National University of Kyiv, Volodymyrska str. 64/13, 01601 Kyiv, Ukraine

<sup>4</sup> Ivan Franko National University of Lviv, Hrushevsky str. 4, 79005 Lviv, Ukraine

### Introduction

The first molecular data of the genus *Protoparmeliopsis* M. Choisy were provided by ARUP & GRUBE (2000). Four species (*P. muralis* (Schreb.) M. Choisy, *P. acharianum* (A.L. Sm.) Moberg & R. Sant., *P. laatokkaensis* (Räsänen) Moberg & R. Sant., and *P. macrocyclos* (H. Magn.) Moberg & R. Sant.) have been included in the genus since then (SANTESSON 2004). Further members of this genus were recently proposed (KONDRATYUK 2010; KONDRATYUK *et al.* 2012). Five species, i.e. *P. esfahanensis* S.Y. Kondr. & B. Zarei-Darki and *P. zareii* S.Y. Kondr. (both from Iran), *P. chejuensis* S.Y. Kondr. et J.-S. Hur (from South Korea); *P. pseudogyrophoricum* S.Y. Kondr., S.-O. Oh et J.-S. Hur (from China); and *P. taranii* S.Y. Kondr. et Tchaban. (from Russia) were recently described too (KONDRATYUK *et al.* 2012, 2013c).

The genus *Protoparmeliopsis* is not accepted in current taxonomy of the family Lecanoraceae (LUMBSCH & HUHDORF 2007, 2010) due to lack of molecular data. Sequences from only three species *P. acharianum*, *P. macrocyclos* and *P. muralis*, were hitherto available in the

GenBank. Several species recently described in *Protoparmeliopsis*, or combined in the genus, based on results from morphology (KONDRATYUK 2010, KONDRATYUK *et al.* 2012, 2013 c), were here included in a molecular analysis.

### Material and methods

Specimens (Tab. 1) were examined using standard microscopic techniques, i.e. hand-sectioned under Nikon SMZ645 dissecting microscope, sections were observed under Nikon E200 and Olympus BX51 microscope. Photos were done with Olympus DP-Soft photo program.

The methods used for extraction, amplification and phylogenetic analyses are described in previous papers (KONDRATYUK *et al.* 2013 a, b, d, 2014 a, b).

### Results

Within this study the position of *P. muralis* and the new Asian species *P. zareii*, data on which were for the first time submitted into GenBank, as well as two species *P. acharianum*

**Table 1.** Specimens included into phylogenetic analysis with GenBank numbers.

	Taxon name	ITS1/ITS2 nrDNA	28S LSU nrDNA	12S SSU mt DNA
1.	<i>Lecanora allophana</i>	AF070031	AY853376	AY567710
2.	<i>Lecanora allophana</i>	AF159939		
3.	<i>Lecanora allophana</i>	AF070014		
4.	<i>Lecanora achroa</i>	JN943714	JN939502	JQ782663
5.	<i>Lecanora achroa</i>	JN943715	JN939504	
6.	<i>Lecanora achroa</i>	JN943719	JN939527	
7.	<i>Lecanora caesiorubella</i>	JN943722	JN939506	JQ782667
8.	<i>Lecanora caesiorubella</i>	JN943727	JN939508	JQ782666
9.	<i>Lecanora caesiorubella</i>	JN943728	JN939509	
10.	<i>Lecanora campestris</i>	AF159930	DQ787361	DQ787362
11.	<i>Lecanora carpinea</i>	AY541249	DQ787363	DQ787364
12.	<i>Lecanora carpinea</i>	AY541247		
13.	<i>Lecanora carpinea</i>	AY541248		
14.	<i>Lecanora contractula</i>	AF070032		
15.	<i>Lecanora contractula</i>	HQ650604	DQ986746	DQ986898
16.	<i>Lecanora farinacea</i>	AY541261		
17.	<i>Lecanora farinacea</i>	AY541262		
18.	<i>Lecanora farinacea</i>	JN943726	JN939511	JQ782672
19.	<i>Lecanora farinacea</i>	JN943725	JN939513	JQ782671
20.	<i>Lecanora farinacea</i>	JQ782710		JQ782670
21.	<i>Lecanora flavopallida</i>	JN943723	JN939514	JQ782674
22.	<i>Lecanora flavopallida</i>	JN943724	JN939516	
23.	<i>Lecanora intricata</i>	AY398703	DQ787345	DQ787346
24.	<i>Lecanora intricata</i>	AF070022		
25.	<i>Lecanora perpruinosa</i>	AF070025	DQ787343	DQ787344
26.	<i>Lecanora aff. perpruinosa</i>	SK777	SK777	SK777
27.	<i>Lecanora polytropa</i>	DQ534470	DQ787347	DQ787348
28.	<i>Lecanora polytropa</i>	HQ650643	DQ986792	DQ986807
29.	<i>Lecanora polytropa</i>	JN873881		
30.	<i>Lecanora polytropa</i>	AF070017		
31.	<i>Lecanora sulphurea</i>	AF070030	DQ787355	DQ787356
32.	<i>Lecanora sulphurea</i>			EF105419
33.	<i>Lecanora tropica</i>	JN943718	JN939518	JQ782699
34.	<i>Lecanora tropica</i>	JN943720	JN939533	
35.	<i>Lecanora tropica</i>	JN943721	JN939537	
36.	<i>Oxneria alfredii</i>	EU681345		EU680933
37.	<i>Oxneria huculica</i>	EU681346	KC179279	EU680931
38.	<i>Oxneria ulophyllodes</i>	EU681341	KC179284	EU680929
39.	<i>Protoparmelia badia</i>	JN009728	DQ431917	AF351179
40.	<i>Protoparmelia badia</i>	EU075540	DQ431916	EF105420



Table 1. Continued.

	Taxon name	ITS1/ITS2 nrDNA	28S LSU nrDNA	12S SSU mt DNA
41.	<i>Protoparmelia badia</i>	EU075539	EF105425	EU075526
42.	<i>Protoparmelia badia</i>	KF562191	KF562183	DQ899311
43.	<i>Protoparmelia badia</i>	AF070023	DQ787365	
44.	<i>Protoparmelia montagnei</i>	SK A7	SK A7	SK A7
45.	<i>Protoparmelia montagnei</i>	AF101277		AF101276
46.	<i>Protoparmelia montagnei</i>	AF101275		
47.	<i>Protoparmelia picea</i>	KF562194	KF562186	DQ899312
48.	<i>Protoparmeliopsis acharianum</i>	AF070019	DQ973027	DQ977926
49.	<i>Protoparmeliopsis acharianum</i>	SK A4	SK A4	SK A4
50.	<i>Protoparmeliopsis acharianum</i>	SK A8	SK A8	SK A8
51.	<i>Protoparmeliopsis acharianum</i>		DQ787341	DG787342
52.	<i>Protoparmeliopsis chejuensis</i>	SK A6	SK A6	SK A6
53.	<i>Protoparmeliopsis aff. chejuensis</i>	SK A24	SK A24	SK A24
54.	<i>Protoparmeliopsis garovaglii</i>	SK A3	SK A3	SK A3
55.	<i>Protoparmeliopsis garovaglii</i>	AF189718		AF189718
56.	<i>Protoparmeliopsis muralis</i>	AF070015		AH013686
57.	<i>Protoparmeliopsis muralis</i>	AF159922	DQ787339	DQ787340
58.	<i>Protoparmeliopsis muralis</i>	EU266090		AY464085
59.	<i>Protoparmeliopsis muralis</i>	FJ372568		
60.	<i>Protoparmeliopsis muralis</i>	FJ497040		
61.	<i>Protoparmeliopsis muralis</i>	HM209239		AY464076
62.	<i>Protoparmeliopsis muralis</i>	HQ650653	HQ660533	HQ660556
63.	<i>Protoparmeliopsis muralis</i>	JN943617		
64.	<i>Protoparmeliopsis pseudogyrophoricum</i>	SK A1	SK A1	SK A1
65.	<i>Protoparmeliopsis pseudogyrophoricum</i>	SK A11	SK A11	SK A11
66.	<i>Protoparmeliopsis zarei</i>	SK A2	SK A2	SK A2
67.	<i>Protoparmeliopsis zarei</i>	SK 480	SK 480	SK 480
68.	<i>Protoparmeliopsis zarei</i>	SK 481	SK 481	SK 481
69.	<i>Protoparmeliopsis zarei</i>	SK 765	SK 765	SK 765
70.	<i>Rhizoplaca chrysoleuca</i>	HMS77253	HMS77031	DQ787354
71.	<i>Rhizoplaca chrysoleuca</i>	HMS77252	HMS77030	
72.	<i>Rhizoplaca chrysoleuca</i>	HMS77251	HMS77029	
73.	<i>Rhizoplaca chrysoleuca</i>	AY509799	DQ787353	
74.	<i>Rhizoplaca melanophthalma</i>	JX948289	JX948188	DQ787352
75.	<i>Rhizoplaca melanophthalma</i>	JX948294	JX948187	
76.	<i>Rhizoplaca melanophthalma</i>	JX948293	JX948185	
77.	<i>Rhizoplaca melanophthalma</i>	JN873909	DQ787351	
78.	<i>Rhizoplaca melanophthalma</i>	HMS77381		
79.	<i>Rhizoplaca peltata</i>	AF159925		
80.	<i>Rhizoplaca peltata</i>	AY530887		

**Table 1.** Continued.

	Taxon name	ITS1/ITS2 nrDNA	28S LSU nrDNA	12S SSU mt DNA
81.	<i>Rhizoplaca peltata</i>	AY509803		
82.	<i>Rhizoplaca peltata</i>	AY509802		
83.	<i>Rhizoplaca peltata</i>	DQ321749		
84.	<i>Rhizoplaca subdiscrepans</i>	AY509789		

and *P. garovaglii* were confirmed belonging to the genus *Prototarmeliopsis* by results from the phylogenetic analysis based on nr DNA ITS1/ITS2 and LSU, mtDNA 12S SSU sequences as well as combined data set (Fig. 1). At the same time another Asian species, i.e. *P. chejuensis* and *P. pseudogyrophoricum* were found to be separate and distant from the genus *Prototarmeliopsis* based on results from a phylogenetic analysis.

Thus, according to our opinion, the genus *Prototarmeliopsis* is confirmed as a separate genus within the Lecanoraceae. At the same time it is for the first time shown that the genus *Prototarmeliopsis* is the same polyphyletic as the genera *Rhizoplaca*, *Lecanora* and *Prototarmelia*.

### Conclusion

The further molecular data on various *Prototarmeliopsis* species groups will reveal their status within the Lecanoraceae.

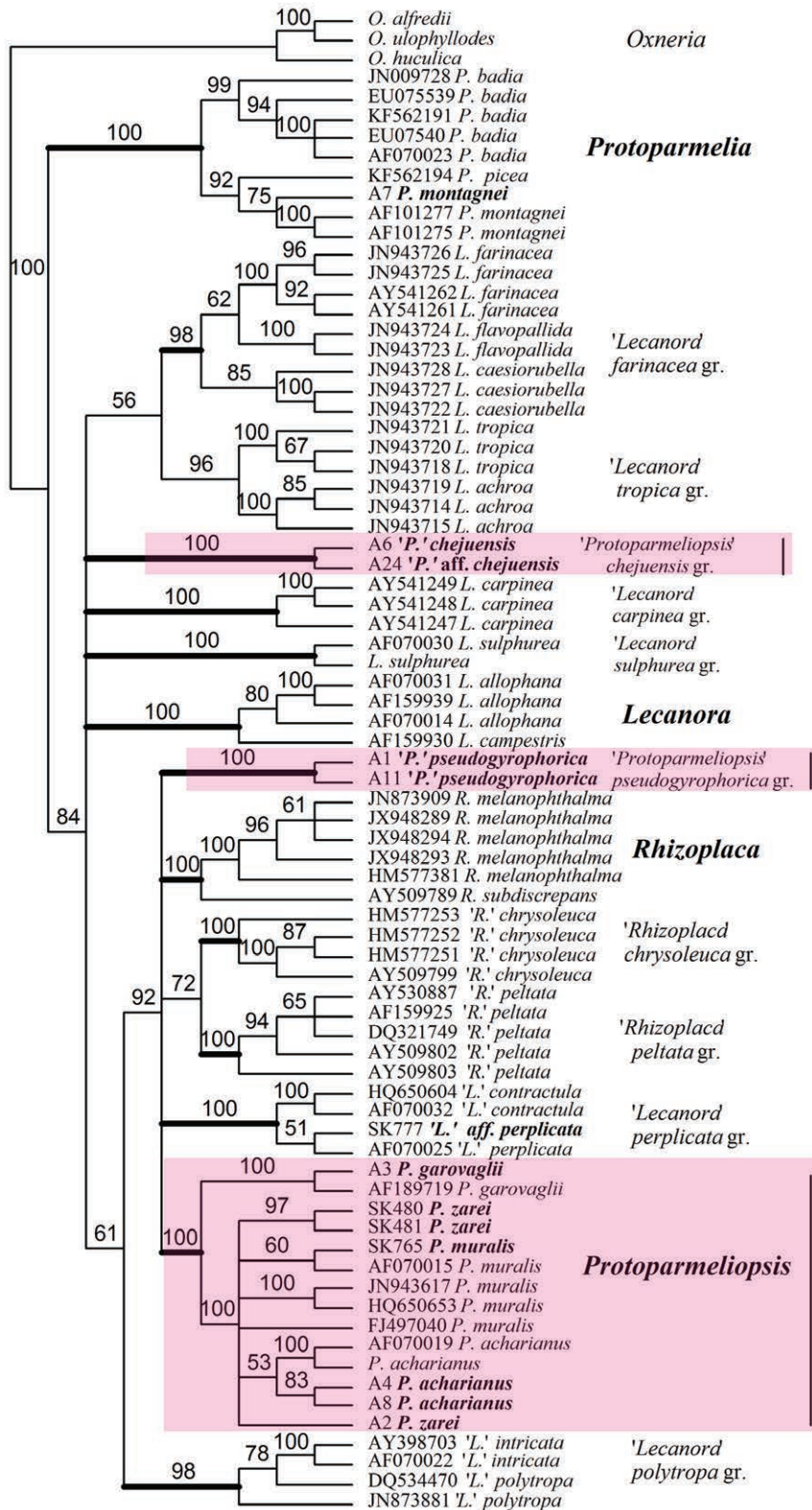
### Acknowledgements

We would like to express our deep thanks to Dr. A. Thell (Lund, Sweden) for kind help with some literature and herbarium specimens as well as for correction of English. This work was supported in parts by The State Agency on Science, Innovations and Information of Ukraine (M317-2011-409, M111-2012-409 and M40-2013-409), the Korean Forest Service Program (KNA 2013) through the Korea National Arboretum, and the Korean National Research Resource Center Program (NRF, 2012M3A9B8021726).

### References

- ARUP U., GRUBE M. 2000. Is *Rhizoplaca* (Lecanorales, Lichenized Ascomycota) a monophyletic genus? *Can. J. Bot.* **78**: 318–327.
- KONDRATYUK S.Y. 2010. *Prototarmeliopsis* M. Choisy. In: KONDRATYUK S.Y., ROMS O.G. (eds), Oxner A.M. Flora of the lichens of Ukraine. Vol. **2**, Issue **3**: 130–149. Naukova dumka, Kyiv.
- KONDRATYUK S.Y., ZAREI-DARKI B., KHAJEDDIN S.J. 2012. New species and combinations in the genus *Prototarmeliopsis* (Lecanoraceae, Lichenized Ascomycota). *Ukr. Botan. Zhurn.* **96** (6): 869–879.
- KONDRATYUK S.Y., FEDORENKO N.M., JEONG M.-H., STENROOS S., KÄRNEFELT I., ELIX J., THELL A., HUR J.-S. 2013a. Phylogenetic analysis of lichen-forming fungi of the family Teloschistaceae (Ascomycota) after nuclear and mitochondrial DNA sequences. In: KONDRATYUK S.Y. (ed.), Molecular phylogeny and modern taxonomy of terrestrial spore plants: 7–57. Naukova dumka, Kyiv.
- KONDRATYUK S.Y., FEDORENKO N.M., JEONG M.-H., YU N.-N., STENROOS S., KÄRNEFELT I., ELIX J.A., THELL A., KIM J., KONDRATYUK A.S., HUR J.-S. 2013b. Phylogenetic analysis of lichen-forming fungi of the family Teloschistaceae (Ascomycota) after nuclear and mitochondrial DNA. *Problems of Experimental Botany. IX Kuprevich Lectures*: 3–64. Tekhnologia, Minsk.
- KONDRATYUK S., LÖKÖS L., TSCHABANENKO S., HAJI MONIRI M., FARKAS E., WANG X. Y., OH S.-O., HUR J.-S. 2013c. New and noteworthy lichen-forming and lichenicolous fungi. *Acta Bot. Hung.* **55** (3-4): 275–347.
- KONDRATYUK S., JEONG M.-H., YU N.-H., KÄRNEFELT I., THELL A., ELIX J. A., KIM J., KONDRATYUK A.S., HUR J.-S. 2013d. Four new genera of Teloschistoid lichens (Teloschistaceae, Ascomycota) based on molecular phylogeny. *Acta Bot. Hung.* **55** (3-4): 251–274.

**Fig. 1.** The phylogenetic tree of the representatives of the family Lecanoraceae including genera *Prototarmeliopsis*, *Lecanora*, *Rhizoplaca* and *Prototarmelia* based on combined molecular data set.



- KONDRATYUK S., JEONG M.-H., YU N.-H., KÄRNEFELT I., THELL A., ELIX J.A., KIM J., KONDRATYUK A.S., HUR J.-S. 2014a.** A revised taxonomy for the subfamily Caloplacoideae (Teloschistaceae, Ascomycota) based on molecular phylogeny. *Acta Bot. Hung.* **56 (1-2)**: 93–124.
- KONDRATYUK S., KÄRNEFELT I., THELL A., ELIX J.A., KIM J., JEONG M.-H., YU N.-H., KONDRATYUK A.S., HUR J.-S. 2014b.** A revised taxonomy for the subfamily Xanthorioideae (Teloschistaceae, Ascomycota) based on molecular phylogeny. *Acta Bot. Hung.* **56 (1-2)**: 141–178.
- LUMBSCH H.T., HUHDORF S. 2007.** Outline of Ascomycota. *Myconet* **13**: 1–58.
- LUMBSCH H.T., HUHDORF S.H. 2010.** Myconet. Volume 14. Part One. Outline of Ascomycota—2009. *Fieldiana Life Earth Sci.* **1**: 1–42.
- SANTESSON R. 2004.** The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. SBT-förlaget, Lund.





## CHLOROTIC MOTTLE OF SCOTCH PINE NEEDLES (*PINUS SYLVESTRIS* L.) AS EXPRESS ASSESSMENT PARAMETER OF ATMOSPHERIC AIR STATE

ЕКАТЕРИНА СТОМАХИНА

**Abstract.** The capability of using percentage of needles with chlorotic mottle was assessed. Limitations of the method were noted.

**Key words:** *Pinus sylvestris*, scotch pine, chlorotic mottle, needles, bioindication, air pollution

Peoples' Friendship University of Russia, Podolskoe Shosse 8, build. 5, 115093 Moscow, Russia; katerina192@gmail.com

### Introduction

Atmospheric air is one of the most dynamic habitats (ROMERALO *et al.* 2012). To assess its pollution rate analytical and biological methods of monitoring are used which have its own advantages and disadvantages. At present phytoindication is one of the most popular methods (MELECE 2011).

Under the influence of pollutants gradual changes in a plant body occur which decrease its adaptation to the environmental factors (STOLTE 1996) and eventually lead to its death.

As far as conifers allow for year-round surveillance, have high gas-sensitivity and are widespread on the territory of Russia they are often used in bioindication (MELECE 2011).

It is essential for every analysis to detect increased anthropogenic load on a particular ecosystem at the initial stage, when the changes are still reversible. In case of atmospheric air pollution photosynthetic apparatus in plants is most exposed (SMITH *et al.* 2008). Therefore morphological and anatomical changes in leaves are actively used as indicators of the level of atmospheric air pollution (NILSSON *et al.* 2012). The aim of this work is estimation of capability of using of needles with chlorotic mottle for an analysis of atmospheric air pollution.

### Material and methods

The research objects were needles of Scotch pine (*Pinus sylvestris* L.). The data were collected in 2010-2013 in March, May, August and November on different annual whorls (2008, 2009, 2010, 2011 and 2012).

For gathering experimental data on the territory of Moscow and Moscow area four spots located in districts with different levels of atmospheric pollution were chosen. Selecting habitats the similarity of all major ecological factors were taken into account (except for the anthropogenic load, on which the comparison was based).

The first spot located in Serebryanoborskoe Lesnichestvo (SL) in the most environmentally clean district of the city (Northwestern Administrative Area). Exposure level from heat stations is minimal (0.8-1.0 MPC) (ИЛЬИНА 2000). Air pollution potential (APP) is 2 (КАРТА... 2005).

The second spot was in Filevsky Lesopark (FL) located in a relatively safe district of the city (Western Administrative Area). Exposure level from heat stations is higher than in SL: 1-1.5 MPC (ИЛЬИНА 2000). APP=2.4-2.6 (КАРТА... 2005).

The third spot was in Kuzminky Lesopark (KL) located in one of the most polluted districts of the megalopolis (Southeastern Administrative Area). The main contributors to the total emissions to the atmosphere

**Table 1.** Percentage of needles with chlorotic mottle in different habitats on all annual whorls.

Observation periods		Annual whorls															
		2009				2010				2011				2012			
		SL	FL	KL	IL	SL	FL	KL	IL	SL	FL	KL	IL	SL	FL	KL	IL
2011	Nov	100	100	100	89	98	84	97	22	14	3	33	3				
	Mar	100	100	100	83	95	96	88	51	12	23	11	5				
2012	May	88	100	100		100	97	99	30	29	29	55	4				
	Aug	100	100	100		100	100	100	100	77	93	96	13				
	Nov					100	100		98	100	100	100	15	44	39	57	1
2013	Mar					100	100		100	100	100	100	61	41	26	53	5

in the district are plants from fuel-energy complex (in addition to road transport). Exposure level from heat stations here is one of the highest on the territory of Moscow (2.0-2.5 MPC) (ИЛЬИНА 2000). APP=2.8-3.0 (КАРТА... 2005).

The fourth spot was the reference one. It is located in Istrinskoe Lesnoe Hosiastvo (IL) in 38 km from Moscow.

For every habitat five 10-15-year-old young pines were selected at random. For every tree we chose three branches (from the southern side at a height of 1.5 m (PFANZL *et al.* 1994)), on which the state of 20 needles from every annual whorl was evaluated, with the total amount of 300 needles from each annual whorl in each habitat. Chlorotic mottle was taken into account when there was only one spot more than 1mm in diameter or several spots.

For data analysis the Microsoft Office Excel "Packet Analys" was applied. We conducted analysis of variance based on Fisher's test (the final conclusion was made by *t*-test), single- and two-factor analyses as well as a regression analyses. The significance level was 95%.

## Results and discussion

General observation shows that the percentage of needles with chlorotic mottle gradually increased since its inception, and by

the end of the second life year almost all needles are damaged (Tab. 1). Statistical manipulation of the data showed that there is a significant difference between the reference spot and the spots in the city (if the last year, the year before last and sometimes current year needles are observed).

If we compare all the habitats using data from regression analysis we can see that the damage speed is higher in habitats where anthropogenic load is significant (Fig. 1).

Meanwhile according to this parameter the reference spot is significantly different from the habitats in the city. It should be noted that the higher the damage speed is at the beginning of the year and the lower at the year-end, the greater the anthropogenic load on the habitat is.

According to single-factor analysis significant differences were found for last year whorls, measured in May, August and November. The factor influence force was 45%, 41% and 60% respectively.

Two-factor analysis showed the reliable relationship between percentage of damaged needles and the year of investigations (and also location). Moreover, significant interaction effect between "location" and "investigation year" was discovered when analyzing last year whorls in November and March. However in this case the factor influence force is lower than in analyses of relationship between percentage of damaged needles and the year of investigations or location.

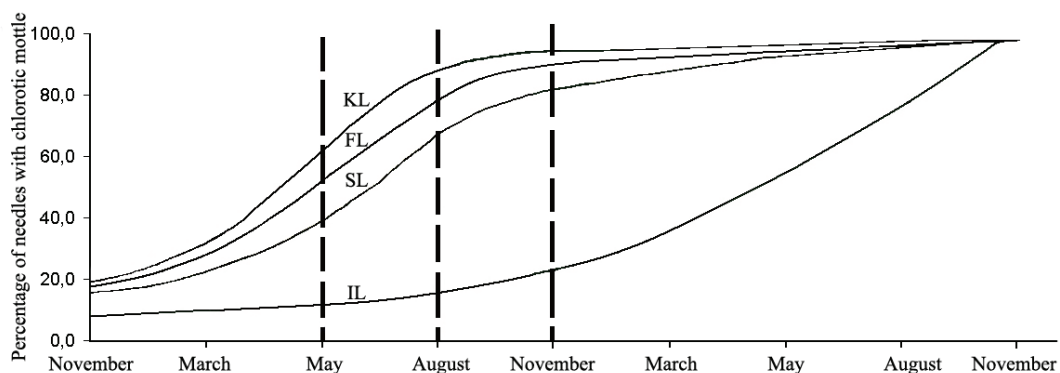


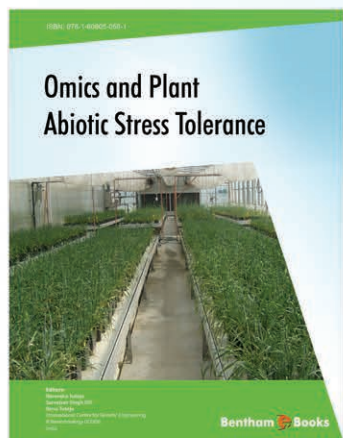
Fig. 1. Percentage of needles with chlorotic mottle in different habitats.

### Conclusions

1. A reliable relationship between the air pollution rate and percentage of needles with chlorotic mottle was established.
2. Percentage of needles with chlorotic mottle is suitable for ranging habitats in May, August and November on the last year whorls.

### References

- ИЛЬИНА И.Н. 2000.** Экологический атлас Москвы. АБФ/АВФ, Москва.
- КАРТА МОСКВЫ С РАСПРЕДЕЛЕНИЕМ ПОТЕНЦИАЛА ЗАГРЯЗНЕНИЯ. 2005.** ГПБУ «Мосэкомониторинг». [http://www.mosecom.ru/air/air-today/press/pot\\_zagr.php](http://www.mosecom.ru/air/air-today/press/pot_zagr.php)
- MELECE I., KARPA A., LAIVIŅŠ M., MELECIS V. 2011.** Environmental quality assessment of the drainage basin of Lake Engure using Scots pine as a bioindicator. *Proceedings of the Latvian Academy of Sciences. Section B. Natural, Exact, and Applied Sciences* **65**: 178–185.
- NILSSON U., ELFVING B., KARLSSON K. 2012.** Productivity of Norway spruce compared to Scots pine in the interior of northern Sweden. *Silva Fennica* **46**: 197–209.
- PFANZL H., VOLLRATH B., LOMSKY B. et al. 1994.** Life expectancy of spruce needles under extremely high air pollution stress: performance of trees in the Ore Mountains. *Trees* **8**: 213–222.
- ROMERALO C., DIEZ J., SANTIAGO N. 2012.** Presence of fungi in Scots pine needles found to correlate with air quality as measured by bioindicators in northern Spain. *Forest Pathol.* **42**: 443–453.
- SMITH G., COULSTON J., O'CONNELL B. 2008.** Ozone bioindicators and forest health: A guide to the evaluation, analysis, and interpretation of the ozone injury data in the forest inventory and analysis program. USDA General Technical Report **NRS-34**. U.S. Forest Service, Newtown Square PA, USA.
- STOLTE K. 1996.** Symptomology of ozone injury to pine foliage. In: MILLER P.R., STOLTE K.W., DURISCOE D.M., PRONOS J., Evaluating ozone air pollution effects on pines in the Western United States. USDA General Technical Report **PSW-GTR-155**: 11–18. Albany, California, USA.

**Editors:**

Narendra Tuteja  
India

Sarvajeet Singh Gill  
India

Renu Tuteja  
India

eISBN: 978-1-60805-058-1



## Omics and Plant Abiotic Stress Tolerance

[www.benthamscience.com/ebooks/9781608050581](http://www.benthamscience.com/ebooks/9781608050581)

### About the ebook

Multiple biotic and abiotic environmental factors may constitute stresses that affect plant growth and yield in crop species. Advances in plant physiology, genetics, and molecular biology have greatly improved our understanding of plant responses to stresses. This book details on technologies that have emerged during the past decade and have been useful in studying the multigenicity of the plant abiotic stress response.

#### Contents

- ▶ "Omics": Will Regulation and Activism Stifle Its Potential?
- ▶ Omics Approaches for Abiotic Stress Tolerance in Plants
- ▶ Plant Responses to Abiotic Stresses: Shedding Light on Salt, Drought, Cold and Heavy Metal Stress
- ▶ Genomic Overview of Ion Transporters in Plant Salt Tolerance
- ▶ Transcriptomics Identifies Cold Stress Determinants in Arabidopsis
- ▶ Transcriptome Analysis of Polyamine Overproducers Reveals Activation of Plant Stress Responses and Related Signalling Pathways T
- ▶ Abiotic stress in plants: From Genomics to Metabolomics

For Sales Advertising Inquiries: Contact: [marketing@benthamscience.org](mailto:marketing@benthamscience.org)

**Bentham  Books**

Visit: [www.benthamscience.com/ebooks](http://www.benthamscience.com/ebooks)  
or email: [ebooks@benthamscience.org](mailto:ebooks@benthamscience.org) for more information





**IMPACT OF LIGHT SPECTRAL COMPOSITION ON THE LENGTH AND WEIGHT OF THE GAMETOPHYTE OF *POLYTRICHASTRUM FORMOSUM* (HEDW.) G.L. SMITH, *PLAGIOMNIUM CUSPIDATUM* (HEDW.) T.J. KOP. AND *PLEUROZIUM SCHREBERI* (BRID.) MITT.**

KATARZYNA MOŹDŹEŃ<sup>1\*</sup>, DIANA SAJA<sup>1\*\*</sup>, MAGDALENA RYŚ<sup>2</sup>, ANDRZEJ SKOCZOWSKI<sup>1\*\*\*</sup>

**Abstract.** The aim of the present study was to examine the influence of light spectral composition on the length and weight of mosses gametophytes: *Polytrichastrum formosum* (Hedw.) G.L. Smith, *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T.J. Kop. and *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. Plants were grown 31 days in the chambers equipped with LEDs matrices of the same intensity of light ( $200 \mu\text{mol m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ ), but different spectral composition: white (WL), white-blue (WBL) and red-green-blue (RGLB). It was found that the WBL as compared to RGLB inhibited the growth of the whole gametophytes of *P. cuspidatum* and *P. formosum*. WBL inhibited also rhizoids length of *P. cuspidatum*, in comparison to plants growing on WL and RGLB as well as growth of leaves stalks *P. schreberi* and *P. cuspidatum* as compared to WL. For RGLB fresh weight of plants *P. cuspidatum* was significantly higher than the WBL, while in *P. schreberi* higher than that for WBL and WL. Impact of light quality on the dry matter production was observed only in *P. schreberi*. Effect of spectral composition of light on the length and weight of the gametophyte depends on the species of moss.

**Key words:** *Polytrichastrum formosum*, *Plagiomnium cuspidatum*, *Pleurozium schreberi*, spectral composition of light, mosses, gametophytes, growth

<sup>1</sup> Department of Plant Physiology, Institute of Biology, Pedagogical University, Podchorążych str. 2, Cracow 30-084, Poland; \*kasiamozdzen@interia.pl; \*\*dianasaja@gmail.com; \*\*\*skoczows@up.krakow.pl

<sup>2</sup> Institute of Plant Physiology, Polish Academy of Sciences, Niezapominajek str. 21, Cracow 30-239, Poland; mtroc@ifr-pan.krakow.pl

## Introduction

Plants constantly have to adaptable to changing conditions of the environment, including to conditions of the lighting (GUMIŃSKI 1990; LAMPARTER *et al.* 1998; KERN & SACK 1999; SUETSUGU & WADA 2003; HUTTUNEN *et al.* 2005; CERFF & POSTEN 2012). These organisms receive the light signals through specialized photoreceptors (BRIGGS & CHRISTIE 2002; HETMANN & KOWALCZYK 2011; LI *et al.* 2012; MATIOC-PRUCUP & CACHIŢĂ-COSMA 2012), such as phytochromes, cryptochromes and fototropines. With their help, the plants have got the informations about the quantitative and qualitative changes in the composition of the spectral lights and about the time of the light exposure.

Among cryptogamous plants like as mosses, the signals of light are perceived by specialized receptors similar to the signals known in plants vascular. On the molecular level in the genomes of *Funaria* Hedw. and *Physcomitrella* Bruch & Schimp. were detected CRY genes, alike under construction to the genes described in *Adiantum cappillus-veneris* L. and *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., which regulate the operation of cryptochrome (SUETSUGU & WADA 2003). Besides, the construction of structure and expression of genes encoding phytochrome are better known in the mosses (PASENTSIS *et al.* 1998; ZEIDLER *et al.* 1998).

For many species of mosses living in the lowest layers of the forest, the direct sun rays get to them in a small degree. And some moss species have thin lipid layer that protects them from the damaging effects of light. Others



**Fig. 1.** Gametophytes of the mosses: **A** – *Plagiomnium cuspidatum*; **B** – *Polytrichastrum formosum*; **C** – *Pleurozium schreberi*.

mosses in response to light stress produce secondary metabolites in the form of flavonoids, with a composition similar to the compounds collected in plants vascular (HUTUNEN *et al.* 2005).

The aim of the present study was to examine the influence of light spectral composition on the length and weight of gametophytes of such mosses as: *Plagiomnium cuspidatum* (Hedw.) T.J. Kop. (Fig. 1 A), *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. (Fig. 1 C) and *Polytrichastrum formosum* (Hedw.) G. L. Sm. (Fig. 1 B).

### Material and methods

In the experiment, three species of moss were selected from the forest near Cracow (Southern Poland). The moss *P. cuspidatum* occurs naturally in shady habitats, in forests, on rocks and dead wood, *P. schreberi* and *P. formosum* live in coniferous and mixed forests. These species are capable of conducting the process of photosynthesis only in above-ground,

haploid gametophyte, built with the stalk with leaves (SZAFRAN 1963; SZWEYKOWSKA & SZWEYKOWSKI 2002).

The species of mosses were placed in plastic containers and then transferred to the chambers, with the different colors of light. LED matrices were the source of lights: white (WL-White Light), blue (WBL-White Blue Light), red (RGL-Red Green Blue Light) with high-intensity red light. The light intensity in chambers was  $200 \text{ micromol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  (Fig. 2).

Mosses were grown in chambers by 31 days in temperature  $18 / 14^\circ\text{C}$  (day / night) at a photoperiod of  $12 / 12 \text{ h}$  (light / dark), and 80-90 % relative humidity (day / night). The biometric analyses were performed for each species on the 30 repetitions, between individuals the similar most to each other in terms of morphology.

The results represent the average of 30 replicates, with a standard deviation ( $\pm \text{SD}$ ). The significance of differences between means were tested by – ANOVA (univariate analysis,

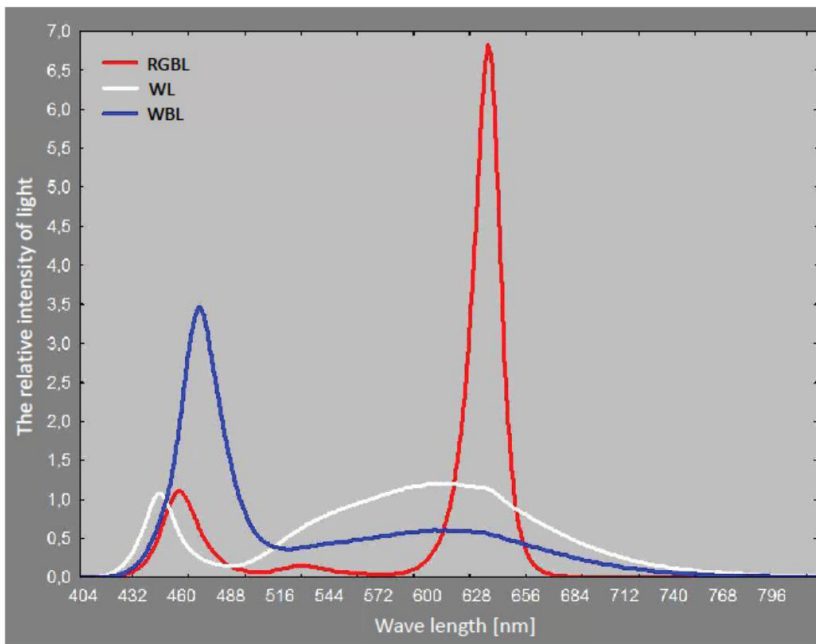


Fig. 2. The spectral composition of light colors of LED matrices.

simple). Comparisons of the significance of differences in mean values between objects made using Tukey's test for homogeneous groups, the confidence level of  $p \leq 0.05$ . Statistical analysis was performed using Statistica 9.0 for Windows.

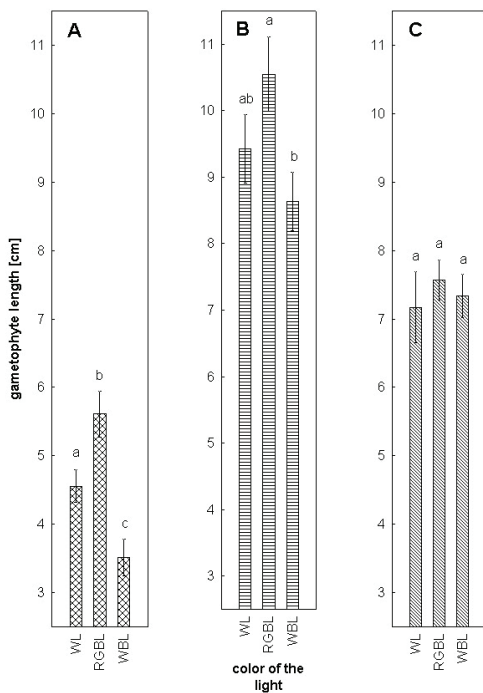
### Results and discussion

The processes of metabolic in plants depend largely on the type and intensity of light. In darkness and in low intensity of light plants grow vigorously, but in the full light their growth is inhibited (PILARSKI 2005). The spectral composition of light reaching the Earth's surface varies depending on time of day, year, geographical location, altitude and the exposure position (WANG *et al.* 2009; SKOCZOWSKI *et al.* 2010).

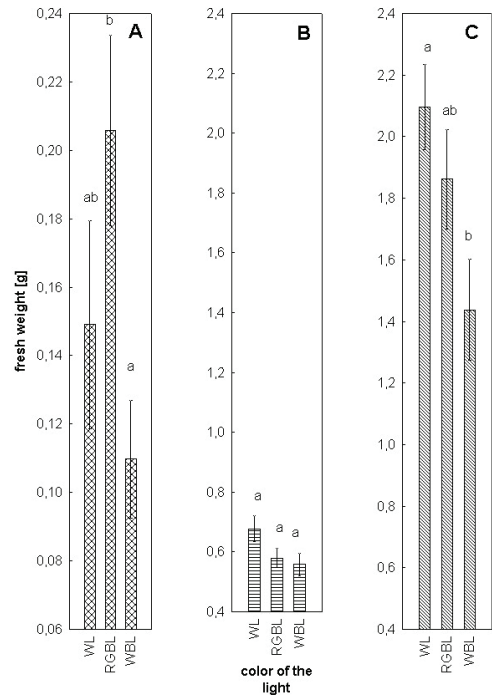
The analyses have shown that the spectral composition of light affects the total length gametophyte in some the species of mosses. In the case of mosses *P. cuspidatum* the longest gametophyte had plants growing under RGBL, and the shortest in light WBL (Fig. 3 A). In *P. formosum* was observed statistically significant differences in the average length

of the gametophyte only between the plants growing in the light RGBL and WBL. As in the case of *P. cuspidatum*, the light WBL inhibited the growth of the aerial parts gametophytes *P. formosum* (Fig. 3 B). In *P. schreberi* wasn't observed the effect of spectral composition of light on average length of gametophytes (Fig. 3 C). In light WBL the inhibition of growth rhizoids and stalks with leaves in *P. cuspidatum* was observed. In this case, the length of the gametophytes was significantly lower than in mosses growing in other light conditions. The spectral composition of light also caused significant differences in the average length of stalks with leaves in *P. schreberi*, whose growth was strongly inhibited by light RGBL (Tab. 1.).

The spectral composition of light also had an impact on the mean values of fresh and dry weight of gametophytes some species of moss. Significantly higher values fresh weight was observed for the gametophyte *P. cuspidatum* in light RGBL, in comparison to the plants growing in light WBL (Fig. 4 A). Similar differences were observed between plants *P. schreberi* in the light WL, compared to plants in WBL conditions (Fig. 4 C). Significant difference in



**Fig. 3.** Impact of spectral composition of light on the gametophyte (cm) in *Plagiomnium cuspidatum* (A), *Polytrichastrum formosum* (B) and *Pleurozium schreberi* (C). The mean values of 30 replicates ± SD. Values with different letters are substantially different at p ≤ 0.05 by Tukey’s procedure for homogeneous groups – Tukey test (HSD).



**Fig. 4.** Impact of spectral composition of light on the fresh weight (g) in *Plagiomnium cuspidatum* (A), *Polytrichastrum formosum* (B) and *Pleurozium schreberi* (C). The mean values of 30 replicates ± SD. Values with different letters are substantially different at p ≤ 0.05 by Tukey’s procedure for homogeneous groups – Tukey test (HSD).

dry weight content was observed only between gametophytes *P. schreberi*, had grown in the light of WL and WBL (Fig. 5C).

**Conclusions**

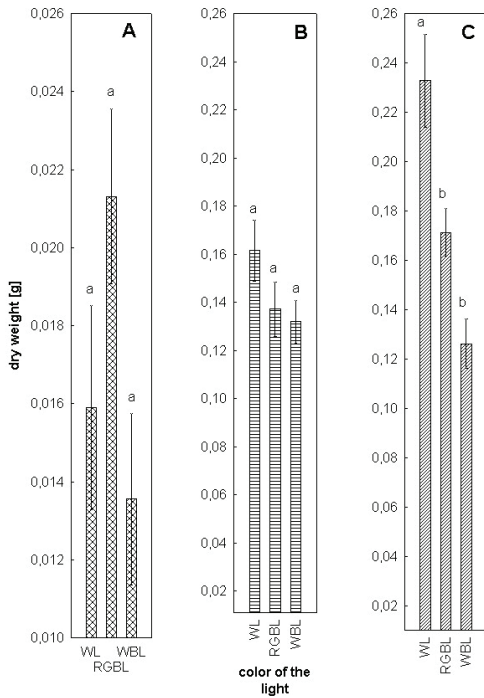
The unfavorable environmental factors which disrupt the course of metabolic and physiological processes of plants cause the reversible and irreversible changes in bodily

functions (RZEPKA 2008). In forest the light is the most variable physical factor, because the sun’s rays are reaching the forest not only with altered intensity but also about the different spectral composition of light. The light signals are one of the most important environmental stimuli regulating plant growth. In addition to the amount of light the plants measure the quality, direction and frequency of the incident light rays, and uses this information to optimize

**Table 1.** Impact of spectral composition of light on the length of rhizoids and stalks with leaves in *Plagiomnium cuspidatum* (Pc), *Polytrichastrum formosum* (Pf) and *Pleurozium schreberi* (Ps). The mean values of 30 replicates ± SD. Values with different letters are substantially different at p ≤ 0.05 by Tukey’s procedure for homogeneous groups – Tukey test (HSD).

Color of light	WL			RGBL			WBL		
	Pf	Pc	Ps	Pf	Pc	Ps	Pf	Pc	Ps
Species of mosses	Pf	Pc	Ps	Pf	Pc	Ps	Pf	Pc	Ps
Length of rhizoids (cm)	4.0 <sup>a</sup>	1.1 <sup>a</sup>	4.0 <sup>a</sup>	5.1 <sup>a</sup>	1.2 <sup>a</sup>	4.3 <sup>a</sup>	3.9 <sup>a</sup>	0.7 <sup>b</sup>	3.9 <sup>a</sup>
Length stalks with leaves (cm)	6.6 <sup>a</sup>	3.4 <sup>a</sup>	5.6 <sup>a</sup>	5.6 <sup>a</sup>	3.6 <sup>a</sup>	3.4 <sup>b</sup>	5.8 <sup>a</sup>	2.0 <sup>b</sup>	4.2 <sup>c</sup>





**Fig. 5.** Impact of spectral composition of light on the dry weight (g) in *Plagiommium cuspidatum* (A), *Polytrichastrum formosum* (B) and *Pleurozium schreberi* (C). The mean values of 30 replicates ± SD. Values with different letters are substantially different at  $p \leq 0.05$  by Tukey's procedure for homogeneous groups – Tukey test (HSD).

growth and development to the prevailing environmental conditions (FRANKLIN *et al.* 2005).

Studies conducted have confirmed a significant impact the spectral composition of light on the length and weight of the gametophytes chosen species of moss. It has been shown that the light can controlled the growth of the aerial parts gametophytes, while no effect on the growth of rizhoids. The exception is moss *P. cuspidatum*, in which the growth of these anatomical parts was inhibited under conditions of light WBL.

**References**

**BRIGGS W., CHRISTIE J.M.** 2002. Phototropins 1 and 2: versatile plant blue-light receptors. *Trends Plant Sci.* 7 (5): 204–210.

**CERFF M., POSTEN C.** 2012. Relationship between light intensity and morphology of the moss *Physcomitrella patens* in a draft tube photo bioreactor. *Biochem. Eng. J.* 60: 119–126.

**FRANKLIN K.A., LARNER V.S., WHITELAM G.C.** 2005. The signal transducing photoreceptors of plants. *Int. J. Dev. Biol.* 49 (5-6): 653–664.

**GUMIŃSKI S.** 1990. O wpływie światła niebieskiego i nadfioletowego na zjawiska morfogeniczne i niektóre metaboliczne u roślin. *Wiad. Bot.* 34 (3): 5–13. (in Polish)

**HETMANN A., KOWALCZYK S.** 2011. Potranslacyjne modyfikacje czynników transkrypcyjnych PIF/PIL jako efekt rozkodowywania przez fitochromy sygnałów świetlnych. *Postępy Biol. Komórki* 38 (1): 19–42. (in Polish)

**HUTUNEN S., LAPPALAINEN N.M., TURUNEN J.** 2005. UV-absorbing compounds in subarctic herbarium bryophytes. *Environ. Pollut.* 133: 303–314.

**KERN V.D., SACK F.D.** 1999. Red light-induced suppression of gravitropism in moss protonemata. *Adv. Space Res.* 24 (6): 713–716.

**LAMPARTER T., HUGHES J., HARTMANN E.** 1998. Blue light- and genetically-reserved gravitropic response in protonemata of the moss *Ceratodon purpureus*. *Planta* 206: 95–102.

**LI H., TANG C., XU Z., LIU X., HAN X.** 2012. Effects of different light sources on the growth of non-heading Chinese cabbage (*Brassica campestris* L.). *J. Agricult. Sci.* 4 (4): 262–273.

**MATIOC-PRECU P.M., CACHIŢĂ-COSMA D.** 2012. The germination and growth of *Brassica oleracea* L. var. *capitata* f. *rubra* plantlets under the influence of colored light of different provenance. *Stud. Univer. "Vasile Goldiş" Seria Ştiinţele Vieţii* 22 (2): 193–202.

**PASENTIS K., PAULO N., ALGARRA P., DITTRICH P., THÜMLER F.** 1998. Characterization and expression of the phytochrome gene family in the moss *Ceratodon purpureus*. *Plant J.* 13 (1): 51–61.

**PILARSKI J.** 2005. Na świetle i w mroku. *Academia* 4 (4): 33–35.

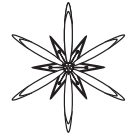
**RZEPKA A.** 2008. Ekofizjologiczne aspekty reakcji różnych gatunków mchów na abiotyczne czynniki stresowe. Praca monograficzna: 9–12. Wydawnictwo Naukowe AP, Kraków. (in Polish)

**SKOCZOWSKI A., CZYCYŁO-MYSZA I., SKWAREK A., PILARSKI J., GRZESIAK W., NOWAK T.** 2010. Impact of light spectra composition and ozone fumigation on chlorophyll content changes and optical properties of broccoli leaves. *Zesz. Probl. Postępów Nauk Rol.* 545: 357–373.

**SUETSUGU N., WADA M.** 2003. Cryptogam blue-light photoreceptors. *Curr. Opin. Plant. Biol.* 6: 91–96.

**SZAFRAN B.** 1963. Flora słodkowodna Polski, Musci – Mchy. T. 16. PWN, Warszawa. (in Polish)

- SZWEYKOWSKA A., SZWEYKOWSKI J. 2002.** Botanika (Systematyka): 198–213. PWN, Warszawa. (in Polish)
- WANG H., GU M., CUI J., SHI K., ZHOU Y., YU J. 2009.** Effects of light quality on CO<sub>2</sub> assimilation, chlorophyll-fluorescence quenching, expression of Calvin cycle genes and carbohydrate accumulation in *Cucumis sativus*. *J. Photochem. Photobiol. B: Biol.* **96**: 30–37.
- ZEIDLER M., LAMPARTER T., HUGHES J., HARTMANN E., REMBERG A., BRASLAVSKY S., SCHAFFNER K., GÄRTNER W. 1998.** Recombinant phytochrome of the moss *Ceratodon purpureus*: heterologous expression and kinetic analysis of Pr-→Pfr conversion. *Photochem. Photobiol.* **68** (6): 857–863.



## MORPHOLOGICAL, CYTOLOGICAL AND PALYNOLOGICAL FEATURES OF THREE CLOSELY RELATED *CENTAUREA* SPECIES (ASTERACEAE) FROM TURKEY

SVETLANA BANCHEVA<sup>1</sup>, ZAFER KAYA<sup>2</sup>, RIZA BINZET<sup>3</sup>

**Abstract.** This study was carried out to determine the main distinctive morphological, cytological and palynological features of three closely related *Centaurea* L. taxa (Asteraceae) growing in Turkey: *C. aytugiana* Bancheva, Kaya et Binzet, *C. stenolepis* Kerner and *C. salicifolia* M. Bieb. ex Willd. The first species, recently described from Karabük province, Turkey (BANCHEVA *et al.* 2014), is an endemic of Karabük province, whereas the remaining taxa have larger distribution ranges. The results show that the morphological (including pollen-morphological) traits and chromosome numbers proved to be of high diagnostic value and are very useful for determination.

**Key words:** Asteraceae, *Centaurea*, endemic species, chromosome number, pollen morphology, SEM

<sup>1</sup> Institute of Biodiversity and Ecosystem Research, Bulgarian Academy of Sciences, Department of Plant and Fungal Diversity and Recourses, Acad. G. Bonchev str. 23, 1113 Sofia, Bulgaria

<sup>2</sup> University of Bartın, Faculty of Forestry, 74100 Bartın, Turkey; zkaya23@hotmail.com

<sup>3</sup> Mersin University, Science and Art Faculty, Department of Biology, 33343, Mersin/Turkey

### Introduction

*Centaurea* L. s.l. is the fourth largest genus of the family Asteraceae comprising between 400 and 700 species with predominantly Old World distribution ranges (DITTRICH 1977; BREMER 1994; WAGENITZ & HELLWIG 1996). Taxonomic complexity arises from the extensive variation in morphology, karyology and pollen diversity due to the rather complex evolution of the group including polyploidization, hybridization and introgression (BREMER 1994; GABRIELIAN 1995; SUSANNA *et al.* 1995; WAGENITZ & HELLWIG 1996). In the Turkish flora the genus *Centaurea* s.str. consists of 156 species of which 103 (or 66%) are endemics (WAGENITZ 1975; DAVIS *et al.* 1988; GÜNER 2000; DURAN & DUMAN 2002; UZUNHISARCIKLI *et al.* 2005, 2007; VURAL *et al.* 2006; WAGENITZ *et al.* 2006; KAYA & VURAL 2007; UYSAL *et al.* 2007, 2008, 2009; AKSOY *et al.* 2008; UYSAL 2008; ARMAĞAN & ÜNAL 2009; HAMZAOĞLU & BUDAK 2009; UYSAL & KÖSE 2009; DOĞAN & DURAN 2009; DAŞKIN & YILMAZ 2009; KÜLTÜR 2010; ASLAN *et al.* 2011; DİNÇ & DOĞU 2012; YILDIRIMLI 2012; KÖSE & ALAN 2013; BANCHEVA *et al.* 2014).

The study deals with the investigation of the morphological, pollen morphological and karyological features of the recently described species *C. aytugiana* Bancheva, Kaya et Binzet from Karabük Province, Turkey (BANCHEVA *et al.* 2014) and its morphological relatives from sect. *Lepteranthus* (DC.) Dumort., *C. stenolepis* Kerner and *C. salicifolia* M. Bieb. ex Willd, in order to reveal the taxonomic position of *C. aytugiana* (Fig. 1).

### Material and methods

*C. aytugiana* was collected in 2007 and 2008 in the Karabük province, West Black Sea Region, Turkey. Morphological characters of this species were studied from the type collection and the personal collections of the authors, whereas morphological characters of the related species, *C. stenolepis* and *C. salicifolia* were observed in the following Herbaria: ISTE, MA, P, SOM, W and WU. The karyotype of *C. aytugiana* was studied from mitotic metaphase plates obtained from root tips of three plants collected at the type locality. Root tips were pretreated with 8-hydroxyquinoline for 30 min, then fixed in acetic alcohol (1:3) for 24 h at 4°C, hydrolysed

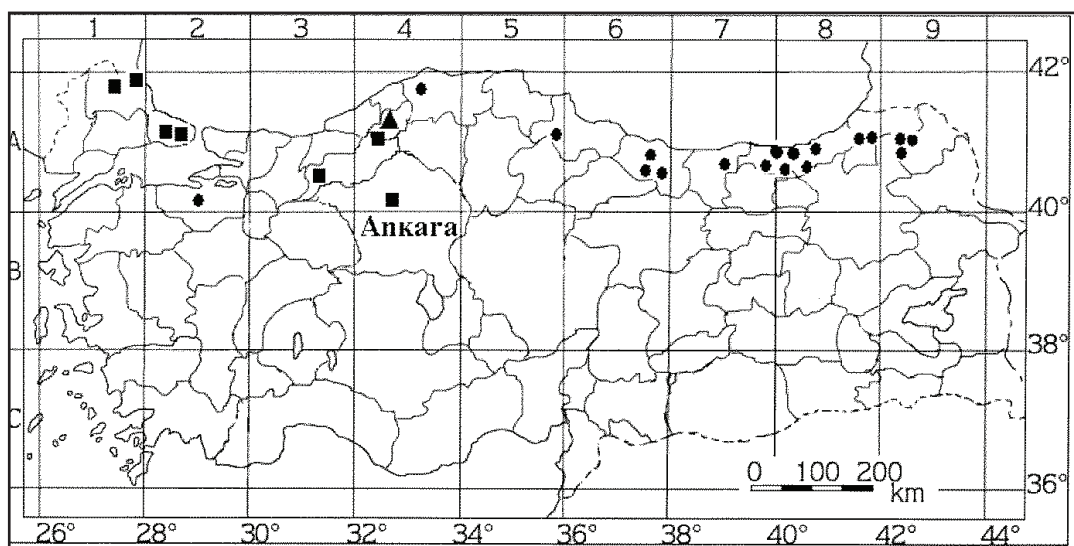


Fig. 1. Distribution map of *Centaurea aytugiana* (triangles), *C. stenolepis* (squares) and *C. salicifolia* (dots) in Turkey.

in 1 M HCl for 15 min at 60°C, stained with haematoxylin after Gomori (MELANDER & WINGSTRAND 1953) for 30 min at 60°C and then squashed in 45% acetic acid. The karyotype was determined according to LEVAN *et al.* (1964) on the basis of eight metaphase plates. The pollen morphology was studied by light microscope (LM) and scanning electronic microscope (SEM) according to ERDTMAN'S (1960) and HUTTUNEN & LAINE'S (1983) protocols, respectively. The pollen terminology follows PUNT *et al.* (2007).

## Results and discussion

### *Centaurea aytugiana* Bancheva, Kaya et Binzet.

**Morphology.** Perennial with woody rootstock. Stems 22-70 cm, erect, single to numerous, much-branched, puberulent to arachnoid-tomentose. Leaves pinnatisect, puberulent on both surfaces, with (3)4-7 pairs of lanceolate segments, acute on the top; upper leaves entire. Capitula numerous, 10-20 mm. Involucre narrowly ovoid-cylindric, 13-14(-16)×5-6 mm. appendages partly covering the basal part of the phyllaries, 1 mm broad at base, gradually narrowed into threadlike recurved tip, whole appendage 6-7 mm, straw-yellowish to pale brown, with (7)8-11 pairs, 2-3 mm long cilia

of the both sides. Florets white or very rare pale pink. Achenes 3×1.3-1.5 mm, brown and smooth. Pappus absent. *Fl.* VIII.

**Distribution and ecology.** Turkey, Karabük province, on 641 m a.s.l., at the edge of shady meadows in xerophilous forests dominated mainly by *Carpinus betulus* L. *C. orientalis* Miller, *Pinus nigra* J.F. Arnold and *P. sylvestris* L.

**Karyology.** Chromosome number: 2n=30+1B. The karyotype consists of small chromosomes, about 1.5 mμ in size. The submetacentric type prevails. Two pairs of chromosomes with satellites were also evident (Fig. 3 A).

**Pollen.** The pollen grains are of WAGENITZ'S *Jacea*-type (1955), subprolate, with correlation polar axis/equatorial diameter 1.18. The exine sculpture is microechinatae, with density of the sculpture elements 3-4 to 25 μm<sup>2</sup> and high of the microspines c. 1.5 μm. Equatorial diameter 22.5±1.5 μm; polar axis 26.3±3 μm; length of the colpus 20.1±1.4 μm; breadth of the colpus 3.3±0.6 μm (Fig. 3 B-D).

### *Centaurea stenolepis* Kerner.

**Morphology.** Perennial, 25-70(-100) cm, stem erect, branched in upper part. Leaves scabrous above, slightly arachnoid-tomentose below, entire (minutely denticulate), lower broadly lanceolate (2-6 cm broad) and petiolate,





**Fig. 2.** Outer, middle, and inner appendages (from left to right) in *Centaurea aytugiana* (A), *C. stenolepis* (B) and *C. salicifolia* (C), and capitulum of *C. aytugiana* (D).

median and upper lanceolate to oblong, sessile. Involucre 16-20×10-15 mm, oblong. Appendages small, only partly covering basal part of phyllaries, only 0.5-0.8(1) mm broad at base, gradually narrowed into threadlike recurved tip, whole appendage 6-12 mm, blackish-brown in lower part, tip light brown, with numerous distant 2.5-4 mm cilia on both sides. Flowers rose-purple, marginal radiant. Achenes 3.2-3.8 mm; pappus 0.5-1.5 mm. *Fl.* VII-VIII.

*Distribution and ecology.* Central Europe (S.E. part), Balkans, S. Russia, on 900-1350 m. a.s.l., on meadows and scrubs.

*Karyology.*  $2n=2x=2m+20sm=22$ . A pair of chromosomes with satellites was also evident (BANCHEVA 1998).

*Pollen.* The pollen grains are of WAGENITZ's *Jacea*-type (1955), subprolate, with correlation polar axis/equatorial diameter 1.1. The exine sculpture is microechinatae, with density of the sculpture elements 4-6 to 25  $\mu\text{m}^2$  and high of the microspines c. 2  $\mu\text{m}$ . Equatorial diameter 25.5±1.2  $\mu\text{m}$ ; polar axis 28.3±3  $\mu\text{m}$ ; length of the colpus 22.1±1  $\mu\text{m}$ ; breadth of the colpus 3.9±0.5  $\mu\text{m}$  (Fig. 4).

### ***C. salicifolia* M. Bieb. ex Willd.**

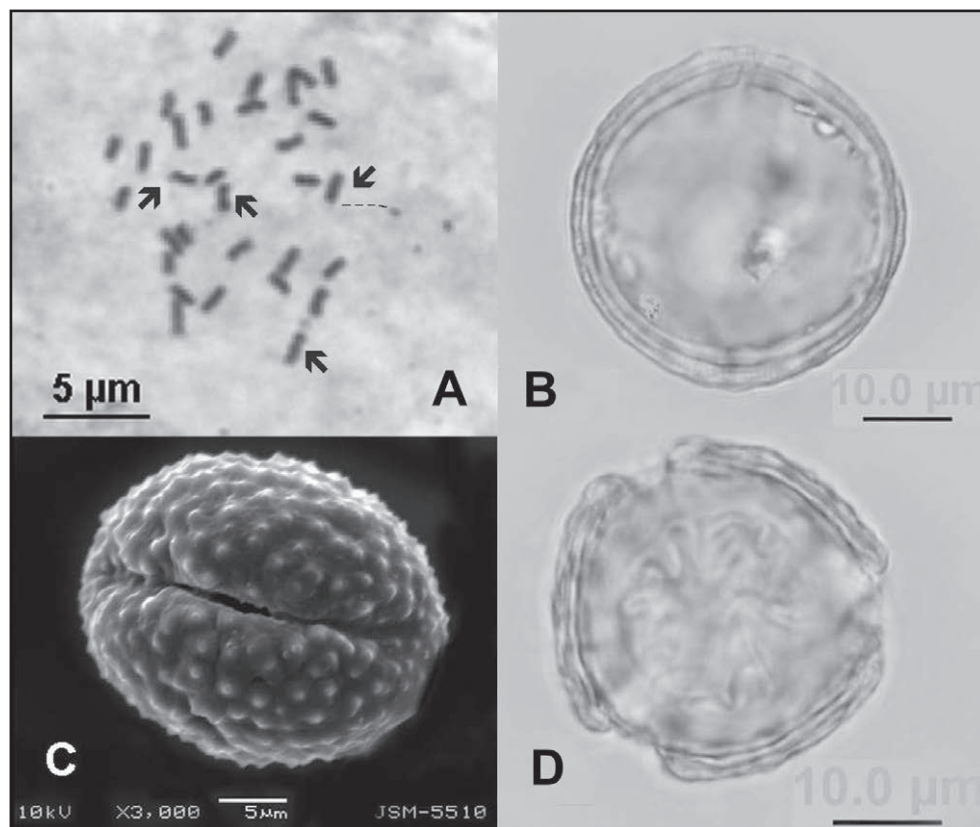
*Morphology.* Perennial. Stems erect, 25-75 cm, ± corymbosely branched in upper part. Leaves scabrous, sometimes slightly

arachnoid especially below, entire or denticulate, rarely dentate, lanceolate; basal and lower petiolate, median and upper sessile, sometimes slightly auriculate and half-clasping. Involucre 14-17×8-15 mm, nearly cylindrical to cup-shaped. Appendages brown or blackish brown, 3-5 mm, lanceolate to narrowly triangular, gradually tapering into an erect or slightly curved tip, cilia 10-15 on each side, ± crowded towards base, 1-3 mm. Flowers rose-purple, marginal distinctly radiant. Achenes 3-4 mm; pappus 0.3-1 mm. *Fl.* VII-VIII.

*Distribution and ecology.* Caucasia and Turkey, on meadows.

*Karyology.* Only one chromosome number,  $2n=22$ , is reported (TONIAN 1980).

Morphologically *C. aytugiana* resembles *C. stenolepis* and *C. salicifolia* by the similar shape of the appendage, which is gradually narrowed into a threadlike recurved tip and usually provided with more or less cilia on both sides (Fig. 2). Cilia are more numerous in *C. stenolepis*, with 12 to 18 sparse pairs, and in *C. salicifolia*, with 10 to 15 pairs crowded toward the base, but fewer in *C. aytugiana*, with eight to 11 sparse pairs. Appendages are darker in similar species: brown to light brown apically in *C. stenolepis* and brown to blackish brown in *C. salicifolia* versus a lighter stramineous color in the new species. Appendages are the longest



**Fig. 3.** Mitotic metaphase root tip cell and pollen grains of *Centaurea aytugiana*: **A** – mitotic metaphase root tip cell showing  $2n=30+1B$ ; **B** – LM photo, equatorial view of pollen grain; **C** – SEM photo of pollen grain shape and ornamentation; **D** – LM photo, polar view of pollen grain.

**Table 1.** Diagnostic characters of *Centaurea aytugiana* and its morphologically closest relatives *C. stenolepis* and *C. salicifolia*.

Character	<i>C. aytugiana</i>	<i>C. stenolepis</i>	<i>C. salicifolia</i>
Stem height (cm)	22-70	(5)25-70(-100)	25-75
Leaves	lyrate to pinnatisect	entire (minutely denticulate), lanceolate to lanceolate	entire or denticulate, rarely dentate, lanceolate
Involucrum size (mm)	13-14(16)×5-6	16-20×10-15	14-17×8-10(15)
Appendage length (mm)	6-7	6-12	3-5
Appendage colour	Straw-yellowish to pale brown at the base	Brown to light brown at the tip	Brown to blackish brown
Number of cilia	(7)8-11	12-18	10-15
Achene size (mm)	3×1.3-1.5	3.2-3.8×3	3-4×3
Pappus length (mm)	Absent	0.5-1.5	0.3-1
Colour of the florets	White (rare pale pink)	Rose-purple	Rose-purple
Chromosome number	$2n=30+1B$	$2n=22, 44$	$2n=22$
Habitat	at the edge of shady meadows in xerophilous forests	meadows	meadows

in *C. stenolepis*, 6-12 mm; of medium length, 6-7 mm, in the new species; and the shortest in *C. salicifolia*, 3-5 mm. The involucre is narrower in *C. aytugiana*, 5-6 mm, versus 10-15 mm in *C. stenolepis* and 8-10(12) mm in *C. salicifolia*. Leaves are lyrate to pinnatisect in the new species, but are entire (minutely denticulate) and broadly lanceolate to lanceolate in *C. stenolepis* and entire or denticulate (rarely dentate) and lanceolate in *C. salicifolia*. Florets are usually white in *C. aytugiana*, but a darker rose-purple in both *C. stenolepis* and *C. salicifolia* (Tab. 1).

The chromosome number of  $2n=30+1B$  of *C. aytugiana* does not coincide with the chromosome numbers of *Centaurea* sect. *Lepteranthus* and *Centaurea* sect. *Jacea* (L.) DC ( $x=11$ ), where *C. stenolepis* and *C. salicifolia* are assigned to (WAGENITZ 1975; DOSTÁL 1976). Two chromosome reports ( $2n=22$  and  $2n=44$ ) are known for *C. stenolepis* (KUZMANOV & GEORGIEVA 1977; LOVRIC 1982; SHARKOVA 1996; BANCHEVA 1998), and only one report for *C. salicifolia* ( $2n = 22$ ) (TONIAN 1980). The base chromosome number of all representatives of sect. *Lepteranthus* is  $x=11$ , whereas in *C. aytugiana* it is  $x=15$ .

Pollen morphology together with base chromosome number and DNA sequences are the most important data used in a taxonomy of *Centaurea* s.l. and the subtribe *Centaureinae* Dumort. (WAGENITZ & HELLWIG 1996; HELLWIG 2004). WAGENITZ (1955) delimited eight *Centaurea* pollen types corresponding very well to the main taxonomic clusters of the group. The pollen grains of *C. aytugiana* belong to Wagenitz's *Jacea*-type, typical for sections *Jacea*, *Lepteranthus*, and *Acrolophus* (Cass.) DC., and characterized by a reduction of the spines and inner layer of columellae, thus apparently standing at the end of an evolutionary line (WAGENITZ 1955). *C. stenolepis* has the same pollen type (BANCHEVA 1999), whereas *C. salicifolia* has not been investigated so far.

### Conclusions

The results show that the morphological (including pollen-morphological) traits and chromosome numbers proved to be of

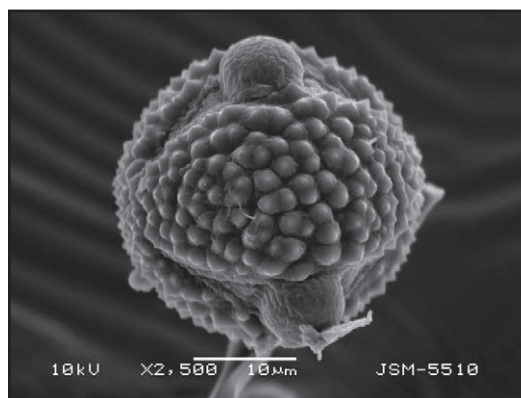


Fig. 4. Pollen grain of *Centaurea aytugiana*.

high diagnostic value and are very useful in determination of the target *Centaurea* species. In the same time the results do not confirm our first hypothesis, based only on morphological similarity of the studied taxa, for the position of *C. aytugiana* into sect. *Lepteranthus*. Further molecular investigations for detection the section affiliation of the taxon are necessary.

### Acknowledgments

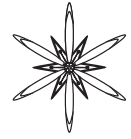
For the identification of the taxa this research received support from the SYNTHESYS Project: the European Union-funded Integrated Activities grant (ES-TAF-3669, FR-TAF-3913).

### References

- AKSOY N., DUMAN H., EFE A. 2008. *Centaurea yaltirikii* sp. nov. (Asteraceae, sect. *Pseudoseridia*) from Turkey. *Nordic J. Bot.* **26** (1-2): 53–56.
- ARMAĞAN M., ÜNAL M. 2009. A new record for Turkey: *Centaurea aziziana* Rech.f. (Asteraceae). *Turk. J. Bot.* **33**: 1–4.
- ASLAN S., VURAL M., SAHIN B., ÇELİK S., KARAVELIOĞULLARI F.A. 2011. Presence of *Centaurea regia* Boiss. subsp. *regia* (subgenus *Cynaroides* (Boiss. ex Walp) Dostal, Compositae) in Turkey. *Biological Diversity and Conservation* **3**: 185–191.
- BANCHEVA S.T. 1998. Reports (970–976). In: KAMARI G., FELBER F., GARBARI F. (eds), *Mediterranean chromosome number reports – 8. Fl. Medit* **8**: 273–280.
- BANCHEVA S. 1999. Biosystematic study on the genus *Centaurea* L. – Sect. *Cyanus* and *Lepteranthus* (Asteraceae) in Bulgaria. PhD Thesis, Sofia. (in Bulgarian)
- BANCHEVA S., KAYA Z., BINZET R. 2014. *Centaurea aytugiana* (Asteraceae), a new species from North Anatolia, Turkey. *Novon* **23** (1): 1–6.

- BREMER K. 1994.** Asteraceae – cladistics and classification. Timber Press, Portland, OR.
- DAŞKIN R., YILMAZ Ö. 2009.** *Centaurea kaynakiaea* (Asteraceae), a new species from Turkey. *Ann. Bot. Fenn.* **46**: 474–478.
- DAVIS P.H., MILL R.R., TAN K. 1988.** *Centaurea* L. In: DAVIS P.H., MILL R.R., TAN K. (eds), Flora of Turkey and the East Aegean Islands. **10** (Suppl. 1): 166–169. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- DİNÇ M., DOĞU S. 2012.** *Centaurea dumanii* comb. & stat. nov. (Asteraceae). *Ann. Bot. Fenn.* **49** (1-2): 87–90.
- DITTRICH M. 1977.** *Cynareae*, systematic review. In: HEYWOOD V.H., HARBORNE J.B., TURNER B.L. (eds), The biology and chemistry of Compositae: 999–1015. Academic Press, New York.
- DOĞAN B., DURAN A. 2009.** *Centaurea serpentinitica* sp. nov. (Asteraceae) from the central and South Anatolia transition zone, Turkey. *Nordic J. Bot.* **27**: 319–332.
- DOSTÁL J. 1976.** Genus *Centaurea* L. In: TUTIN T.G., HEYWOOD V.H., BURGESS N.A., MOORE D.M., VALENTINE D.H., WALTERS S.M., WEBB D.A. (eds), Flora Europaea. Vol. 4: 254–301. Cambridge University Press, London – New York – Melbourne.
- DURAN A., DUMAN H. 2002.** Two new species of *Centaurea* (Asteraceae) from Turkey. *Ann. Bot. Fenn.* **39**: 43–48.
- ERDTMAN G. 1960.** The acetolysis method: a revised description. *Svensk Bot. Tidskr* **54**: 561–564.
- GABRIELYAN E. 1995.** On the generic status of certain groups of Centaureinae (Compositae). In: HIND D.J.N., JEFFREY C., POPE G.V. (eds), Advances in Compositae systematics: 145–152. Royal Botanic Gardens, Kew.
- GÜNER A. 2000.** *Centaurea* L. In: GÜNER A., ÖZHATAY N., EKİM T., BAŞER K.H.C (eds), Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 11: 163–164. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- HAMZAOĞLU E., BUDAK Ü. 2009.** *Centaurea aksoyi* sp. nov. (Asteraceae: Cardueae) from Turkey and a contribution to the sectional taxonomy. *Nordic J. Bot.* **27**: 16–20.
- HELLWIG F.H. 2004.** Centaureinae (Asteraceae) in the Mediterranean-history of ecogeographical radiation. *Plant Syst. Evol.* **246**: 137–162.
- HUTTUNEN S., LAINE K. 1983.** Effect of air-borne pollutants on the surface wax structure of *Pinus sylvestris* needles. *Ann. Bot. Fenn.* **20**: 79–86.
- KAYA Z., VURAL M. 2007.** A new species of *Centaurea* sect. *Acrocentron* (Asteraceae) from Turkey. *Novon* **17** (2): 198–201.
- KÖSE Y.B., ALAN S. 2013.** *Centaurea baseri* (Compositae), a new species from Turkey. *Phytotaxa* **117** (1): 23–29.
- KÜLTÜR Ş. 2010.** *Centaurea nerimaniae* sp. nov. (Asteraceae) from South Anatolia, Turkey. *Nordic J. Bot.* **28**: 613–616.
- KUZMANOV B., GEORGIEVA S. 1977.** *Centaurea stenolepis* A. Kern. In: LÖVE Á. (ed.), IOPB chromosome number reports LVII. *Taxon* **26** (4): 448.
- LEVAN A., FREDGA K., SANDBERG A.A. 1964.** Nomenclature for centromeric position on chromosomes. *Hereditas* **25**: 201–220.
- LOVRIĆ A.Z. 1982.** *Centaurea stenolepis* A. Kern. ssp. *joannis* Kárpáti. In: LÖVE Á. (ed.), IOPB chromosome number reports LXXVII. *Taxon* **31** (4): 774–775.
- MELANDER Y., WINGSTRAND K.G. 1953.** Gomori's haematoxylin as a chromosome stain. *Stain Technol.* **28**: 217–223.
- PUNT W., HOEN P.P., BLACKMORE S., NILSSON S., LE THOMAS A. 2007.** Glossary of pollen and spore terminology. *Rev. Palaeobot. Palynol.* **143**: 1–81.
- SHARKOVA S.T. 1996.** Reports (767–772). In: KAMARI G., FELBER F., GARBARI F. (eds), Mediterranean chromosome number reports – 6. *Fl. Medit.* **6**: 328–333.
- SUSANNA A., JACAS N.G., SOLTIS D.E., SOLTIS P.S. 1995.** Phylogenetic relationships in tribe Cardueae (Asteraceae) based on ITS sequences. *Am. J. Bot.* **82** (8): 1056–1068.
- TONIAN T.R. 1980.** Relation between chromosome numbers and some morphological features of Centaureinae Les. representatives. *Biol. Zhurn. (Erevan)* **33** (5): 552–554. (In Russian)
- UYSAI T. 2008.** *Centaurea ertugruliana* (Asteraceae). A new species from Turkey. *Ann. Bot. Fenn.* **45**: 137–140.
- UYSAI T., BUDAK Ü., AKSOY A., HAMZAOĞLU E. 2009.** A new *Centaurea* L. record from west Anatolia for the flora of Turkey. *Ot Sistematiik Botanik Dergisi* **16** (2): 9–12.
- UYSAI T., DEMIRELMAH H., ERTÜĞRÜL K., GARCIA-JACAS N., SUSANNA A. 2007.** *Centaurea glabro-auriculata* (Asteraceae), a new species from Turkey. *Ann. Bot. Fenn.* **44**: 219–222.
- UYSAI T., ERTUGRUL K., TUGAY O. 2008.** *Centaurea ochrocephala* Wagenitz (Asteraceae): A new record for flora of Turkey. *Ot Sistematiik Botanik Dergisi* **14** (1): 11–16.
- UYSAI T., KÖSE Y.B. 2009.** A new *Centaurea* L. (Asteraceae) species from Turkey. *Turk. J. Bot.* **33**: 41–46.
- UZUNHISARCIKLİ M.E., TEKŞEN M., DOĞAN E. 2005.** *Centaurea marashica* (Asteraceae), a new species from Turkey. *Ann. Bot. Fenn.* **42**: 309–312.
- UZUNHISARCIKLİ M.E., DOĞAN E., DUMAN H. 2007.** A new species of *Centaurea* L. (Cardueae:Asteraceae) from Turkey. *Bot. J. Linn.* **153**: 61–66.
- VURAL M., DUMAN H., AYTAÇ Z., ADIGÜZEL N. 2006.** *Saponaria karapinarensis*, *Senecio salsuginea* and *Centaurea tuzgoluensis*. Three new species from Central Anatolia, Turkey. *Belg. J. Bot.* **139**: 252–260.
- WAGENITZ G. 1955.** Pollen Morphologie und Systematik in der Gattung *Centaurea weldeniana* (Asteraceae) s.l. *Flora* **142**: 213–279.
- WAGENITZ G. 1975.** Genus *Centaurea* L. In: DAVIS P.H. (ed.), Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Vol. 5: 465–585. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- WAGENITZ G., HELLWIG F.H. 1996.** Evolution of characters and phylogeny of the Centaureinae. In: HIND D.J.N., BEENTJE H.J. (eds), Compositae: systematics (Proc. Int. Compositae Conf., Kew, 1994): 1–784. Royal Botanic Gardens, Kew.
- WAGENITZ G., HELLWIG F., GERALD P., LUDWIG M. 2006.** Two new species of *Centaurea* (Compositae, Cardueae) from Turkey. *Willdenowia* **36**: 423–434.
- YILDIRIMLI Ş. 2012.** The heaven of gypsophilous phytodiversity of Turkey, Kopen, Sivrihisar, Eskişehir, Turkey. 13 taxa as new. *Ot Sistematiik Botanik Dergisi* **19** (2): 1–51.





## PUTATIVE FOREST GLACIAL REFUGIA IN THE WESTERN AND EASTERN CARPATHIANS

JÓZEF MITKA \*, WOJCIECH BĄBA, KAZIMIERZ SZCZEPANEK

**Abstract.** An examination of thermophilous species pollen deposits found in the Plenivistulian river alluvial terraces in the Polish Western Carpathians was conducted. Of the 16 palaeobotanical sites evaluated, most often noted were *Alnus* and *Betula t. alba*; *Abies*, *Carpinus* and *Corylus* occurred less frequently, and *Quercus*, *Tilia* and *Ulmus* were rare. *Fagus* and *Fraxinus* pollen were absent. *Abies* and *Carpinus* were relatively overrepresented, because their frequency of occurrence was similar to *Corylus avellana*, i.e. one of the most cold-resistant species. Based on a literature survey of phylogeographic studies and data regarding the forest species *Aconitum moldavicum*, *A. variegatum*, *Bromus benekenii*, *Carpinus betulus*, *Lathyrus vernus*, *Lonicera nigra*, and the moderately thermophilous *Rosa pendulina*, 47 cryptic refugial areas of temperate plant species are postulated. The combined analysis indicates that they could have survived the last glaciation in the W & E Carpathian microrefugia close to 650 m a.s.l., and in Podolia (north of the Eastern Carpathians) along a contour of 300 m a.s.l.

**Key words:** Carpathian Mountains, forest cryptic refugia, LGM, phylogeography, Plenivistulian, pollen analysis

Jagiellonian University, Institute of Botany, Kopernika 27, 31-501 Kraków, Poland; \* j.mitka@uj.edu.pl

### Introduction

The Plenivistulian in West Europe was characterized by the development of treeless landscape and prevalence of the tundra type plant vegetation. In Central and East Europe, climate had becoming more continental and in consequence tundra gradually turned into forest-tundra with patches of the boreal trees as *Larix*, *Betula nana*, *Picea abies*, *Pinus cembra* (MAMAKOWA 2003). Their existence in the Plenivistulian, including full-glacial, is evidenced not only by pollen records, but also by macrofossil wood charcoal assemblages indicative at least 17 different taxa (WILLIS & VAN ANDEL 2004). Most of them belong to the boreal group represented by e.g. *Pinus*, *Picea* and *Larix*, however thermophilous species, for example *Alnus*, *Betula*, *Salix*, and even *Carpinus*, were also found. The Lower Plenivistulian (75-58 ky BP) was cold and the Carpathian forelands were devoid of a continuous plant cover and covered by the periglacial tundra. The Middle Plenivistulian (Interpleniglacial 58-28/25 ky BP) was characterized by several cold and warm climate oscillations, with the

most pronounced the Denekamp interstadial. The most severe climatic conditions were during the Upper Plenivistulian (full glacial, LGM), dated to 23-17 ky BP (GĘBICA 2004).

The occurrence of diversified flora and vegetation in the Polish Western Carpathians and their forelands in the Late Glacial and Early Holocene were related to the areal variety of geomorphological processes and sediments (STARKEŁ 1988). In the periglacial zone an open tundra, forest tundra and steppe-tundra developed. The crucial for the thriving of the thermophilous elements was Younger Dryas (10.7-10.0 ky BP). At that time dense *Pine-Betula* forest developed in the Bølling phase (13.7-13.5 ky BP) turned into an opened-forested vegetation. Probably, at that time the thermophilous elements found shelter sites in the intermountain valleys and southern-facing slopes in the lower Carpathian zone. Accordingly, a mosaic of vegetation, similar to that observed up to the present-day in the central-Mongolian mountains at southern limits of the forest and permafrost (KOWALKOWSKI & STARKEŁ 1984), as well on the hills in Scania during the late Vistulian

**Table 1.** Pollen profiles dated to Plenivistulian with broadleaved trees + coniferous *Abies* and some herbaceous species noted in the Polish Western Carpathians. Sources of information: **1** – NIEDZIAŁKOWSKA & SZCZEPANEK (1993-1994); **2** – NIEDZIAŁKOWSKA *et al.* (1985); **3** – GILOT *et al.* (1982); **4** – KOPEŁOWA & ŚRODOŃ (1965); **5** – MAMAKOWA & RUTKOWSKI (1989); **6** – ŚRODOŃ (1987); **7** – MAMAKOWA & ŚRODOŃ (1977); **8** – GĘBICA *et al.* (1998); **9** – ŚRODOŃ (1968); **10** – MAMAKOWA & STARKEL (1974); **11** – MAMAKOWA *et al.* (1997).

no.	Locality	C-dating/ Phase*	Alt. [m]			Type of vegetation	Source
			N	E			
1	Pierściec 1	36-29 ka BP D/up	49 51	18 48	+	Steppe-tundra/tundra/ forest-tundra	1
2	Chybie 2	25-17 ka BP up	49 54	18 48	+	tundra	1
3	Chybie 1	>41 ka BP lmP	49 53	18 52	+	tundra	2
4	Kaniów	<39-27 ka BP lmP-up	49 57	19 03	+	tundra/forest-tundra	3
5	Zator	<40 ka BP lmP	49 59	19 26	+	wet tundra	4
6	Orawka	nd D	49 30	19 43	+	tundra/forest tundra	9
7	Ściejowice	38-23 ka BP D-up	50 00	19 47	+	tundra	5
8	Mysłenice	nd. D	49 50	19 56	+	forest-tundra	6
9	Kryspinów	32 ka BP D	50 02	19 47	+	steppe-tundra/ tundra	5
10	Sadowie	30 ka BP D	50 10	20 03	+	wet tundra	6
11	Nowa Huta	28-18 ka BP D/up	50 04	20 07	+	sedge-grass swamps/ wet tundra	7
12	Dobra k. Limanowej	33 ka BP D	49 43	20 16	f	tundra/forest-tundra	9

13	Brzesko Nowe	33-28 ka BP D	185	50 07	20 23	+	+	+	+	+	tundra/forest-tundra/wet meadows	8
14	Sowliny	30 ka BP D	410	49 43	20 24	+	+	f	+	+	tundra/forest-tundra/steppe tundra	6
15	Wola Żyrakowska	35-21 ka BP D-up	185	50 06	21 24	+	+	+	+	+	moss-sedge-grass swamps/wet meadows/steppe like grasslands	11
16	Brzeźnica B	48-36 ka BP ImP	202	50 05	21 27	+	+	+	+	+	moss-sedge-grass swamps/wet meadows/steppe-tundra	10

\* **D** – Denekamp; **ImP** – Lower-Middle Plenivistulian; **uP** – Upper Plenivistulian; **ka** – calendar dates in millennia based on calibrated <sup>14</sup>C data; **f** – macrofossil; **n.d.** – not determined; **?** – probably rebedded.

(BERGLUND & RAPP 1988), could have existed in the lower situations of the Polish W Carpathians and foreland.

The aim of the present paper is to characterize the Plenivistulian localities in the Western Carpathians based on the palinological records. At that time in the river alluvial deposits pollen grains of thermophilous trees: *Abies*, *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Fagus*, *Quercus* and *Ulmus*, were noted. As a rule, their appearance was interpreted as a result of the long-distance pollen transport. However, nobody knows where those localities were, but surely they existed in further or nearer distances from the palaeobotanical locations. On the other hand, charcoals, as direct evidences, and phylogeographical investigations, indirectly, could point to their geographic distribution in the area under interest. Recently, the phylogeographical studies, based mostly on DNA fingerprinting, deliver growing body of information that enabled some synthetic conclusions to be drawn (RONIKIER 2011). Thus, the second aim of the paper was to find localities that fulfill the criteria of northerly (BHAGWAT & WILLIS 2008) or cryptic (STEWART & LISTER 2001) forest refugia. We concentrated on the Western Carpathians and adjoining areas and on records referred to thermophilous forest taxa. We do not attempt to make some conclusive statements on the full-glacial forest refugia in the West Carpathians; instead we expect that in the effect some areas with high concentration of the putative cryptic forest refugia will be uncovered. It could give an additional clue to the solving this exciting problem of modern phytogeography.

## Material and methods

A list of the palaeobotanical Plenivistulian localities in the Polish Western Carpathians (MAMAKOWA 2003) was examined. A checklist comprised putative forest cryptic refugia in the northern Carpathians (W and E Carpathians, including Transcarpathia) and Podolia (north of the Ukrainian E Carpathians) was compiled based on the published and unpublished (MITKA *et al.* in revision) data. The maps were prepared with the use of the GRASS GIS and

QGIS software based on the srtm 90 m digital elevation data ([www.srtm.csi.cgiar.org](http://www.srtm.csi.cgiar.org)).

### Results and discussion

The list of localities with thermophilous, broadleaved trees and one hardwood *Abies alba*, including some mesophilous herbaceous species found in the Plenivistulian in the Polish Western Carpathians are presented in Tab. 1. They are located mostly in valley-bottom terraces of the rivers flowing from the Carpathian's northern slopes to the Sandomierz Basin. Generally, they are built of deposits with a gradual transition from gravels through Dryas silts dated back to the Lower and Middle Plenivistulian. Most of the pollen deposits come from the Denekamp interstadial (c. 32-28 ka BP) and continue to the Upper Plenivistulian (28-14 ka BP). Only a few profiles were dated to the Lower-Middle Plenivistulian (< 36 ka BP). The most common were *Alnus* (15 occurrences) and *Betula t. alba* (13), otherwise the most abundant in pollen profiles. *Corylus* (7), *Carpinus* (6) and *Abies* (5) belonged to a moderately occurring species, and *Quercus* (4), *Tilia* (2) and *Ulmus* (2) to the rarest noted. Among the herbaceous species the most common were *Armeria* (8) and *Filipendula* (6). The pollen-based model of the vegetation includes treeless plant communities of the open sites, forest-tundra and sometimes forest-steppe with a mosaic of the moss-sedge-grass swamps and wet meadows. Thermophilous species could have thrived the cold periods in small microenvironmentally favourable locations (microrefugia). They encompass both presumably the long-term and "secondary" refugia (BREWER *et al.* 2002).

*Fagus* and *Fraxinus* in the Plenivistulian deposits were absent (in Orawka – locality no. 6 in Tab. 1, pollen grains were probably rebedded).

The presented data show that in the whole Plenivistulian patches of thermophilous trees in the vicinity of the palaeobotanical sites existed. What interesting, their frequency of occurrence is only partially related to the present day tolerances of minimum growing

temperatures (WILLIS & VAN ANDEL 2004). The most resistant are *Betula pendula* and *B. pubescens* (–40°C), *Tilia cordata* (–18°C), *Quercus robur* and *Fraxinus excelsior* (–16°C), *Alnus glutinosa*, *Corylus avellana* and *Ulmus glabra* (–15°C). The moderately resistant is *Carpinus betulus* (–8°C), and weakly resistant are *Fagus sylvatica* (–5°C) and *Abies alba* (–3°C). The frequent occurrence of *Betula* and *Alnus* agrees with the thermal resistance of the species. It seems that *Abies* and *Carpinus* are relatively overrepresented, because their frequency is similar to cold resistant species, i.e. *Corylus avellana*. On the other hand, the absence of *Fagus* could be explained by its cold sensitivity, but not in a case of *Fraxinus*, also absent, however being resistant to low temperatures. Also, the frequency of *Quercus*, *Tilia* and *Ulmus* should be higher, taking into consideration their cold resistance.

The distribution of putative full-glacial refugia of thermophilous forest species and *Rosa pendulina* is displayed on Fig. 1. It is seen that they could have existed on the western and eastern edges of the Western Carpathians and on the western wing of the Eastern Carpathians. Most of them were placed in close proximity to a contour of 650 m. An isolated forest island could have also thrived in Podolia, north of the Eastern Carpathians. The putative Podolian refugium was probably restricted to close proximity of a 300 m a.s.l. contour.

### Conclusions

Concluding, the Plenivistulian refugia of some thermophilous species could have existed in the in the Western and Eastern Carpathians, including Podolia. Their distribution was inferred from the phylogeographical studies with the use of various genetic (cpDNA, AFLP, ISSR) and cytogenetic (chromosome Giemsa C-band staining) markers, and also pollen and macrofossil charcoal records. This hypothesis is partially validated by the Plenivistulian pollen records. Phylogeographic studies also support an European full-glacial refugial model in the northern-Carpathian context;



**Table 2.** Putative glacial refugia of thermophilous vegetation in the Northern Carpathians and adjoining areas based on various sources. Sources of information: **1** – SUTKOWSKA *et al.* (2014); **2** – MITKA *et al.* (in revision); **3** – HAJNALOVÁ & HAJNALOVÁ (2005); **4** – SCHIEMANN *et al.* (2000); **5** – JASIEWICZOWA (1980); **6** – DANECK *et al.* (2011); **7** – FÉR *et al.* (2007); **8** – WILLIS & VAN ANDEL (2004); **9** – ILNICKI *et al.* (2011); **10** – MITKA *et al.* (2013). **MAU** – Małopolska Upland; **PB** – Pannonian Basin; **PEC** – Polish E Carpathians; **PO** – Podolia; **PWC** – Polish W Carpathians; **SEC** – Slovak E Carpathians; **SWC** – Slovak W Carpathians; **TP** – Transcarpathia; **UEC** – Ukrainian E Carpathian.

no.	Locality	Region	Altitude [m a.s.l.]	N	E	Species*	Marker	Source
1	Ojców	MAU	430	50 00	19.00	<i>A. variegatum</i>	C-bands	9
2	Barc	PB	120	45 57	17 31	<i>B. benekenii</i>	ISSR	1
3	Hidas	PB	200	46 14	18 18	<i>B. benekenii</i>	ISSR	1
4	Santovka	PB	210	48 09	18 45	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
5	Keštolc	PB	350	47 34	18 48	<i>B. benekenii</i>	ISSR	1
6	Hajnačka	PB	375	48 12	19 55	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
7	Gortva	PB	270	48 15	19 57	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
8	Teply Vrch	SWC	210	48 28	20 05	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
9	Szabolcs	PB	100	48 10	21 30	<i>C. betulus</i>	charcoals	8
10	Rózanka	PEC	325	49 55	21 40	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
11	Strachocina	PEC	365	49 37	22 04	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
12	Sine Wiry	PEC	710	49 15	22 25	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
13	Wolosate	PEC	705	49 04	22 40	<i>B. benekenii</i>	ISSR	1
14	Tarnawa Wyzna	PEC	670	49 06	22 50	<i>L. nigra</i>	pollen	5
15	Monasterzyska	PO	230	48 56	25 01	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
16	Zarwanica	PO	315	49 14	25 21	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
17	Jazlowiec	PO	250	48 57	25 26	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
18	Yabluniv	PO	335	49 07	25 52	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
19	Tresna	PWC	430	49 43	19 12	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
20	Sobotnia	PWC	870	49 32	19 15	<i>B. benekenii</i>	ISSR	1
21	Obrożyska	PWC	570	49 21	20 52	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
22	Mt Wysoka	PWC	1050	49.00	20.00	<i>A. variegatum</i>	C-bands	9
22a	Mt Wysoka	PWC	1050	49.00	20.00	<i>A. moldavicum</i>	ISSR	10
23	Siedliska	PWC	335	49 43	21 00	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
24	Gilowa Góra	PWC	450	49 50	21 07	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
25	Vihorlat Mts	SEC	770	48 53	22 06	<i>L. nigra</i>	AFLP	6
26	Zboj	SEC	425	49 00	22 06	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
27	Jalove	SEC	340	49 02	22 14	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
28	Ruske	SEC	400	49 00	22 24	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
29	Mokra valley	SWC	450	48 30	17 19	<i>Acer, Corylus, Fagus, Quercus, Ulmus</i>	charcoals	3
30	Radošina	SWC	325	48 33	17 55	<i>Fagus, Fraxinus, Quercus</i>	charcoals	3
31	Bojnice	SWC	380	48 47	18 34	<i>Carpinus, Fagus, Fraxinus, Quercus</i>	charcoals	3
32	Kl'ak	SWC	900	48 59	18 36	<i>B. benekenii</i>	ISSR	1

Table 2. Continued.

no.	Locality	Region	Altitude [m a.s.l.]	N	E	Species*	Marker	Source
33	Skalka	SWC	1115	48 44	18 59	<i>L. vernus</i>	allozymes	4
34	Horne diery	SWC	1060	49 24	19 09	<i>R. pendulina</i>	cpDNA	7
35	Kralovany	SWC	450	49 11	19 11	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
36	Luborec	SWC	350	48 19	19 11	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
37	Horka-Ondrej	SWC	670	49 01	20 23	<i>Carpinus</i>	charcoals	3
38	Monkova dolina	SWC	800	49 26	20 23	<i>R. pendulina</i>	cpDNA	7
39	Sucha Bela	SWC	850	48 94	20.39	<i>R. pendulina</i>	cpDNA	3
40	Horbok	TP	120	48 18	22 53	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
41	Mala Uholka	TP	500	48 15	23 37	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
42	Kuzij	TP	690	47 56	24 07	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
43	Uzhok Pass	UEC	435	48 57	22 36	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
44	Kasova Hora	UEC	250	49 13	24 41	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
45	Mt Petrosul	UEC	1850	48 17	24 47	<i>R. pendulina</i>	cpDNA	7
46	Podhorce	UEC	395	49 56	24 59	<i>C. betulus</i>	AFLP	2
47	Yaremcha	UEC	644	48 41	24 60	<i>R. pendulina</i>	cpDNA	7

however a conclusive statement in this exciting matter has not to be posed yet.

### Acknowledgements

The paper was financially supported by a NCN grant no. N N304 071940.

### References

- BERGLUND B.E., RAPP A. 1988.** Geomorphology, climate, and vegetation in north-west Scania, Sweden, during the Late Weichselian. *Geogr. Pol.* **55**: 13–35.
- BHAGWAT S.A., WILLIS K.J. 2008.** Species persistence in northerly glacial refugia of Europe: a matter of chance or biogeographical traits. *J. Biogeogr.* **35**: 464–482.
- BREWER S., CHEDDADI R., BEAULIEU M., REILLE M. et al. 2002.** The spread of deciduous *Quercus* throughout Europe since the last glacial period. *Forest Ecol. Manage.* **156**: 27–48.
- DANECK H., ABRAHAM V., FÉR T., MARHOLD K. 2011.** Phylogeography of *Lonicera nigra* in Central Europe inferred from molecular and pollen evidence. *Preslia* **83**: 237–257.
- FÉR T., VASAK J., MARHOLD K. 2007.** Out of the Carpathians? Origin of Central European populations of *Rosa pendulina*. *Preslia* **79**: 367–376.
- GĘBICA P. 2004.** Przebieg akumulacji rzecznej w górnym Vistulianie w Kotlinie Sandomierskiej. *Prace Geograficzne* **193**: 1–229.
- GĘBICA P., SZCZEPANEK K., PAZDUR A., SAŃKO A.F. 1998.** Vistulian terrace with loess cover in the Vistula river valley near Nowe Brzesko (Southern Poland). *Biuletyn Peryglacjalny* **37**: 81–93.
- GILOT E., NIEDZIAŁKOWSKA E., SOBOLEWSKA M., STARKEL L. 1982.** Pleniglacial alluvial fan of the Biała stream at Kaniów near Czechowice (the Oświęcim Basin). *Studia Geomorphologica Carpatho-Balcanica* **15**: 115–124.
- HAJNALOVÁ M., HAJNALOVÁ E. 2005.** The plant macro-remains: the environment and plant foods exploited by hunter-gatherers. In: KAMINSKÁ L., KOZŁOWSKI J., SVOBODA J.A. (eds), Pleistocene environments and archaeology of Dzeravá skála Cave, Lesser Carpathians, Slovakia: 91–135. PAU, Kraków.
- ILNICKI T., JOACHIMIAK A.J., SUTKOWSKA A., MITKA J. 2011.** Cytotypes distribution of *Aconitum variegatum* L. in Central Europe. In: ZEMANEK B. (ed.), Geobotanist and taxonomist. A volume dedicated to Professor Adam Zajac on the 70<sup>th</sup> anniversary of his birth: 169–192. Institute of Botany, Jagiellonian University, Cracow.
- JASIEWICZOWA M. 1980.** Late-Glacial and Holocene vegetation of the Bieszczady Mts. (Polish eastern Carpathians). Państwowe Wydawnictwo Naukowe, Warszawa.

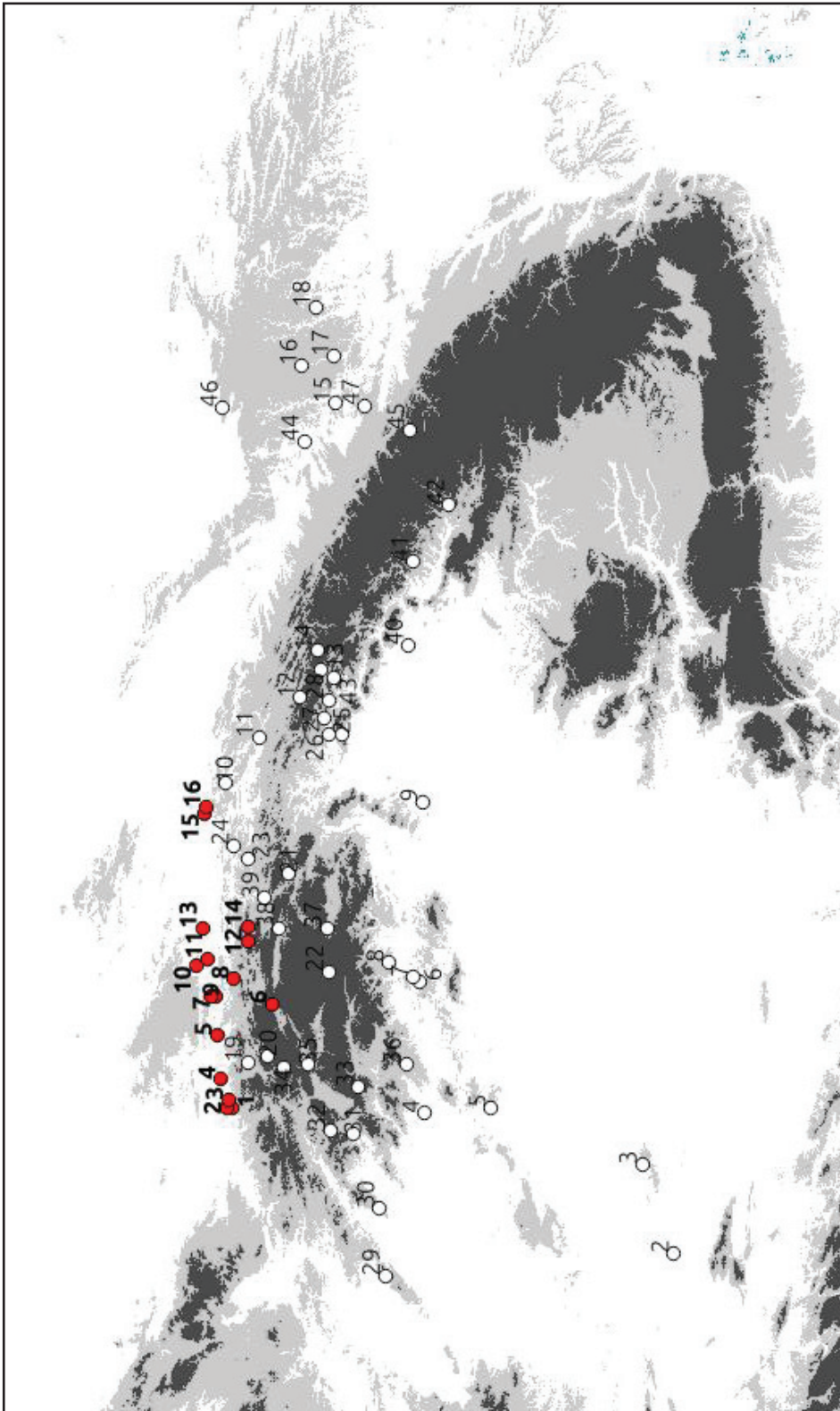
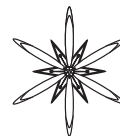


Fig. 1. Localities of the Plenivistulian pollen, micro- and macrofossil deposits in the Polish Western Carpathians and foreland (dark dots) and distribution of the putative refugia of the forest species: *Aconitum moldavicum*, *A. variegatum*, *Bromus benekenii*, *Carpinus betulus*, *Lonicera nigra* and moderately thermophilous *Rosa pendulina* in the Western Carpathians, Eastern Carpathians, Transcarpathia and Podolia, based mostly on the phylogeographic studies (light dots). The numbers of localities according to those in Tabs. 1 and 2. Two altitudinal belts are marked: in the mountains above 650 m a.s.l., and in the lowlands above 300 m a.s.l.

- KOPEROWA W., ŚRODOŃ A. 1965.** Pleniglacial deposits of the Last Glaciation at Zator (West of Kraków). *Acta Palaeobot.* **6**: 3–31.
- KOWALKOWSKI A., STARKEL L. 1984.** Altitudinal belts of geomorphic processes in the Southern Khangai Mts. (Mongolia). *Studia Geomorphologica Carpatho-Balcanica* **18**: 95–115.
- MAMAKOWA K. 2003.** Plejstocen. In: DYBOVA-JACHOWICZ S., SADOWSKA A. (eds), *Palinologia*: 235–266. Instytut Botaniki im. W. Szafera, PAN, Kraków.
- MAMAKOWA K., RUTKOWSKI J. 1989.** Wstępne wyniki badań litologicznych i paleobotanicznych profilu z Kryspinowa. *Przewodnik 60 Zjazdu Pol. Tow. Geol., Kraków*: 117–124.
- MAMAKOWA K., STARKEL L. 1974.** New data about the profile of Young Quaternary deposits at Brzeźnica on the Wisłoka River. *Studia Geomorphologica Carpatho-Balcanica* **8**: 47–59.
- MAMAKOWA K., STARKEL L., BORATYN J., BRUD S. 1997.** Stratigraphy of the *Vistulian alluvia* fills in the Wisłoka valley north of Dębica. *Studia Geomorphologica Carpatho-Balcanica* **31**: 83–99.
- MAMAKOWA K., ŚRODOŃ A. 1977.** On the pleniglacial flora from Nowa Huta and Quaternary deposits of the Vistula valley near Cracow. *Rocznik Pol. Tow. Geolog.* **77**: 485–511. (in Polish with English summary)
- MITKA J., BĄBA W., BOROŃ P., BIZAN J., WRÓBLEWSKA A., SZCZEPANEK K. In revision.** AFLP fingerprinting points to genetic melting pots and glacial refugia of *Carpinus betulus* in central Europe.
- MITKA J., BOROŃ P., SUTKOWSKA A. 2013.** Holocene history of *Aconitum* in the Polish Western Carpathians: long-distance migrations or cryptic refugia? *Mod. Phytomorphol.* **3**: 9–18.
- NIEDZIAŁKOWSKA E., GILOT E., PAZDUR M.F., SZCZEPANEK K. 1985.** The upper Vistula Valley near Drogomyśl in the late Vistulian and Holocene. *Folia Quaternaria* **56**: 101–132.
- NIEDZIAŁKOWSKA E., SZCZEPANEK K. 1993-1994.** Utwory pyłowe vistuliańskiego stożka Wisły w Kotlinie Oświęcimskiej. *Studia Geomorphologica Carpatho-Balcanica* **27-28**: 29–44. (in Polish with English summary)
- RONIKIER M. 2011.** Biogeography of high-mountain plants in the Carpathians: an emerging phylogeographical perspective. *Taxon* **60**: 373–389.
- SCHIEMANN K., TYLER T., WIDÉN B. 2000.** Allozyme diversity in relation to geographic distribution and population size in *Lathyrus vernus* (L.) Bernh. (Fabaceae). *Plant Syst. Evol.* **225**: 119–132.
- STARKEL L. 1988.** Palaeography of the periglacial zone in Poland during the maximum of advance of the Vistulian sheet. *Geographia Polonica* **55**: 151–163.
- STEWART J.R., LISTER A.M. 2001.** Cryptic northern refugia and the origins of modern biota. *Trends Ecol. Evol.* **16**: 608–613.
- SUTKOWSKA A., PASIERBIŃSKI A., WARZECHA T., MITKA J. 2014.** Multiple cryptic refugia of forest grass *Bromus benekenii* in Europe as revealed by ISSR fingerprinting and species distribution modeling. *Plant Syst. Evol.* doi: 10.1007/s00606-013-0972-x
- ŚRODOŃ A. 1968.** On the vegetation of the Paudorf interstadial (last glaciation) in the Western Carpathians. *Acta Paleobot.* **9**: 3–37. (in Polish with English summary)
- ŚRODOŃ A. 1987.** A communication on the locality of the periglacial flora at Sadowie in the Miechów Upland (Vistulian, Southern Poland). *Acta Paleobot.* **27**: 71–75.
- WILLIS K., VAN ANDEL T.H. 2004.** Trees or no trees? The environments of central and eastern Europe during the Last Glaciation. *Quaternary Science Reviews* **23**: 2369–2387.





## ALLELOPATHIC INFLUENCE OF AQUEOUS EXTRACTS FROM THE LEAVES OF *MORUS ALBA* L. ON SEED GERMINATION AND SEEDLING GROWTH OF *CUCUMIS SATIVUS* L. AND *SINAPISIS ALBA* L.

KATARZYNA MOŹDŹEŃ<sup>1</sup> & PETER REPKA<sup>2</sup>

**Abstract.** The aim of the present study was to elucidate impact of the aqueous extracts from leaves of *Morus alba* L. on germination, growth and photosynthetic activity of *Cucumis sativus* L. and *Sinapis alba* L. Plants were grown for 21 days at the temperature 25°C (day) and 18°C (night), within 12/12 hours photoperiod, light intensity 150  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  and relative humidity 60-70% (day/night). Our experiments proved that allelopathic compounds in aqueous extracts of the leaves *M. alba* at high concentrations, reduce power and energy of germination. Biometric analysis of seedlings and adult plants grown showed that allelopathic substances have stimulating or inhibiting function depending on the stage of treatment. Moreover, they cause changes in chlorophyll contents and activity of photosystem II (PS II).

**Key words:** *Morus alba*, *Cucumis sativus*, *Sinapis alba*, allelopathy, morphology, leaves and seed germination

<sup>1</sup> Institute of Biology, Division of Plant Physiology, Pedagogical University, Podchorążych 2, 30-084 Kraków, Poland; [kasiamozdzen@interia.pl](mailto:kasiamozdzen@interia.pl)

<sup>2</sup> Faculty of Natural Sciences, Department of Biology and Ecology, Matej Bel University, Tajovského 40, 974 01 Banská Bystrica, Slovakia; [repka.peter@gmail.com](mailto:repka.peter@gmail.com)

### Introduction

The term of allelopathy (from gr. *allelon* = mutually and *pathos* = suffering, feeling, sensitivity) was introduced by Molish in 1937. It means the biochemical interactions which occur between all types of plants, including microorganisms. These interactions are mediated by allelopathic substances which are secreted from the some organisms (donors) have effect on the others (acceptors) (RICE 1984; OLESZEK 2001; GNIAZDOWSKA *et al.* 2004). Allelopathic compounds produced by higher plants are mostly secondary metabolites, which are synthesized by the acetic acid and shikimic acid pathways. Phenolics, cyanogenic glycosides, quinones, lactones, organic acids and volatile terpenes belong to the most active compounds (KOPCEWICZ & LEWAK 2002).

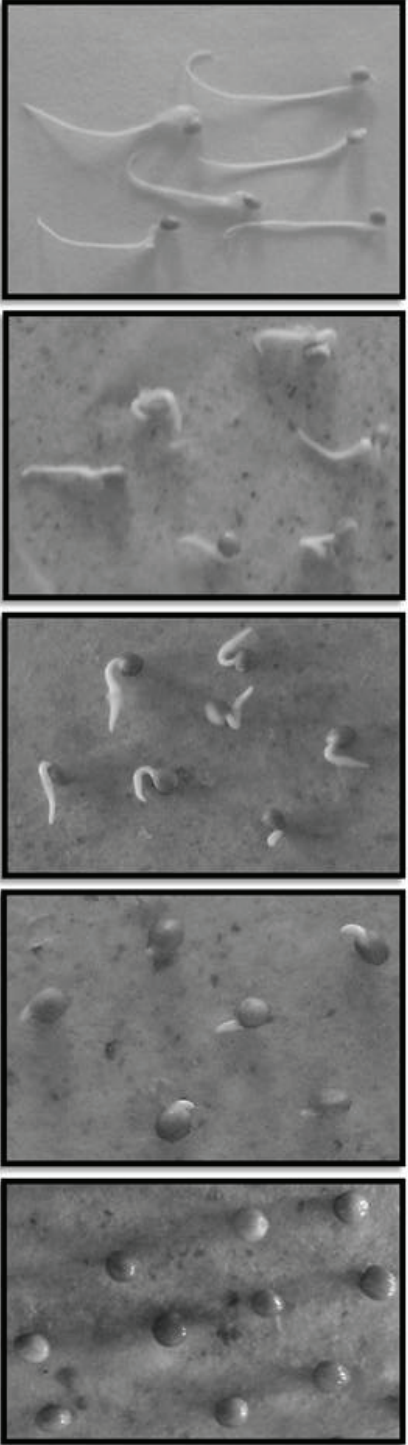
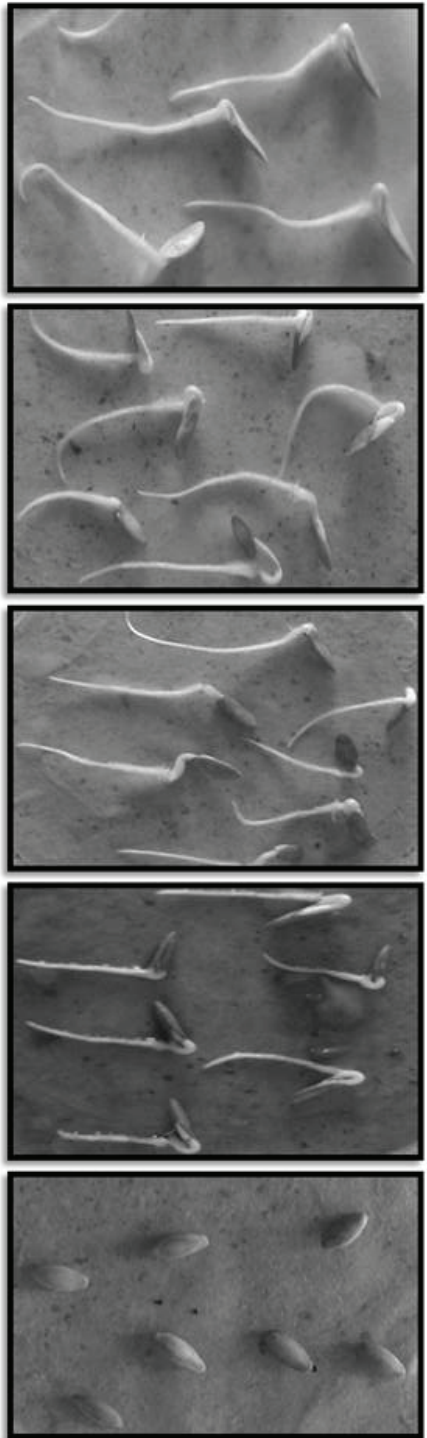
Allelopathic substances are present in all organs of the vegetative and generative organs of plants (RICE 1984). The main source of allelopathic compounds are leaves. Quantity of allelopathic compounds in plant depends on its age. It was found that they are released in much

larger quantities from young plants than from ripening or aging plants (AHMED & WARDLE 1994; WÓJCIK-WOJTKOWIAK 1998).

Allelopathic compounds are the most active early in spring, in soils with weak oxygenation. They are released into the environment by processes of evaporation, leaching from the aerial parts, by sweating of the root system or the decomposition of dead plant tissues (WÓJCIK-WOJTKOWIAK 1998; GNIAZDOWSKA *et al.* 2004). Currently, research is focused on use of the allelopathy phenomenon in protecting plants against insects, pests, nematodes and increasing their resistance to weeds (WIDERA 1994; GNIAZDOWSKA *et al.* 2004). Specifically, investigators are looking for the products, containing allelopathic compounds, on the basis of which it would be possible to synthesise natural biodegradable herbicides.

The aim of the study was to investigate the effect of aqueous extracts from the leaves of *Morus alba* L. on the germination, growth and photosynthetic activity of seedlings and adult plants of *Cucumis sativus* L. and *Sinapis alba* L.

*Cucumis sativus* L.



*Sinapis alba* L.

Fig. 1. The germination of seeds of *Cucumis sativus* and *Sinapis alba* treated with aqueous extracts (1, 3, 5, 10%) from the leaves of *Morus alba*.

## Material and methods

The main object of the experiment was to determine the influence of allelopathic substances contained in the aqueous extracts from the leaves of *Morus alba*, on the seeds of *Cucumis sativus* cv. 'Andrus F1' and *Sinapis alba* cv. 'Barge'.

In the first stage of the experiment, we determined the effect of extracts from the leaves of *M. alba* on the strength and energy of germination and growth of seedlings of *C. sativus* and *S. alba*. Before treatment, aqueous extracts from leaves were prepared, concentrations 1, 3, 5 and 10%. Specifically, finely grounded leaves were put into distilled water and incubated for 24h at 25°C. After that the solutions were filtered and stored in the fridge.

On the second stage of the experiment, 5 randomly selected germinated seeds of *C. sativus* and *S. alba* both from control and treated by extracts groups were planted into the soil.

On the third stage of the experiment, the influence of aqueous extracts of the leaves on the growth of plants from seeds germinated on distilled water was checked. For this purpose, the plants were watered by aqueous extracts of *M. alba* leaves. All seedlings were also watered with distilled water and a standard nutrient mixture 'Steiner'. Plants were grown at 25°C (day) and 18°C (night), within 12/12 h photoperiod, at light intensity 150  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  and 60-70% relative humidity (day/night).

After 21 days of cultivation, the imaging of chlorophyll fluorescence was performed, biometric analyses were conducted, content of chlorophyll *a* and *b*, biometric analysis were conducted, fresh and dry weight and water content in plants *C. sativus* and *S. alba* were determined. Chlorophyll fluorescence imaging was performed using a FluorCam – Photon Systems Instruments Company by analyzing parameters  $F_v/F_m$ ,  $F_0$ ,  $F_m$ . The contents of chlorophyll *a* and *b* in the leaves were determined using the method described in BARNES *et al.* (1992). Biometric measurements for *C. sativus* and *S. alba* included: roots length,

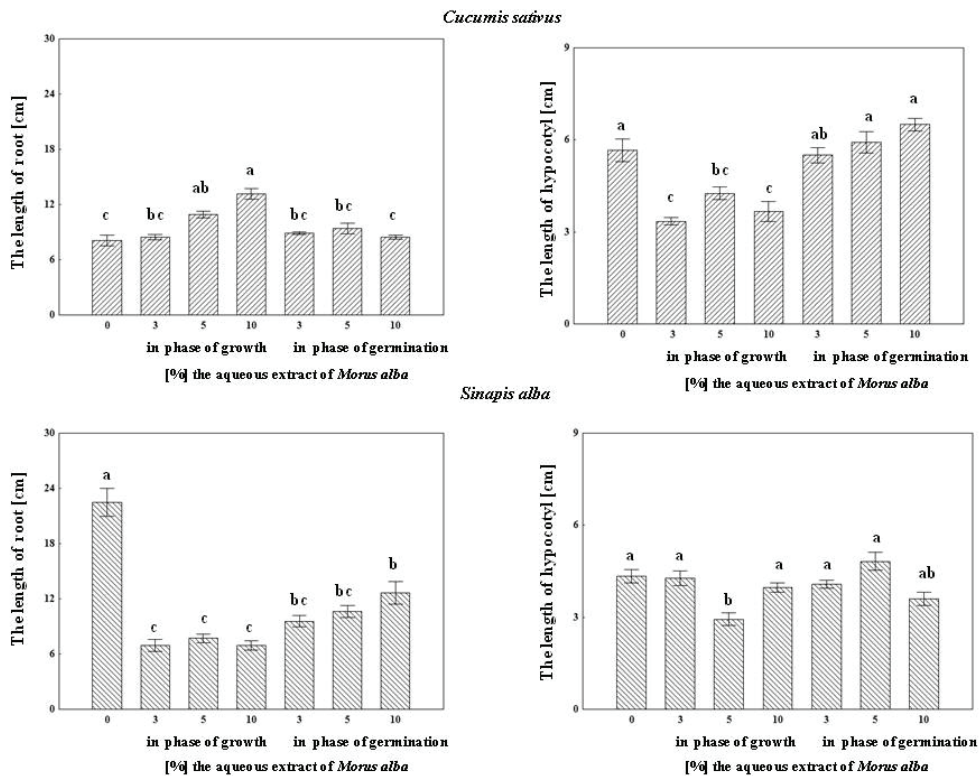
hypocotyles, petioles with cotyledons, distance from the cotyledons to the first leaves with petioles, petioles of the first row, remaining part of the stalks, the rest of momentums the plant and the numbers of leaves.

Statistical analysis was performed using STATISTICA 10.0 for Windows. Results presented in this paper are average of 8-10 of the biological or technical replicates  $\pm$  SD. The significance of differences between means was tested with parametric ANOVA. Comparisons of the significance of differences in average values between objects were made using Tukey's test (HSD) for heterogeneous groups – at confidence level of  $p \leq 0.05$ .

## Results

The present study showed that extracts from leaves of *M. alba* significantly influence on the length of seedlings and selected organs of plants. The aqueous extracts of *M. alba* leaves inhibited the process of germination of seeds (Fig. 1). Seeds germinated slow and less seeds were germinated. Reduction of germination energy was more profound with the increased concentrations of allelopathic substances. These observations were further confirmed by biometric analysis of seedlings *C. sativus* and *S. alba* (Tab. 1).

Growth disturbance during the embryonic stage has influence on the growth of seedlings. In the case of *S. alba* the extracts of *M. alba* slowed growth of the roots in every stage of the experiment but they stimulated their growth in the case of *C. sativus*. Significant differences were observed in the length of hypocotyl of *C. sativus* treated with extracts in phase of germination. In the phase of growth, 5% extract of *M. alba* demonstrated the inhibitory effect on the length of hypocotyl, the first leaves petioles, and petioles of the first row of *S. alba*. In addition, the extracts used in the phase of germination of *S. alba* increased the length of petioles cotyledons, and petioles of the first row. Generally, aqueous extracts of the leaves of *M. alba* showed an inhibitory effect especially on plants treated by extracts in the phase of growth (Fig. 2).



**Fig. 2.** The length of roots and hypocotyls in *Cucumis sativus* and *Sinapis alba* treated by (%) aqueous extracts from the leaves of *Morus alba* in the phase of germination or growth. The mean values of 8-10 replicates  $\pm$  SD are shown. Values with different letters are significantly different at  $p \leq 0.05$  by Tukey's test for inhomogeneous groups (HSD).

Moreover, the presence of allelopathic substances contributed to changes in the water content in the different organs of plants. The higher concentrated extracts of *M. alba* by which plants were watered caused a decrease in fresh and dry weight comparing to control plants.

The aqueous extracts from the leaves of *M. alba* had impacted also on the chlorophyll fluorescence. The differences in the maximal fluorescence ( $F_m$ ), on the edge and in the upper part of leaf blade were observed in the case of *S. alba* leaves. The value  $F_0$  was decreased in leaves treated with the aqueous extracts during the germination, but was increased in the plants watered by allelopathic extracts in the phase of growth. Differences in values of  $F_v/F_m$  were observed in leaves treated with extracts in the highest concentrations. For *C. sativus* the highest differences between the studied parameters were observed in control and plants germinated by

10% extracts during germination (Fig. 3 A, B).

Generally, allelopathic compounds led to an increase in the concentration of chlorophyll in leaves of *S. alba* and *C. sativus* whatever stage of treatment was (Fig. 4).

## Discussion

The differences both in time and dynamics of germination of seeds were observed in the experiment (Fig. 1). Seeds of *S. alba* started germination after 24 h and *C. sativus* – after 48 h, which may be associated with their structure, genetics or age. With increasing concentration of the allelopathic substances in the aqueous extracts from leaves of *M. alba* the reduction of energy of germination and the length of seedlings were observed. This effect was most evident when we applied an extract of 10% concentration, when the germination



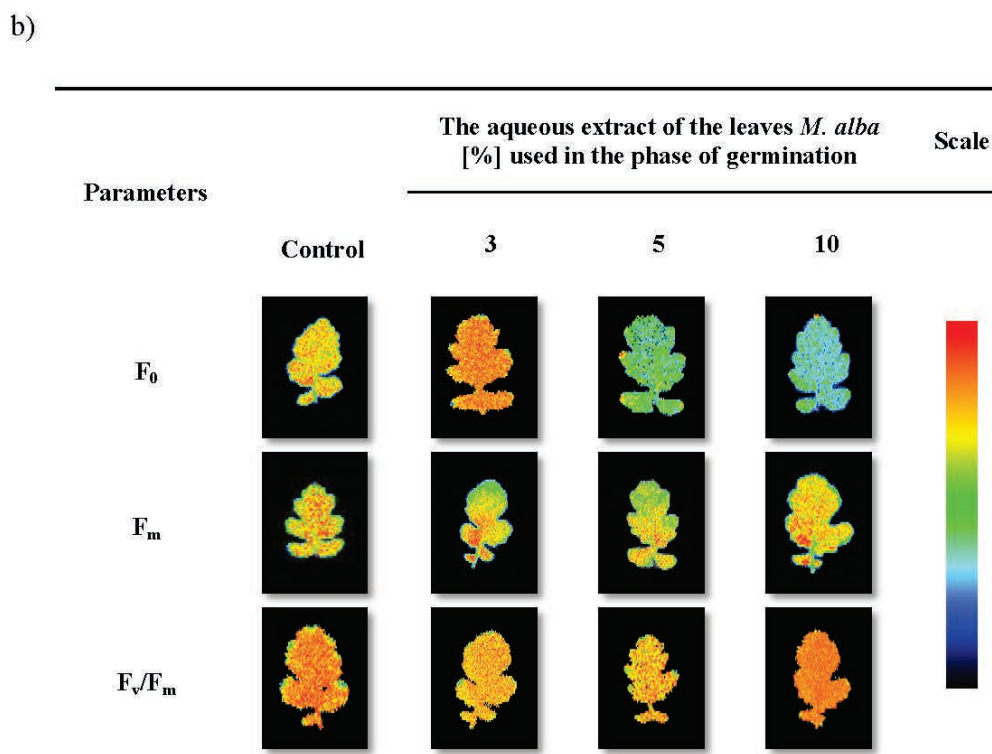
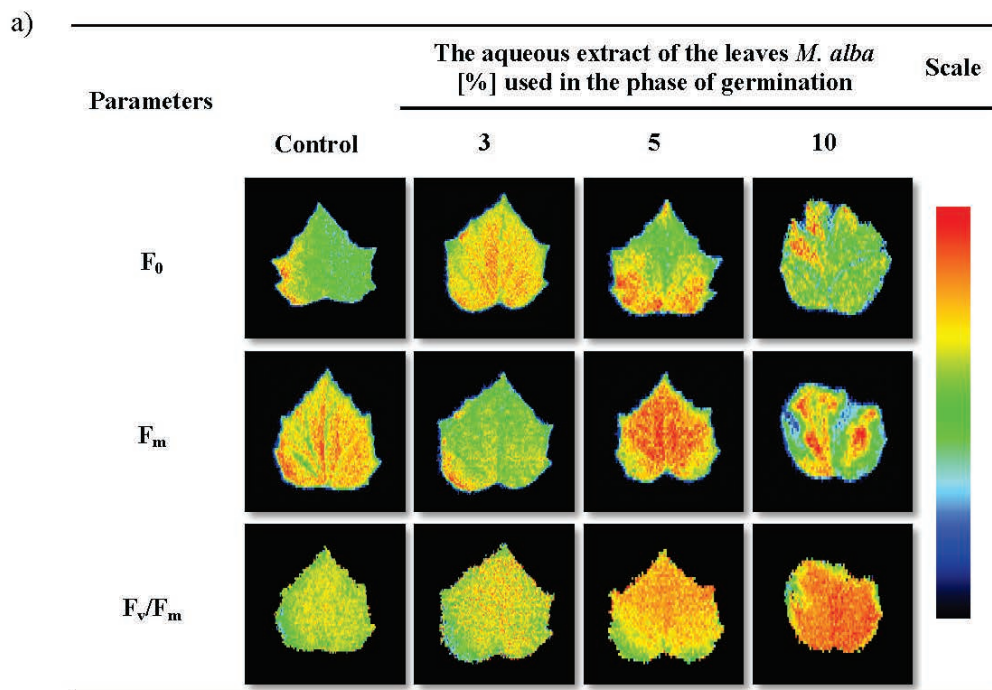
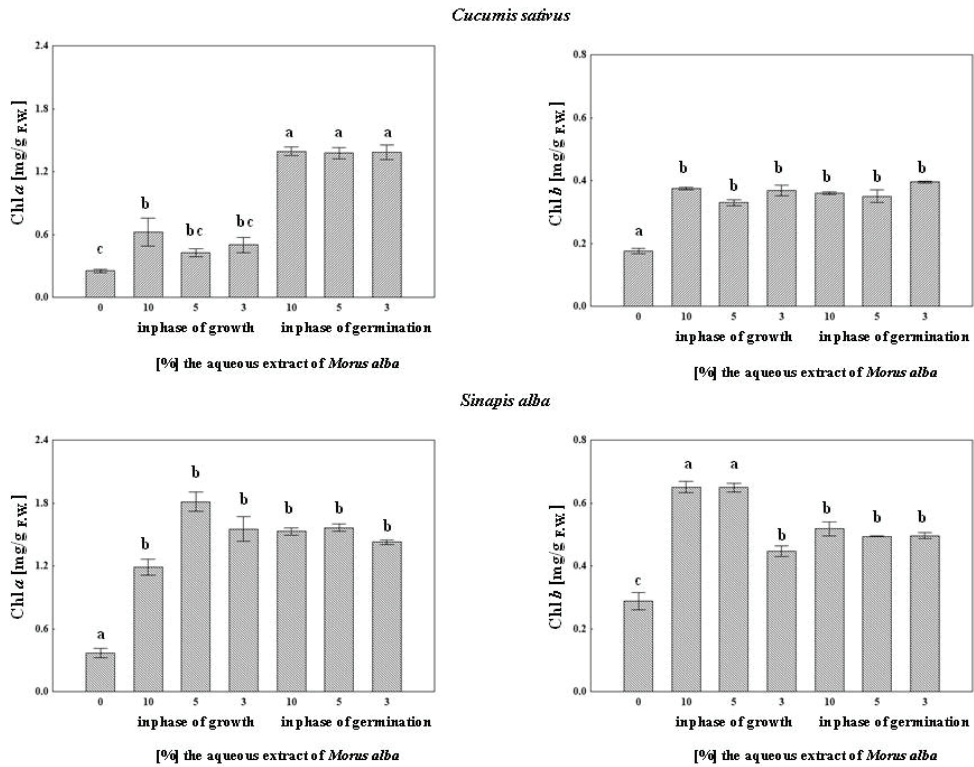


Fig. 3. Imaging of chlorophyll *a* fluorescence in leaves of studied plants based on the parameters  $F_0$ ,  $F_m$ ,  $F_v/F_m$  treated by aqueous extracts from the leaves of *Morus alba* in the phase of germination: A – *Cucumis sativus*; B – *Sinapis alba*.



**Fig. 4.** The average content of chlorophyll *a* and *b* in leaves of *Cucumis sativus* and *Sinapis alba* treated with aqueous extracts of *Morus alba* in the phase of germination or growth. The mean values of 5-6 replicates  $\pm$  SD are shown. Values with different letters are significantly different at  $p \leq 0.05$  by Tukey's test for inhomogeneous groups (HSD).

was completely inhibited (Tab. 1).

The growth is a process extremely sensitive to the presence of allelopathic substances. Aqueous extracts from the leaves of *M. alba* in these experiments showed allelopathic influence on the growth of seedlings of *C. sativus* and *S. alba*. It was better seen on the plants watered by extracts, there allelopathic compounds inhibited the development of seedlings in comparison to the plants in control. Growth inhibition both of roots and the aerial parts of the plants (Fig. 2), decrease of fresh and dry weight, changes in fluorescence parameters and chlorophyll content, are indicators of the presence of allelopathic substances (Figs. 3, 4). Influence of allelopathic compounds on cell membranes was considered as the initial action, because their damage affects all metabolic and physiological processes. These compounds modify the operation and the permeability of

membranes, impair the metabolism of proteins and lipids, leading to disturbances in the structure of cell membranes (JANICKA-RUSSAK *et al.* 2004).

Accordingly to RICE (1984), allelopathic substances have inhibitory effect on division and elongation of cells through their distortion, deformation of the nucleus and a strong vacuolization. They reduce the water potential in the cells of the leaves, affect the degree of stomatal opening, consequently the intensity of transpiration and reduce the size of active part on the root surface, changing the appearance of root hairs. Furthermore, allelopathic compounds regulate functioning of plants, using IAA oxidase. They block the process of oxidation in PSII, causing a shortage of energy resulting from the photosynthesis. They cause interference in the active transport of molecules, synthesis of pigments and other,

**Table 1.** The length of seedling of *Cucumis sativus* and *Sinapis alba* treated with aqueous extracts (1, 3, 5, 10%) of *Morus alba* leaves. The mean values of 8-10 replicates  $\pm$  SD are shown. Values with different letters are significantly different at  $p \leq 0.05$  by Tukey's test for inhomogeneous groups (HSD).

Species of plovers	Aqueous extracts from the leaves <i>Morus alba</i> (%)				
	0	1	3	5	10
<i>Cucumis sativus</i>	4,0 <sup>a</sup>	4,2 <sup>a</sup>	4,1 <sup>a</sup>	3,04 <sup>b</sup>	0 <sup>c</sup>
<i>Sinapis alba</i>	3,9 <sup>a</sup>	1,41 <sup>c</sup>	0,68 <sup>d</sup>	0,18 <sup>de</sup>	0 <sup>e</sup>

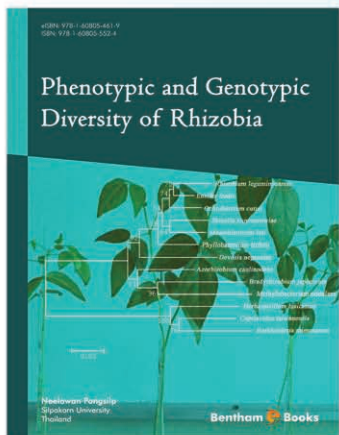
metabolites within the plant. Short-term effects of allelopathic substances can slow uptake of phosphates, nitrates and sulphates. Uptake speed of ions and their concentration in the tissues has a significant impact on the supply of minerals in the plants. Theirs optimal level is necessary for the proper growth and development (WÓJCIK-WOJTKOWIAK 1998). Reduction in the synthesis of nutrients, intake of water and the production of energy required to maintain active transport, are manifested in the reduction of fresh and dry weight.

### Conclusions

The obtained results allow concluding stimulatory and inhibitory effects of allelopathic substances of *M. alba* on the germination, growth and photosynthetic activity of *C. sativus* and *S. alba* plants, depending on concentration and stage of development on which the aqueous extracts were applied.

### References

- AHMED M., WARDLE D.A. 1994. Allelopathic potential of vegetative and flowering ragwort (*Senecio jacobea* L.) plants against associated pasture species. *Plant Soil* **164**: 61–68.
- BARNES J.D., BALAGUER L., MANRIQUE E., ELVIRA S., DAVISON A.E. 1992. A reappraisal of the use of DMSO for the extraction and determination of chlorophylls *a* and *b* in lichens and higher plants. *Environm. Exp. Bot.* **32**: 85–100.
- GNIAZDOWSKA A., ORACZ K., BOGATEK R. 2004. Allelopatia-nowe interpretacje oddziaływań między roślinami. *Kosmos – Problemy Nauk Biologicznych* **52** (2): 207–217. (in Polish)
- JANICKA-RUSSAK M., KABAŁA K., KŁOBUS G., PACHOLICKI P. 2004. Wpływ wybranych kwasów fenolowych na wzrost i aktywność plazmolewowej H+ATPazy w siewkach ogórków. *Zeszyty Problemowe Postępów Nauk Rolniczych* **496**: 325–330. (in Polish)
- KOPCEWICZ J., LEWAK S. 2002. Allelopatia. W ks.: KOPCEWICZ J., LEWAK S. (red.), *Fizjologia roślin*. PWN, Warszawa: 150–153. (in Polish)
- OLESZEK W. 2001. Techniki badań allelopatii. *Wiadomości Botaniczne* **36** (3-4): 17–25. (in Polish)
- RICE E.L. 1984. Allelopathy. 2<sup>nd</sup> ed. Academic Press, New York.
- WIDERA M. 1994. Możliwość wykorzystania zjawisk allelopatii w ochronie roślin. *Ochrona Roślin* **9**: 15–16. (in Polish)
- WÓJCIK-WOJTKOWIAK D., POLITYCKA B., WEYMAN-KACZMARKOWA W. 1998. Allelopatia. Wyd. AR, Poznań. (in Polish)



**US\$  
64.00  
only**

**Author:**  
Neelawan Pongsilp  
Thailand

eISBN: 978-1-60805-461-9

## Phenotypic and Genotypic Diversity of Rhizobia

[www.benthamscience.com/ebooks/9781608054619](http://www.benthamscience.com/ebooks/9781608054619)

### About the ebook

The book explains background knowledge about rhizobia and follows this up with a broad perspective on rhizobial diversity, information on characteristics specific to each group of rhizobia, the relationship among rhizobial groups as well as genetic factors contributed to rhizobial diversity.

### Contents

- ▶ Classification and Taxonomy of Rhizobia
- ▶ Symbiotic Variation and Plant-Growth-Promoting Traits of Rhizobia
- ▶ Genotypic Diversity of Rhizobia Assessed by Plasmid Profile
- ▶ Genotypic Diversity of Rhizobia Assessed by Polymerase Chain Reaction (PCR) Fingerprinting
- ▶ Genotypic Diversity of Rhizobia Assessed by Restriction Fragment Length Polymorphism (RFLP)
- ▶ Genotypic Diversity of Rhizobia Assessed by Sequence Analysis
- ▶ Application of Rhizobia in Agriculture
- ▶ Index

For Sales Advertising Inquiries: Contact: [marketing@benthamscience.org](mailto:marketing@benthamscience.org)

**Bentham  Books**

Visit: [www.benthamscience.com/ebooks](http://www.benthamscience.com/ebooks)  
or email: [ebooks@benthamscience.org](mailto:ebooks@benthamscience.org) for more information





УДК 581.41

## ДЕЗИНТЕГРАЦИЯ КАК МОДУС МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ЭВОЛЮЦИИ РАСТЕНИЙ

НАТАЛЬЯ П. САВИНЫХ

**Аннотация.** Морфологическая дезинтеграция оценена как модус морфологической эволюции, условие и адаптация растений к условиям биотопов с повышенной влажностью. Показано значение морфологической дезинтеграции и автономизации частей организма в этих условиях. Уточнены жизненные формы малолетних и однолетних водных и прибрежно-водных растений. Приведен спектр биоморф малолетников и однолетников вегетативного происхождения.

**Ключевые слова:** морфологическая дезинтеграция, адаптации растений, однолетники вегетативного происхождения, малолетники вегетативного происхождения, прибрежно-водные растения, водные растения, модусы морфологической эволюции

*Вятский государственный гуманитарный университет, кафедра биологии, ул. Ленина 198, г. Киров, 610007, Россия; botany@vshu.kirov.ru*

Растения, особенно семенные, являются модульными организмами – образованы структурами, повторяющимися в пространстве и во времени (Бигон и др. 1989). Главное последствие модульной организации (Марфенин 1999) – автономизация частей – независимость образующихся вновь элементов от уже существующих. У растений это проявляется в раннем формировании собственных ассимилирующих органов, корней и достаточно ранней репродукции. В результате сформированные в течение ограниченного промежутка времени элементы становятся способными выполнять все функции целостной живой системы. У разных биоморф эти автономные структуры образованы различными системами. Такими структурами у многолетних трав являются монокарпические побеги (Серебряков 1952; Troll 1964) – дифференцированные на структурно-функциональные зоны. Они формируются в течение разного времени: могут быть озимыми, моно-, ди-, олигоциклическими; и из разных структур. Это могут быть почки регулярного возобновления на корневищах, турiony разного типа: небольшие участки побегов прошлых лет, особенно у стелющихся и

ползучих трав, столонно-верхнерозеточные побеги, клубни, луковицы. Детально описаны эти структуры Т.Б. Батыгиной (Батыгина и Васильева 2002) при характеристике способов вегетативного размножения – сарментации – «...образовании отпрысков из верхушечной, боковых и придаточных почек на столонах, корневищах, корнях, которые после укоренения отделяются от материнской особи» (Батыгина и Васильева 2002: 110) и партикуляции – «...продольном расчленении растения, преимущественно его подземных органов, на отдельные живые части (партикулы), способные при отделении к самостоятельному существованию и развитию» (Батыгина и Васильева 2002: 113). Эти автономные структуры у растений разных биоморф в зависимости от морфологической целостности последних в течение разного времени находятся в составе исходного индивида. В результате формируются различные по степени воздействия на среду биоморфы: неявнополицентрические, моноцентрические, явнополицентрические и ацентрические (Воронцова и Серебрякова 1976; Шорина 1994). У столонообразующих растений, как у *Fragaria vesca* L., в ходе

онторморфогенеза закономерно чередуются две фенобиоморфы: явнополицентрическая (недолго живущий сложный индивид со столонно-розеточными побегами) и моноцентрическая – дочерние растения (Савиных и Бобров 2008).

Место и роль морфологической дезинтеграции – потери исходным организмом физиологической и морфологической целостности оказывает большое влияние на габитус растений. При этом мы поддерживаем представление Е.Л. Нухимовского (1997) о том, что партикуляция, как и сарментация – средство (точнее – способы), создающие возможность вегетативного размножения или непосредственно обеспечивающие его; процесс. Вегетативное размножение – результат этого процесса: увеличение числа особей в ценопопуляции.

Автономные структуры формируются в результате разных модусов морфологической эволюции (СЕРЕБРЯКОВА 1983): пролонгации (удлинения), аббревиации (обрыва), девиации (изменения) отдельных стадий как развития побега, так и онтогенеза растения в целом. Потеря морфологической целостности исходной особью при бесполом образовании потомков означает окончание ее (исходной особи) онтогенеза, но продолжающегося индивидуального развития в виде онтогенезов вегетативно возникших особей (рамет) многочисленных последующих поколений. При ранней морфологической дезинтеграции сокращается не только онтогенез конкретной исходной особи семенного происхождения, но и время формирования автономных структур, обеспечивающих тип биоморфы – основных модулей (Савиных 2013а). У вегетативно-подвижных растений, особенно в условиях с переменными условиями увлажнения, автономным становится отдельный монокарпический побег, как у видов рода *Rorippa* (ШАБАЛКИНА 2013) и многих других (Савиных и др. 2012). Большинству биоморф этих биотопов свойственна тенденция к монокарпичности исходных особей и потомков (Савиных 2013б). Реализуется она по-разному.

1. Без образования специализированных органов и их частей путем а) ранней морфологической дезинтеграции у ацентрических биоморф (*Lysimachia nummularia* L., *Veronica beccabunga* L.); б) «вписывания» в среду на основе имеющихся однолетних структур (соцветия-стрелки при наличии многолетней вегетативной оси у *Butomus umbellatus* L.).

2. Изменение в онтогенезе побега: а) пролонгация – своеобразное итеративное ветвление при формировании синфлоресценции из нескольких силлептических побегов последовательных порядков ветвления, значительно повышающее семенную продуктивность у явнополицентрических и явнополицентрических биоморф замещающих малолетников *Alisma plantago-aquatica* L., *Sagittaria sagittifolia* L. (ЛЕЛЕКОВА 2006); б) пролонгация – полегание побегов после цветения и образование из почек средней зоны торможения монокарпических побегов силлептических боковых розеточных вегетативных побегов, в будущем – вегетативных диаспор у явнополицентрических биоморф – облигатно у *Rorippa amphibia* (L.) Bess. и переходных к ним габитусов – явнополицентрические фенобиоморфы при полегании побегов у *Caltha palustris* L., *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. (МАЛЬЦЕВА 2009); в) базальная девиация как образование специализированных структур для вегетативного расселения и размножения у явнополицентрических биоморф – столоны и клубни у *Sagittaria sagittifolia*; столоны у *Oenanthe javanica* (Blume) DC. (ПЕТРОВА и БАРЫКИНА 2010); г) базальная девиация в развитии побега – запас питательных веществ в розеточной части побега у *Rorippa amphibia* (ШАБАЛКИНА и САВИНЫХ 2012а).

3. Изменения корней: а) образование корневых отпрысков и развитие из этих диаспор рамет у вегетативных малолетников и однолетников *Rorippa palustris* (L.) Bess., *R. xanceps* (Wahlenb.) Reichenb. (ШАБАЛКИНА 2013); б) терминальная пролонгация – формирование вторичностержневых корневых систем

в виде значительного утолщения и удлинения отдельных придаточных корней с закреплением особи на занятой территории у малолетников *R. palustris*, *R. хanceps* (ШАБАЛКИНА И САВИНЫХ 2012б, 2013); образование корневых шишек *Sium latifolium* L. (ПЕТРОВА 2012).

4. Терминальная аббревиация онтогенеза генеты и рамет: ранняя морфологическая дезинтеграция с образованием компактного (*Alisma plantago-aquatica*, *Oenanthe aquatica*, *Cicuta virosa* L., *Sium latifolium*) или диффузного (*Sagittaria sagittifolia*, виды рода *Rorippa*) клонов.

Эти изменения определяются, прежде всего, пластичностью элементарного модуля: разветвление побегов из почек без периода покоя, образование и изменение придаточных корней с последующими изменениями универсального модуля (САВИНЫХ 2013а). Кроме того – ранней морфологической дезинтеграцией, что приводит к формированию в течение жизни раметы единственного универсального модуля и совпадению его с основным.

Монокарпичность рамет обеспечивает моноцентрическим и неявнополицентрическим особям длительное существование на занятом участке при высокой энергии семенного воспроизведения. У растений с симподиальными длиннопобеговой и полурозеточной моделями, единый центр сохраняется в виде компактного клона; дочерние особи сохраняют кажущееся единство из-за большого числа придаточных корней. Это обеспечивает существование растений в условиях прибрежий. У растений явнополицентрических биоморф преобладает вегетативное образование потомков. Тенденция к монокарпичности рамет у них реализуется в полной мере. Образующиеся диаспоры автономны настолько, что совсем не зависят от материнского организма, способны и

цвети, и формировать новые зачатки на следующий год. При образовании большого числа семян семенное возобновление у этих видов подавлено, преобладает вегетативное воспроизведение. Монокарпичность рамет обеспечивает поликарпичность растения в целом, значительную независимость особей от меняющихся условий среды.

Сформировавшаяся в условиях прибрежий тенденция к монокарпичности рамет еще в большей степени проявляется у гидрофитов. Исследования биоморфологии прибрежно-водных и водных растений в течение последнего десятилетия показало, что многие прибрежно-водные и водные травы вовсе не являются многолетними. Большая часть их – малолетники, значительная группа однолетников вегетативного происхождения. Это – поликарпические растения с монокарпическими раметами, формирующимися из вегетативных диаспор в результате сарментации или партикуляции исходных особей. Поэтому в отделе “Водные и прибрежно-водные растения” в системе жизненных форм И.Г. СЕРЕБРЯКОВА (1962) мы (САВИНЫХ 2009) выделили тип “Поликарпки с тремя подтипами”. В том числе – Подтип 2 – Малолетники и Подтип 3 – Однолетники вегетативного происхождения. При составлении системы биоморф использованы следующие признаки для выделения таксономических категорий. По числу плодоношений в ходе большого жизненного цикла определяли тип. По длительности жизни особей – подтип. По степени вегетативной подвижности – класс. По длительности жизни надземных осей – подкласс. По характеру воздействия особи на среду – группу, по типу подземных органов – подгруппу, а по типу побега, определяемому длиной междоузлий и положением в пространстве – Секцию. Основные биоморфы<sup>1</sup> прибрежно-водных и водных растений представлены в следующих двух подтипах.

<sup>1</sup> В скобках указаны модельные виды. При составлении системы биоморф использованы, кроме уже указанных, работы Е.В. Лелековой (2006).

**Подтип 2. Малолетники****Класс 1. Вегетативно-неподвижные****Подкласс 1. Травы****Группа А. Неявнополицентрические**

**Подгруппа а.** Кистекорневые замещающие двулетники (*Caltha palustris* с несколькими ортотропными монокарпическими побегами)

**Группа Б. Явнополицентрические**

**Подгруппа а.** Кистекорневые замещающие двулетники (*Caltha palustris* с анизотропными монокарпическими побегами)

**Группа В. Моноцентрические**

**Подгруппа а.** Кистекорневые замещающие двулетники (*Caltha palustris* с одним ортотропным монокарпическим побегом).

**Класс 2. Вегетативно-подвижные****Подкласс 1. Травы****Группа А. Явнополицентрические**

**Подгруппа а.** Поверхностноползучие верхнерозеточные (*Calla palustris* L.)

**Подгруппа б.** Длиннокорневищные (*Sparganium angustifolium* Michx.)

**Подгруппа в.** Столонно-розеточные (*Stratiotes aloides* L.)

**Группа Б. Ацентрические**

**Подгруппа а.** Наземноползучие (*Lysimachia nummularia* L.)

**Подтип 3. Однолетники вегетативного происхождения****Класс 1. Вегетативно-подвижные****Подкласс 1. Травы побеговые****Группа А. Явнополицентрические**

**Подгруппа а.** Подземно-столонно-клубневые (*Potamogeton pectinatus* L.)

**Подгруппа б.** Столонно-розеточные (*Hydrocharis morsus-ranae* L.)

**Группа Б. Моноцентрические**

**Подгруппа а.** С всплывающими удлиненными побегами (*Myriophyllum verticillatum* L.)

**Группа В. Ацентрические**

**Подгруппа а.** Всплывающие укореняющиеся

Секция а. Полурозеточные (*Batrachium*

*trichophyllum* (Chaix) Bosch)

Секция б. Верхнерозеточные (*Callitriche palustris* L.)

Секция в. Длиннопобеговые (*Potamogeton compressus* L.)

**Подгруппа б.** Свободноплавающие (*Urticularia vulgaris* L.)

**Подкласс 2. Листецовые травы****Группа А. Ацентрические**

**Подгруппа а.** Свободноплавающие (*Lemna minor* L.)

**Подгруппа б.** Погруженные (*Lemna trisulca* L.)

Таким образом, дезинтеграция, как потеря индивидом морфологической целостности при наличии у него достаточно автономных зачатков, является важнейшим условием, обеспечивающим адаптации растений к биотопам с повышенной влажностью. В рамках аббревиации онтогенеза конкретной особи с одной стороны, и пролонгации большого жизненного цикла как совокупности онтогенезов всех вегетативных потомков, с другой, дезинтеграция вне сомнения является важнейшим модусом морфологической эволюции растений, обеспечившим цветковым растениям успешное вторичное освоение водоемов. Ареной формирования многих адаптаций для этого были территории с переменными условиями увлажнения.

Исследование поддержано Грантом РФФИ № 13-04-01057.

**Цитируемые источники**

- БАТЫГИНА Т.Б., ВАСИЛЬЕВА В.Е. 2002.** Размножение растений. Санкт-Петербург.
- БИГОН М., ХАРПЕР ДЖ., ТАУНСЕНД К. 1989.** Экология: особи, популяции и сообщества. Т. 1. Мир, Москва.
- ВОРОНЦОВА А.И., СЕРЕБРЯКОВА Т.И. (РЕД.) 1976.** Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). Наука, Москва.
- ЛЕЛЕКОВА Е.В. 2006.** Биоморфология водных и прибрежно-водных семенных растений северо-востока Европейской России. Дисс... канд. биол. наук. Пермь.



- МАЛЬЦЕВА Т.А. 2009.** Биоморфология некоторых кистекорневых гигрогелофитов. Дисс... канд. биол. наук. Сыктывкар.
- МАРФЕНИН Н.Н. 1999.** Концепция модульной организации в развитии. *Журн. общ. биол.* **60** (1): 6–17.
- НУХИМОВСКИЙ Е.А. 1997.** Основы биоморфологии семенных растений. 1. Недра, Москва.
- ПЕТРОВА С.Е. 2012.** Биоморфология прибрежно-водных зонтичных (на примере родов *Sium* L., *Berula* W.D.J. Roch., *Cicuta* L., *Oenanthe* L.) В сб.: Тимонин А.К. (ред.), Леонид Васильевич Кудряшов. Ad memoriam: 129–140. МАКС Пресс, Москва.
- ПЕТРОВА С.Е., БАРЫКИНА Р.П. 2010.** Пластичность биоморфы *Oenanthe aquatica* (L.) Poir. в связи с прибрежно-водной средой обитания. *Бюл. МОИП. Отд. Биол.* **115** (2): 11–19.
- САВИНЫХ Н.П. 2009.** Биоморфология и система жизненных форм водных и прибрежно-водных растений. *Труды VIII Международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых 2: 173–182.* Москва.
- САВИНЫХ Н.П. 2013а.** Модульная организация растений и ее последствия. *Mod. Phytomorphol.* **3**: 139–145.
- САВИНЫХ Н.П. 2013б.** О некоторых особенностях структурной организации растений в условиях переменного увлажнения. *Принципы и способы сохранения биоразнообразия: материалы V Международной научной конференции 1: 38–41.* Йошкар-Ола.
- САВИНЫХ Н.П., БОБРОВ Ю.А. (ред.) 2008.** Современные подходы к описанию структуры растений. Лобань, Киров.
- САВИНЫХ Н.П., ДЕГТЕРЕВА О.П., ЖУРАВАЛЕВА И.А., ЧУПРАКОВА Е.И., ШАБАЛКИНА С.В. 2012.** Структурная поливариантность растений с позиций модульной организации. *Mod. Phytomorphol.* **1**: 37–41.
- СЕРЕБРЯКОВ И.Г. 1952.** Морфология вегетативных органов высших растений. Сов. наука, Москва.
- СЕРЕБРЯКОВ И.Г. 1962.** Экологическая морфология растений. Высшая школа, Москва.
- СЕРЕБРЯКОВА Т.И. 1983.** О некоторых модусах морфологической эволюции цветковых растений. *Журн. общ. биологии 5: 579–592.*
- ШАБАЛКИНА С.В. 2013.** Биоморфология некоторых видов рода *Rorippa* Scopoli (Cruciferae Juss.). Автореф. дисс... канд. биол. наук. Сыктывкар.
- ШАБАЛКИНА С.В., САВИНЫХ Н.П. 2012а.** Биоморфология *Rorippa amphibia* (Brassicaceae). *Растительные ресурсы 48* (3): 315–325.
- ШАБАЛКИНА С.В., САВИНЫХ Н.П. 2012б.** О корнеотпрысковой жизненной форме *Rorippa хanceps* (Wahlenb.) Reichenb. (Brassicaceae). *Вестник Тюменского государственного университета 6: 118–122.*
- ШАБАЛКИНА С.В., САВИНЫХ Н.П. 2013.** Особенности онтогенеза *Rorippa хanceps* (сем. Cruciferae) в подзоне южной тайги. *Вестник Тверского государственного университета. Серия биология и экология 31* (23): 143–155.
- ШОРИНА Н.И. 1994.** Опыт синтетического подхода к классификации жизненных форм папоротников. *Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки: 8–9.* Прометей, Москва.
- TROLL W. 1964.** Die Infloreszenzen. Typologie und Stellung im Aufbau des Vegetationskörpers. 1. Jena.

## MORPHOLOGICAL DISINTEGRATION AS A MODE OF MORPHOLOGICAL EVOLUTION OF PLANTS

NATALYA P. SAVINYKH

**Abstract.** Morphological disintegration evaluated as a mode of morphological evolution, condition and adaptation of plants to biotopes the conditions of with high humidity. The value of morphological disintegration and autonomization of the parts of organism in these conditions was shown. The life forms of oligoennial plants, as well as of annual aquatic and coastal-aquatic plants were clarified. The spectrum of biormorphes of oligoennial and annual plants of vegetative origin was represented.

**Key words:** morphological disintegration, adaptation of plants, annual plants of vegetative origin, oligoennial plants, coastal-aquatic plants, aquatic plants, mode of morphological evolution



# Scratchpads

biodiversity online

**Scratchpads** is an **open source** and **free to use** platform that enables you to work in a collaborative online environment.

With a Scratchpad you can easily create your own website to **structure, manage, link** and **publish** your **biodiversity** data.

Currently with more than 7,000 active users from all over the world forming 640 communities, Scratchpads hold data for 190,000 taxa.

Start your Scratchpad site now  
<http://scratchpads.eu>

### A place for your data



Create and manage different types of biodiversity data online. Scratchpads store all kinds of biodiversity data from taxonomies, media, literature and pages to species descriptions, observations, morphological and ecological traits, and more!

### A collaborative environment



An extensive suite of communication tools, including forums, blogs, newsletters and content feedback allow you to nurture and sustain vital online discussions with your peers.

### A link to big data



Scratchpads are built to easily share and link your data with all the major biodiversity repositories including: Encyclopedia of Life (EOL), IUCN Red List, the Global Biodiversity Information Facility (GBIF), Biodiversity Heritage Library (BHL) and the Bibliography of Life.

### A publication platform



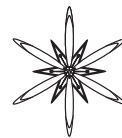
A work environment to bring together your community's data, easily compile manuscripts and directly send them to be published in a peer-reviewed and open-access journal. Take credit for all your work, no matter how big it is!

Scratchpads are being developed since 2007 under several UK and EU projects and are currently supported by the Natural History Museum of London.



UNIVERSITY OF  
OXFORD





## АНТЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ РЕПРОДУКТИВНОЙ БИОЛОГИИ НЕКОТОРЫХ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ КРЫМА

СВЕТЛАНА В. ШЕВЧЕНКО

**Аннотация.** В работе представлены результаты изучения процессов цветения и опыления некоторых энтомофильных (*Arbutus andrachne* L., *Campanula sibirica* L., *C. taurica* Juz., *Passiflora cearulea* L. и *P. incarnata* L., *Glaucium flavum* Crantz), анемофильных (*Davidia involucrata* Baill., *Pistacia mutica* Fisch. et Mey.) растений и растений со смешанным способом переноса пыльцы (*Olea europaea* L. и *Camptotheca acuminata* Decne). Описан механизм извлечения пыльцы из пыльников и попадания ее на рыльца пестиков, показана согласованность строения элементов цветка и способа попадания пыльцы на рыльце пестика, а также действий насекомых-опылителей и процессов формирования структурных элементов цветка. Сделано заключение о сопряженной эволюции в адаптациях между цветками и насекомыми у энтомофильных растений и, в целом, об адаптивной направленности эволюции специальных приспособлений для эффективного опыления.

**Ключевые слова:** цветение, опыление, цветковые растения

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр, пгт Никита, Ялта, АР Крым, 98648, Украина; Shevchenko\_nbs@ukr.net

### Введение

Одним из наиболее важных этапов репродуктивного цикла цветковых растений является период цветения, когда происходят процессы опыления и оплодотворения, эффективный результат которых обеспечивает в последующем формирование плодов и семян и, в конечном итоге, семенное размножение вида. Биология развития цветка и его структурных элементов в сочетании с экологией опыления, которая, по определению К. Фегри и Л. Ван дер Пейла (1982), обсуждает взаимодействие растений с векторами опыления, представляет собой предмет исследования антэкологии (Пономарев 1960; Пономарев и Демьянова 2000; Терехин 2000; Шевченко 2009; Шевченко и др. 2010). Знания антэкологических особенностей того или иного вида растений, развития элементов его цветка, процессов цветения и способов опыления дополняют общие сведения о его биологии, а также необходимы при решении теоретических вопросов систематики и филогении и разработке практических

приемов сохранения редких видов или создания новых форм ценных лекарственных, технических и декоративных растений.

### Материалы и методы исследований

В исследования были включены представители флоры Крыма: земляничник мелкоплодный *Arbutus andrachne* L. (сем. Ericaceae), колокольчик сибирский *Campanula sibirica* L. и колокольчик таврический *C. taurica* Juz. (сем. Campanulaceae), мачок желтый *Glaucium flavum* Crantz (сем. Papaveraceae) и фисташка туполистная *Pistacia mutica* Fisch. et Mey. (сем. Anacardiaceae) и интродуцированные на юг Украины виды: пассифлора голубая *Passiflora cearulea* L., п. шелковицелистная *P. morifolia* Mast., п. съедобная *P. edulis* Sims и п. телесноцветковая *P. incarnata* L. (сем. Passifloraceae), давидия *Davidia involucrata* Baill. (сем. Davidiaceae), маслина европейская *Olea europaea* L. (сем. Oleaceae) и кампотота остроколючая *Camptotheca acuminata* Decne (сем. Nyssaceae).

Наблюдения за процессами цветения

и опыления интродуцированных видов проводили в условиях их выращивания в Никитском ботаническом саду, а у представителей местной флоры – в пределах природного ареала в горном Крыму. При этом были использованы методики А.Н. Пономарева (1960), А.Н. Пономарева и Е.И. Демьяновой (2000), а также В.Н. Голубева и Ю.С. Волокитина (1986 а, б). Фотоснимки выполнены с помощью цифровых фотокамер Canon A 550 и Canon A 3100 IS.

### Результаты и их обсуждение

Поскольку особенности антропоэкологии цветковых растений играют определяющую роль в обеспечении последующих важнейших этапов репродукции – оплодотворения и формирования семян, для выявления закономерностей репродуктивного процесса цветковых растений всестороннее изучение цветения и опыления представляется чрезвычайно важным. Известно, что основным типом опыления является перекрестное опыление (аллогения), которое обуславливает и стимулирует трансформацию обоих компонентов: в процессе эволюции совершенствуется строение элементов цветка в зависимости от агента, производящего опыление, с одной стороны, и изменяется строение и поведение опылителя, с другой. Агенты опыления могут быть биотические и абиотические, а приспособления для осуществления переноса пыльцы с цветка на цветок весьма разнообразны и специфичны.

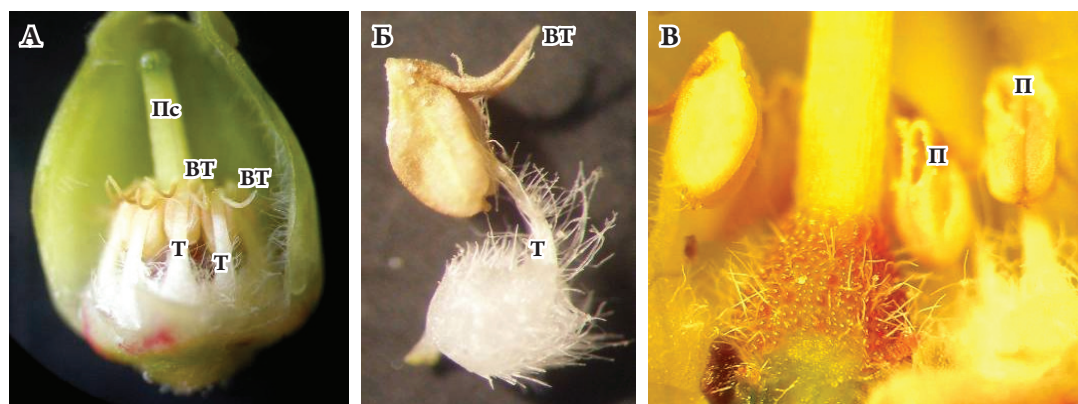
Так, у *Arbutus andrachne* приспособлением для рассеивания пыльцы являются выросты с внешней стороны пыльника, которые, при посещении цветка насекомыми, служат плечиками рычага, способствующего так называемому выстреливанию пыльцы через апикальные поры (рис. 1 А-В). У *A. andrachne* крупная тетраидная пыльца, которая образуется в результате того, что микроспоры после мейоза не распадаются, в каждой из них проходит дифференцирующий

митоз, потом спермиогенное деление и формируются трехклеточные пыльцевые зерна, скрепленные с помощью висциновых нитей. Вследствие рассеивания с помощью выростов на пыльнике пыльца попадает на тело насекомого, прикрепляется к нему и переносится с цветка на цветок. Дихогамия, свойственная данному виду, также способствует перекрестному опылению (Рис. 1).

Ярким примером оригинального механизма раскрытия цветка и опыления с помощью насекомых являются виды рода *Passiflora* L., обладающие способностью тычинок и пестиков к активному движению в период цветения. Цветок *Passiflora* 5-членный, внутри него выделяется яркая корона из длинных окрашенных прямых или волнистых нитей. Корона вместе с андрогинофором образует (согласно описательной морфологии А.А. ФЕДОРОВА и З.Т. АРТЮШЕНКО 1975) хорошо развитый тор (Рис. 2).

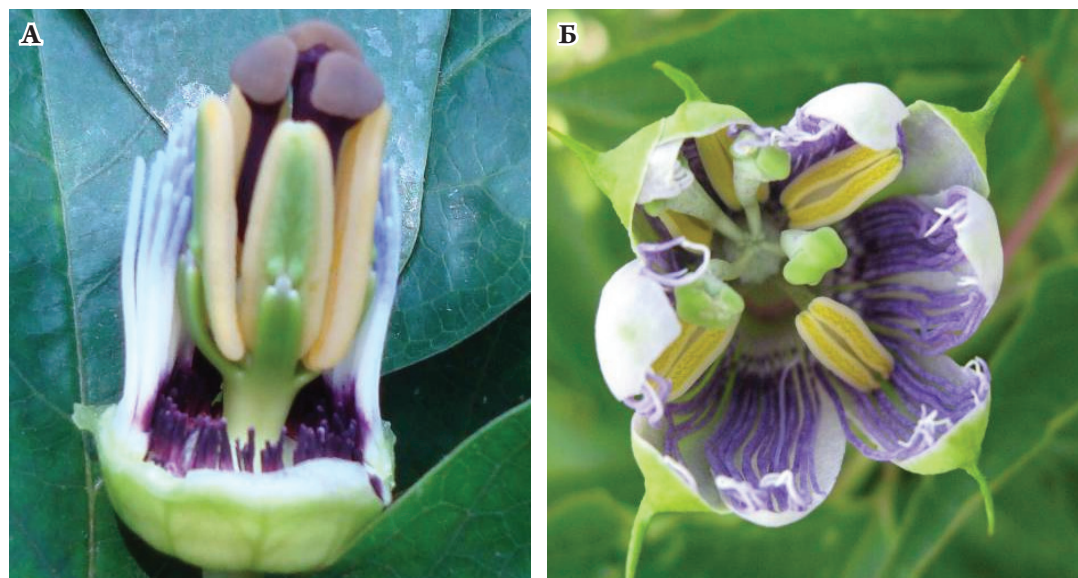
В условиях южного берега Крыма изучаемые виды *Passiflora* цветут обильно и долго – с мая до сентября, с максимумом в июле. Цветки раскрываются, в основном, в середине дня, причем один цветок раскрывается в течение 2-5 минут: сначала отгибаются от центра прицветники, сразу за ними чашелистики и затем лепестки. Последующие четко выраженные движения тычинок и пестиков приводят к изменению положения пыльников, которые в бутоне располагаются вертикально, раскрываются интрорзно, затем отгибаются и принимают положение, параллельное поверхности земли, но сначала щелью вверх (Рис. 2 Б), затем – вниз (Рис. 3 А). В результате создаются условия для попадания пыльцы из раскрытых пыльников на тело насекомых и последующего переноса ее на другие цветки, то есть осуществлению аллогении. В конце цветения цветка столбики разворачиваются, опускаются и рыльца столбиков могут касаться пыльников и привести к автогении (Рис. 3 Б). Следует отметить, что для изучаемых видов *Passiflora* свойственны как первичные аттрактанты (пыльца, нектар),





**Рис. 1.** Отдельные фрагменты и элементы цветка *Arbutus andrachne*: А – фрагмент цветка с частично удаленным околоцветником; Б – тычинка; В – пыльники с раскрытыми порами. ВТ – выросты тычинок; П – поры; Пс – пестик; Т – тычинки.

**Fig. 1.** Separated fragments and elements of *Arbutus andrachne* flower: А – fragment of the flower with partly remote perianth; Б – stamen; В – anthers with patent pores. ВТ – excrescences of the stamens; П – pores; Пс – pistil; Т – stamens.



**Рис. 2.** Бутон *Passiflora caerulea* (А) с частично удаленным околоцветником и полуоткрытый цветок *P. incarnata* (Б).

**Fig. 2.** The flower bud of *Passiflora caerulea* (А) with partly remote perianth and the half-open flower of *P. incarnata* (Б).

так и вторичный (запах). Обращает на себя внимание весьма своеобразное, крестовидное сочленение тычиночной нити и пыльника, которое и позволяет в процессе цветения совершать целенаправленные движения пыльников (см. Рис. 2 А).

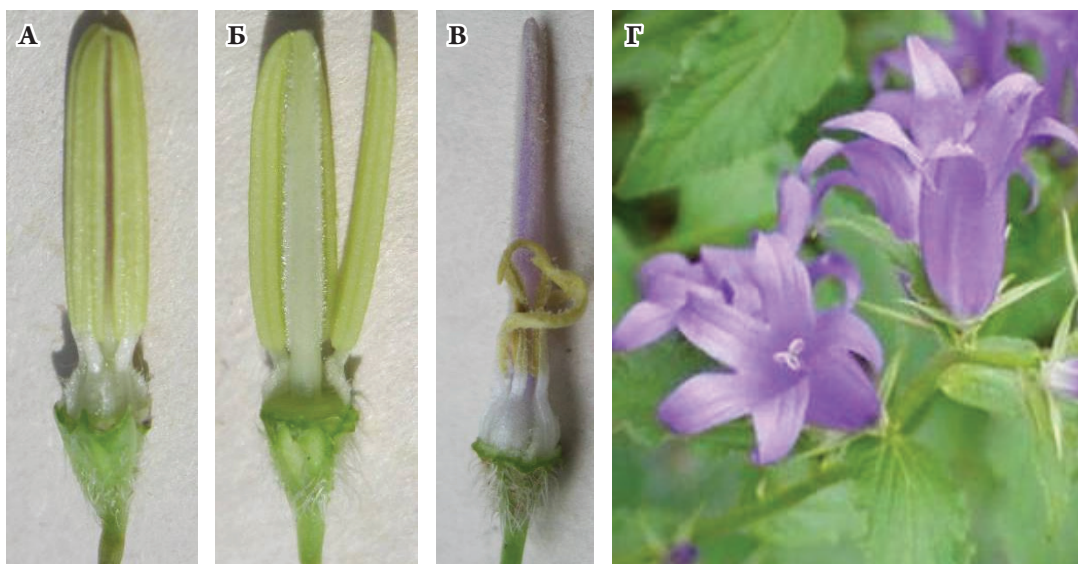
Пыльца у изучаемых видов *Passiflora* обильная, яркого желтого цвета, нектарный

диск крупный, прикрепленные к нему волоски ярко окрашены, нектар с тонким ароматом. Все эти качества совместно с окраской лепестков и короны привлекают множество насекомых (Рис. 3). Единицей опыления является отдельный цветок, хотя массовое цветение увеличивает возможности продуктивного опыления.



**Рис. 3.** Раскрытые цветки *Passiflora caerulea* на разных этапах цветения: **А** – раскрытый цветок с пчелой; **Б** – цветок в конце цветения.

**Fig. 3.** Open flowers of *Passiflora caerulea* at the different stages of flowering: **A** – open flower with a bee; **B** – flower in the end of the flowering.



**Рис. 4.** Мужские и женские генеративные структуры *Campanula sibirica* на разных стадиях цветения: **А** – андроцей в бутоне; **Б** – андроцей с частично удаленными тычинками и пестик в бутоне; **В** – тычинки и пестик в конце цветения; **Г** – раскрытые цветки.

**Fig. 4.** Male and female generative structures of *Campanula sibirica* at different stages of the flowering: **A** – androecium at the flower bud; **B** – androecium with partly remote stamens and pistil at the flower bud; **B** – stamens and pistil at the end flowering; **Г** – open flowers.

К концу дня элементы околоцветника смыкаются, столбики поднимаются, и рыльца несколько выступают наружу, что не исключает возможность попадания на них пыльцы, если еще не произошло опыление. К утру следующего дня раскрывшиеся накануне

цветки закрываются и при эффективном опылении в них начинают развиваться плоды и семена. Аналогичный механизм раскрытия цветков наблюдается и у *Passiflora edulis* и *P. morifolia*.

Уникальный способ подачи пыльцы

наблюдается у видов рода *Campanula* L. Цветут колокольчики в Крыму с мая по август, включительно. Цветение одного цветка довольно продолжительное и длится 7-10 суток. Андроцей представлен пятью тычинками. Тычинки прямые и равные, прикреплены к основанию нектарного диска, раскрываются интрорзно. Раскрываются интрорзно. Тычиночные нити имеют расширенные основания, которые, смыкаясь, образуют купол с отверстием сверху.

Гинецей синкарпный, с нижней завязью. Нектарник внутрицветковый, в виде диска над завязью, его окраска варьирует от молочно-белой до ярко-лимонной. Столбик центральный, прямостоячий, увядающий, неоппадающий, покрыт множеством одноклеточных волосков эпидермального происхождения (Рис. 4, 5), как и у некоторых других видов рода *Campanula*, например, *C. subcapitata* M., *C. maleevii* Fed., *C. rapuncululus* L., *C. patula* L., *C. uniflora* L. (Федоров 1957, 1978).

В бутоне *Campanula* тычинки полностью закрывают столбик – пыльники плотно охватывают столбик пестика, а расширенные в нижней своей части тычиночные нити, смыкаясь, образуют своеобразный купол с отверстием сверху. Раскрываются пыльники в закрытом бутоне интрорзно, пестик в это время еще недоразвит, то есть наблюдается явление протерандрии (созревание андрцея наступает раньше созревания гинецея). По мере роста пестика волоски, покрывающие столбик, поддевают пыльцевые зерна и извлекают их из пыльников, в результате чего весь столбик покрывается пылью. Насекомое, привлекаемое яркой окраской цветка и ароматом, подлетает к цветку и в поисках нектара через отверстие в куполе хоботком достигает нектарного диска. При этом насекомое лапками, брюшком, а иногда и крыльями, снимает пыльцу, находящуюся на столбике. Возвращаясь назад, опылитель повторно касается столбика, дополнительно собирая пыльцу, что способствует еще большему ее закреплению на теле насекомого.

После поллинии тычинки увядают, скручиваются еще до раскрытия лопастей

рыльца пестика, так что в раскрытом цветке наблюдаются только остатки пыльников. В полностью раскрытом цветке лопасти рыльца развертываются. В конце цветения цветка, когда лопасти рыльца закручены и опущены вниз, они могут касаться столбика, и пыльца, которая осталась на нем, может оказаться на лопастях рыльца и произвести самоопыление.

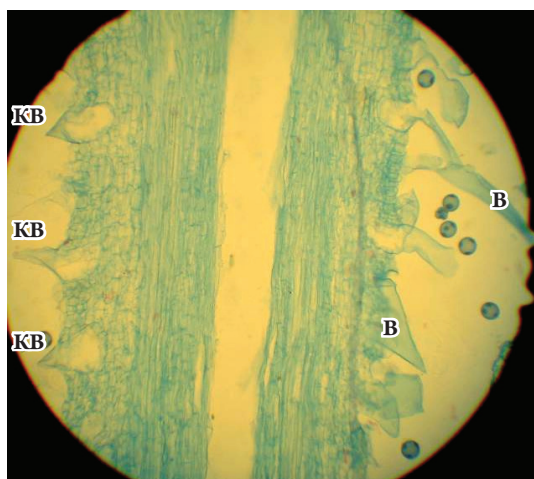
Для изучаемых видов рода *Campanula* характерны как первичные аттрактанты (пыльца и нектар), так и вторичные (визуальный аттрактант – окрашенные цветки, аромат). Единицей опыления являются цветки, собранные в рыхлые соцветия.

Следует обратить внимание на тот факт, что после завершения функции извлечения пыльцы из пыльников и снятия ее насекомыми со столбика, волоски, покрывающие столбик, постепенно исчезают. Они втягиваются в поверхностную ткань столбика, расширяя основание волоска, и от них остаются только кончики, которые незначительно возвышаются над эпидермой столбика, (см. Рис. 5), то есть у данных видов наблюдается явление инвагинации, или ретракции волосков.

Очень интересным является способ опыления у *Glaucium flavum*. В Крыму *G. flavum* произрастает на южном берегу по каменистым склонам, цветет в мае-июле, плодоносит в июне-сентябре. Цветок *G. flavum* ярко желтого цвета, с двумя скрученными чашелистиками, которые опадают в начале цветения цветка, и четырьмя лепестками, расположенными в два круга, без нектарника (Рис. 6 А-Г). Андроцей представлен множеством свободных тычинок с длинными тычиночными нитями. Пыльники раскрываются экстрорзно в только что раскрытом цветке, отгибаются от пестика в разные стороны, особенно при движении воздуха (Рис. 6 Б).

Пыльца жиросодержащая, высыпается на лепестки, где большую ее часть съедают насекомые, которых привлекает яркий цвет лепестков и движения тычинок. Пыльца из пыльников также осыпается на тело насекомых и ими переносится на другие цветки (Рис. 6 В, Г).





**Рис. 5.** Фрагмент столбика *Campanula sibirica*: **В** – волоски (щетинки); **КВ** – кончики волосков, образующиеся в результате инвагинации.

**Fig. 5.** Fragment of the style of *Campanula sibirica*: **B** – hairs (bristles); **KB** – tips of the hairs formed in result of invagination.

К концу цветения пыльники *G. flavum* остаются практически без пыльцы, быстро высыхают, а пыльцевые зерна могут прорасти еще в пыльнике (Рис. 7 А). Цветок, раскрывшись рано утром, к вечеру отцветает, лепестки теряют тургор, белеют и увядают. Пестик в это время изгибается, может касаться еще не опавших лепестков и рыльцем снять с них оставшуюся пыльцу, осуществив таким путем автогению, если не произошла аллогения (Рис. 7 Б).

Следует заметить, что в качестве обманного аттрактанта может служить растущий часто рядом с *G. flavum* *Melilotus tauricus* L. (сем. Fabaceae), который привлекает насекомых довольно сильным, приятным запахом.

У анемофильных *Pistacia mutica* и *Davidia involucrata* приспособления для успешного опыления заключаются не только в особенностях морфологии и динамики элементов цветка, но и, особенно, в потенциальных возможностях генеративных структур и, в частности, в образовании огромного количества пыльцы, при том, что в женском цветке *P. mutica* из трех плодолистиков два дегенерируют, а развивается только один, а у *D. involucrata* соцветие состоит из множества мужских цветков и только одного обоеполого цветка (Рис. 8 А, Б).

Своеобразными особенностями для

обеспечения эффективного опыления обладают также *Olea europaea* и *Camptotheca acuminata*, для которых характерен смешанный способ опыления.

Околоцветник *O. europaea* представлен только чашечкой, венчик отсутствует, нектар образуется в основании завязи (Рис. 9 А). Головчатые соцветия *S. acuminata* состоят из мужских и обоеполых цветков с мелкими чешуйчатыми околоцветниками, которые имеют подушковидный нектарный диск (Рис. 9 Б).

Зрелая пыльца у обоих видов мелкая (25-30 мкм), экзина тонкая, с простым рельефом, покрыта полленкимом, с помощью которого она прикрепляется к насекомым. Однако у данных видов, как и у многих других цветковых растений, пыльца которых может переноситься и ветром и насекомыми (Резникова 1982, 1984; Hesse 1978, 1979), полленким на поверхности пыльцевых зерен отлагается тонким слоем и на воздухе подвергается ферментативному расщеплению. В результате этого на экзине его остается столь незначительное количество, что пыльца подсыхает, становится сыпучей и может легко переноситься ветром. А поскольку цветение *O. europaea* L. и *S. acuminata* происходит в течение довольно длительного времени, указанные приспособления вполне обеспечивают процесс опыления.



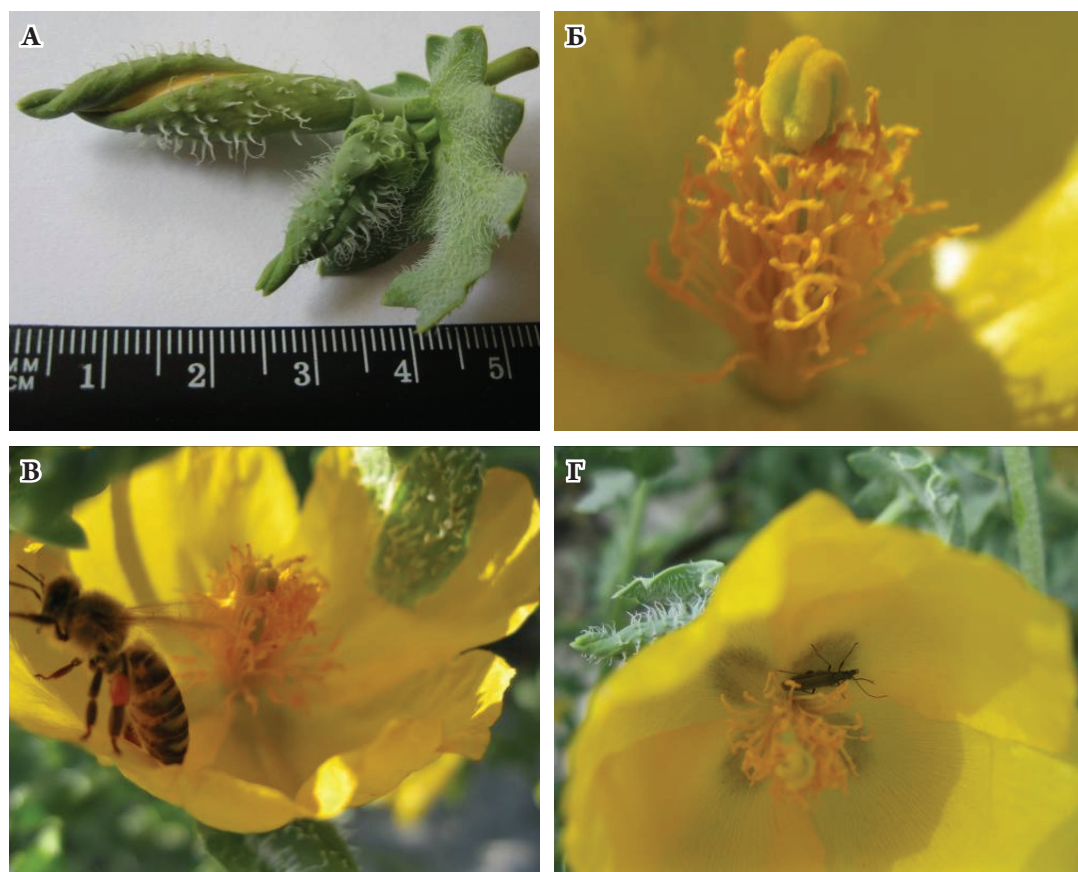


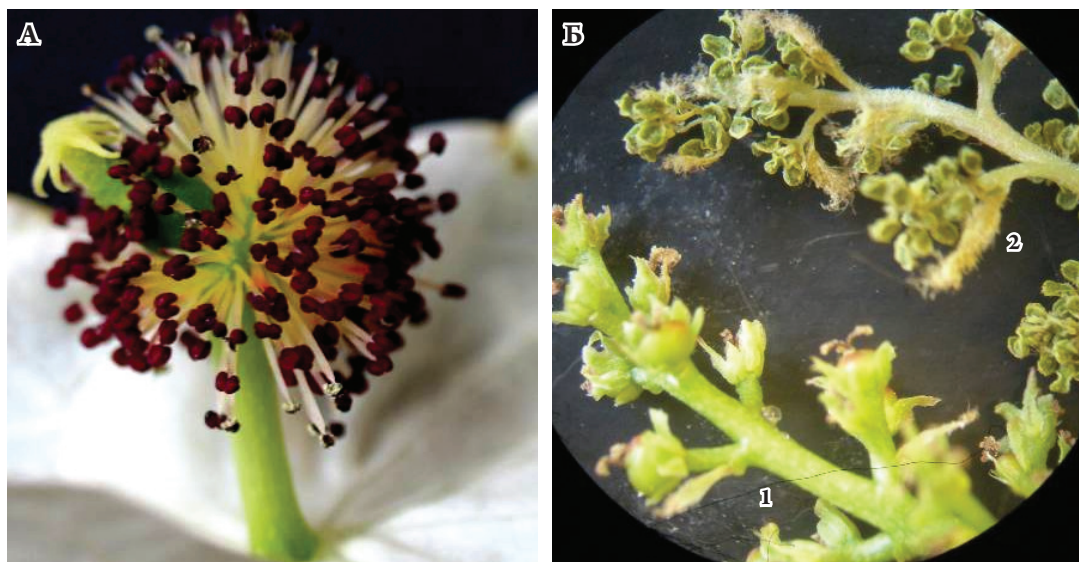
Рис. 6. Цветки *Glaucium flavum* на разных фазах цветения.

Fig. 6. Flowers of *Glaucium flavum* at different stages of flowering.



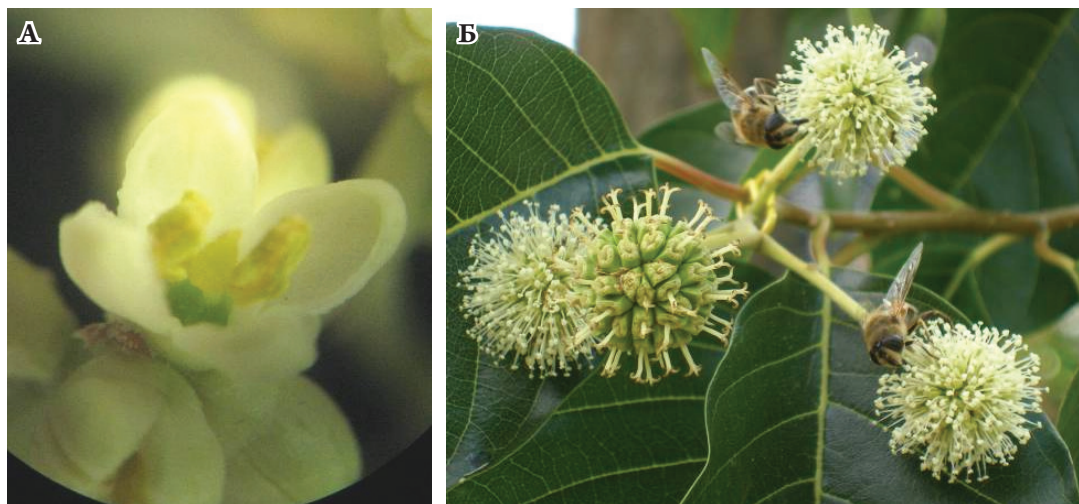
Рис. 7. Зрелая пыльца (А) и цветок в конце цветения (Б) *Glaucium flavum*.

Fig. 7. Mature pollen (A) and flower in the end flowering (Б) of *Glaucium flavum*.



**Рис. 8.** Шаровидное соцветие *Davidia involocrata* с множеством голых мужских цветков и единственным обоеполым цветком (А), а также женское (1) и мужское (2) соцветия (Б) *Pistacia mutica*.

**Fig. 8.** Globular inflorescence of *Davidia involocrata* with numerous glabrous male flowers and single bisexual flower (А), as well as female (1) and male (2) inflorescences of *Pistacia mutica* (Б).



**Рис. 9.** Цветок *Olea europaea* (А) и соцветия *Camptotheca acuminata* (Б).

**Fig. 9.** Flower of *Olea europaea* (А) and inflorescences of *Camptotheca acuminata* (Б).

### Заключение

Показано, что у исследованных энтомофильных видов большое значение для эффективного опыления имеет морфологическое и анатомическое строение цветка (элементы тычинок, нектарники, волоски на столбике), а также динамические особенности процесса цветения (изменение формы, размера, взаимоположения генеративных структур, диогогамия). Для энтомофильных видов показано наличие приспособлений к автогамии в конце цветения, как запасного варианта опыления. У анемофильных видов и видов со смешанным типом опыления выявлены приспособления к увеличению соотношения пыльцевых зерен и семязачатков, а также соответствующие характеристики цветка, соцветия и пыльцы.

Таким образом, выявленные особенности опыления у данных видов растений, принадлежащих к разным семействам и обладающих различными способами переноса пыльцы с цветка на цветок, свидетельствуют о: 1) многообразии приспособлений для обеспечения эффективности данного процесса; 2) сопряженности в развитии мужских и женских элементов цветка; 3) согласованности процесса цветения и действий насекомых-опылителей; 4) большом запасе прочности генеративной сферы цветковых растений; 5) адаптивной направленности эволюции приспособлений для осуществления опыления.

### Цитируемые источники

- ГОЛУБЕВ В.Н., ВОЛОКИТИН Ю.С. 1986а.** Методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Морфологическое описание репродуктивной структуры. ГНБС, Ялта.
- ГОЛУБЕВ В.Н., ВОЛОКИТИН Ю.С. 1986б.** Методические рекомендации по изучению антэкологических особенностей цветковых растений. Функционально – экологические принципы организации репродуктивной структуры. ГНБС, Ялта.
- ПОНОМАРЕВ А.Н. 1960.** Изучение цветения и опыления растений. В кн.: Лавренко Е.М., Корчагин А.А. (ред.), Полевая геоботаника. Т. 2: 9–19. Наука, Москва – Ленинград.
- ПОНОМАРЕВ А.Н., ДЕМЬЯНОВА Е.И. 2000.** Антэкология. В кн.: Батыгина Т.Б. (ред.), Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: 72–73. Мир и семья, Санкт-Петербург.
- РЕЗНИКОВА С.А. 1982.** Морфогенетические функции полленкита в пыльниках лилии. *Цитолого-эмбриологические и генетико-биохимические основы опыления и оплодотворения растений (мат-лы Всесоюз. совещ.)*: 373–375. Наукова думка, Киев.
- РЕЗНИКОВА С.А. 1984.** Цитология и физиология развивающегося пыльника. Наука, Москва.
- ТЕРЕХИН Э.С. 2000.** Репродуктивная биология. В кн.: Батыгина Т.Б. (ред.), Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции: 21–24. Мир и семья, Санкт-Петербург.
- ФЕГРИ К., ВАН ДЕР ПЕЙЛ А. 1982.** Основы экологии опыления. Мир, Москва.
- ФЕДОРОВ А.А., АРТУШЕНКО З.Т. 1975.** Атлас по описательной морфологии высших растений: Цветок. Наука, Ленинград.
- ФЕДОРОВ А.А. 1957.** Семейство *Campanulaceae* Juss. В кн.: Комаров В.А., Шишкин Б.К., Бобров Е.Г. (ред.), Флора СССР. Т. 24: 162–450. Изд-во Академии Наук СССР, Москва – Ленинград.
- ФЕДОРОВ А.А. 1978.** Род *Campanula* L. В кн.: Федоров А.А. (ред.), Флора европейской части СССР. Т. 3. Двудольные (Мареновые, колокольчиковые, губоцветные и др.): 214–232. Наука, Ленинград.
- ШЕВЧЕНКО С.В. 2009.** Репродуктивная биология декоративных и субтропических плодовых растений Крыма. Аграрна наука, Київ.
- ШЕВЧЕНКО С.В., КУЗЬМИНА Т.Н., МАРКО Н.В., ЯРОСЛАВЦЕВА А.Д. 2010.** Репродуктивная биология некоторых редких видов флоры Крыма. Аграрна наука, Київ.
- HESSE M. 1978.** Vergleichende Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte und Ultrastructure von Pollenklebstoffen bei verschiedenen Angiospermen. *Linz. Biol. Beitr.* 9: 237–258.
- HESSE M. 1979.** Entwicklungsgeschichte und Ultrastructure von Pollenkitt und Exine bei nahe verwandten entomophilen und anemophilen Sippen der Oleaceae, Scrophulariaceae, Plantaginaceae und Asteraceae. *Plant Syst. Evol.* 132: 107–139.



---

**ANTECOLOGICAL ASPECTS OF THE REPRODUCTIVE BIOLOGY OF SOME FLOWERING PLANTS OF CRIMEA**

SVETLANA V. SHEVCHENKO

**Abstract.** The results of the investigations on processes of blossoming and pollination of some entomophilous (*Arbutus andrachne* L., *Campanula sibirica* L., *C. taurica* Juz., *Passiflora cearulea* L. and *P. incarnata* L., *Glaucium flavum* Crantz) and anemophilous (*Davidia involucrata* Baill., *Pistacia mutica* Fisch. et Mey.) plants, as well as the plants with mixed way of pollen transferring (*Olea europaea* L. and *Camptotheca acuminata* Decne) have been presented. The mechanisms of pollen extraction and reaching the stigma has been described, the correlation of floral elements structure with the ways of reaching the stigma by pollen, as well as the correlation between actions of pollinators and processes of formation of floral elements has been shown. The conclusion about the coordinated evolution in adaptations of flowers to insects-pollinators for the entomophilous plants, and about the adaptive evolution of special particularized features for effective pollination at all has been done.

**Key words:** blossoming, pollination, flowering plants

*Nikita Botanical Gardens – National Scientific Centre NAAS of Ukraine, 98648 Nikita, Yalta, Crimea, Ukraine; Shevchenko\_nbs@ukr.net*





## ОСОБЕННОСТИ МОРФОГЕНЕЗА СОЦВЕТИЙ МОДЕЛЬНЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА CELASTRACEAE R.BR. В КОНТЕКСТЕ ДАННЫХ МОЛЕКУЛЯРНОЙ ФИЛОГЕНЕТИКИ

Иван А. Савинов<sup>1</sup> и Андрей С. Рябченко<sup>2</sup>

**Аннотация.** Изучены особенности заложения и формирование соцветий модельных представителей семейства Celastraceae. Выявлены специфические черты в ритмике развития генеративных элементов у разных таксонов. Установлены морфологические маркеры, полностью совпадающие с молекулярными признаками и говорящие об их близком родстве: *Celastrus* и *Tripterygium*, *Salacia* и *Sarawakodendron*, *Salacia* и *Brexia*.

**Ключевые слова:** : Celastraceae, *Euonymus*, *Celastrus*, *Tripterygium*, *Salacia*, *Sarawakodendron*, морфогенез, почки, соцветие

<sup>1</sup> ФГБОУ ВПО «Московский государственный университет пищевых производств», ул. Талалихина, 33, Москва, 109316, Россия; savinovia@mail.ru

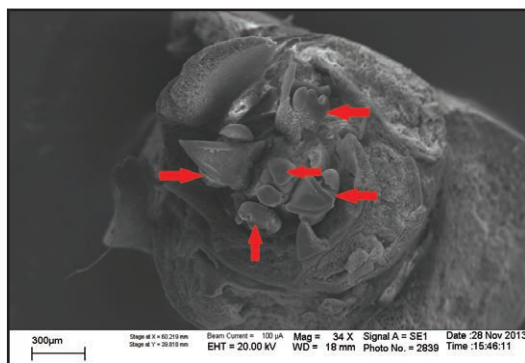
<sup>2</sup> ФГБУН «Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН», ул. Ботаническая, 4, Москва, 127276, Россия; marchellos@yandex.ru

### Введение

В связи с успешным использованием данных молекулярной филогенетики для решения вопросов систематики растений поиск новых морфологических маркеров представляется на сегодняшний день актуальной задачей. Особенности развития соцветий и цветков (морфогенез) – вот та область современных исследований, где нашли точки соприкосновения классическая ботаника в лице морфологии и биология/генетика развития. Есть возможность интерпретировать имеющийся материал в контексте созданных генетических моделей развития соцветий и цветков. При этом особое внимание уделяется признакам, успешно поддающимся формализации: 1) наличие/отсутствие терминального цветка, 2) порядок распускания цветков (акропетальный/базипетальный), 3) форма брактеей/брактеолей, 4) степень ветвления осей соцветия, 5) положение цветоносных осей на побеге текущего года (интеркалярное/терминальное). Существующие генетические модели предполагают гомологию между двумя типами профиллов

– брактееями (прицветниками) и обычными зелеными листьями – с одной стороны, и между брактеолями (прицветниками) и прилистниками – с другой. Также постулируется переход от брактеозных соцветий к эбрактеозным (PRUSINKIEWICZ *et al.* 2007). В области изучения цветков успешной формализации поддаются признаки мерности (в кругах) и полноты цветка, а также направление закладки отдельных элементов – базипетальное либо акропетальное (СОЕН & МЕУЕРОВИТЦ 1991; АЛЕКСЕЕВ *и др.* 2005).

Следует заметить, что детальных исследований морфогенеза почек и формирования соцветий и цветков у представителей семейства Celastraceae R.Br. не проводилось. Единственное известное авторам исключение – довольно краткая статья В.М. Кузнецовой (1985), посвященная органогенезу вегетативных и генеративных почек в роде *Euonymus* L. Недавно была опубликована обстоятельная статья про сравнительную организацию цветка в порядке Celastrales (MATTHEWS & ENDRESS 2005). Также некоторые данные о поздних стадиях развития цветка у ряда



**Рис. 1.** Начало заложение цветков у *Euonymus atropurpureus* (19.07.2013): стрелками показаны апексы отдельных цветков.

**Fig. 1.** Beginning of flowers laying of *Euonymus atropurpureus* (19.07.2013): apexes of separated flowers are shown by arrows.

представителей семейства Celastraceae в связи с формированием ариллуса у семян представлены в статье ZHANG *et al.* (2011).

### Материалы и методы исследований

Исследование основано на изучении живого и фиксированного материала (образцов почек, соцветий и цветков) у модельных представителей семейства Celastraceae с помощью оптического стереомикроскопа Carl Zeiss Stemi 2000C и сканирующего электронного микроскопа LEO 1430 VP (Carl Zeiss, Германия). Исследования при помощи СЭМ проводились в режиме высокого вакуума двумя методами. В первом случае растительный материал фиксировали и обезвоживали в серии этиловых спиртов с возрастающей концентрацией и ацетоне, затем проводили сушку при критической точке, наклеивали готовые препараты на медные пластины и покрывали золотом методом катодного напыления в среде аргона (приведенные здесь микрофотографии получены данным методом). При использовании второго метода фиксация препаратов не проводилась, вместо этого растительный материал помещали на столик замораживающей приставки Deben CoolStage, закрепляли его термопастой (патент РФ № 2445660) и



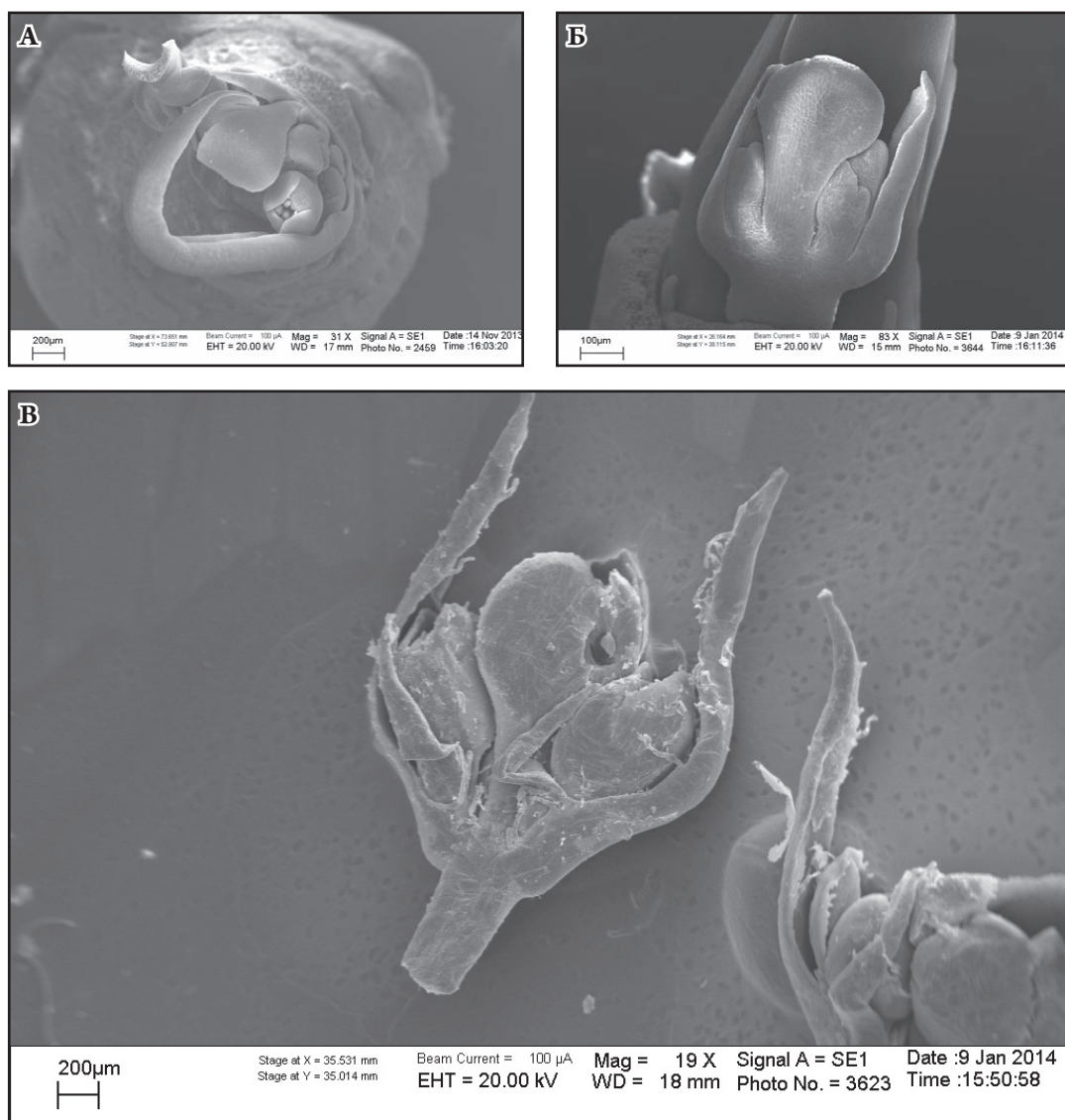
**Рис. 2.** Формирование соцветия – многочленного дихазия у *Euonymus maximowiczianus* (19.07.2013).

**Fig. 2.** Forming of inflorescence – multi-cycled dichasium of *Euonymus maximowiczianus* (19.07.2013).

просматривали охлажденным до  $-30^{\circ}\text{C}$ . В работе использовались два детектора – SE1 (детектор вторичных электронов) и 4QBSD (детектор обратнорассеянных электронов), для обоих использовалось ускоряющее напряжение в 20 kV и рабочее расстояние 12-20 мм. Выбор модельных таксонов был обусловлен их принадлежностью к разным жизненным формам, разнообразием структурной организации их цветков и соцветий, разным систематическим положением. Всего были изучены почки 14 видов *Euonymus*, *Celastrus* и *Tripterygium* из коллекции Дендрария ГБС РАН (все образцы собраны в 2013 году), 4 вида *Salacia* из коллекций Богорского ботанического сада в Индонезии (собраны в конце августа 2013 года). Соцветия *Sarawakodendron filamentosum* были изучены по гербарному образцу в Кью (К). Предварительные результаты исследования, проведенного авторами, опубликованы в материалах конференции (Савинов 2013б).

Список изученных видов приведен ниже:

1. *Euonymus macropterus* Rupr. 28.06, 19.07
2. *E. hamiltonianus* Wall. 28.06, 19.07
3. *E. sacrosanctus* Koidz. 28.06, 19.07
4. *E. europaeus* L. 28.06, 19.07
5. *E. verrucosus* Scop. 21.04, 28.06, 19.07
6. *E. sachalinensis* (Schmidt) Maxim.



**Рис. 3.** Сформированное соцветие у *Euonymus macropterus* (19.07.2013) (А) и *E. verrucosus* (21.04.2013) (Б); формирующееся соцветие *E. maximowiczianus* (28.06.2013) (Б).

**Fig. 3.** Formed inflorescence of *Euonymus macropterus* (19.07.2013) (A) and *E. verrucosus* (21.04.2013) (B); forming inflorescence of *E. maximowiczianus* (28.06.2013) (B).

28.06, 19.07

7. *E. maximowiczianus* Prokh. 28.06, 19.07

8. *E. pauciflorus* Maxim. 28.06, 19.07

9. *E. latifolius* (L.) Mill. 19.07

10. *E. atropurpureus* Roxb. 19.07

11. *E. phellomanus* Loes. 28.06

12. *Celastrus orbiculatus* Thunb. 10.10

13. *C. scandens* L. 26.09

14. *Tripterygium regelii* Sprague et Takeda  
26.09, 10.10

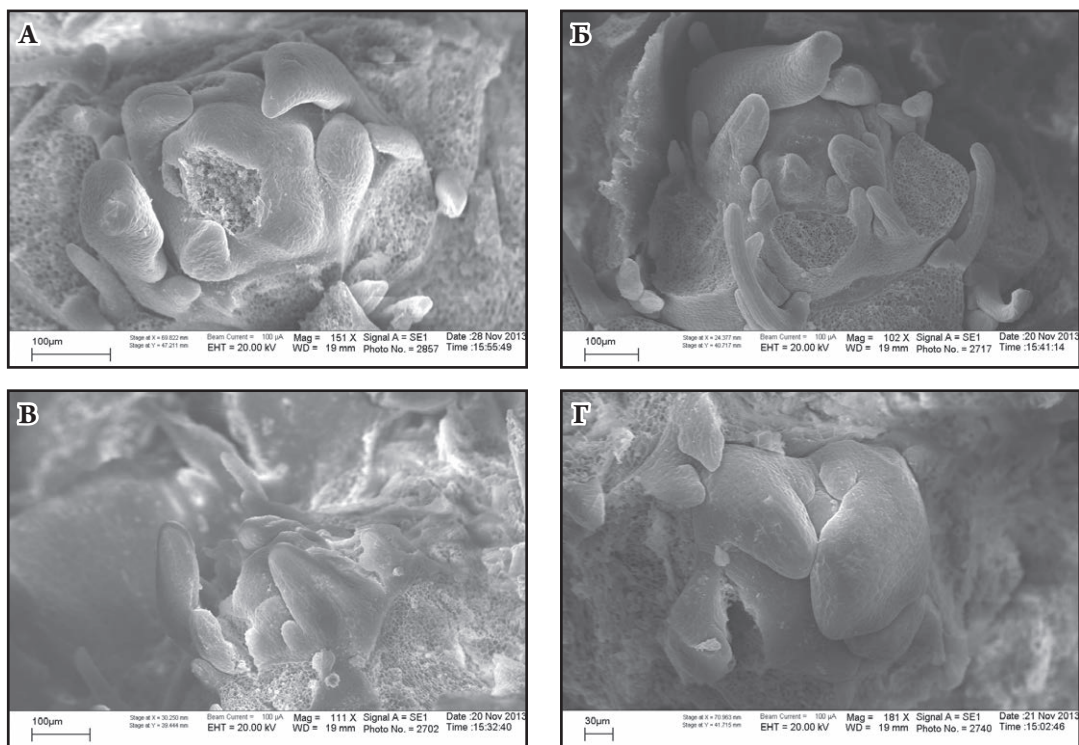
15. *Salacia macrophylla* Blume

16. *S. oblonga* Wall.

17. *S. roxburghii* Wall.

18. *S. sp.*

19. *Sarawakodendron filamentosum* Ding Hou



**Рис. 4.** Общий вид апекса зимующей почки: **А** – *Tripterygium regelii* (10.10.2013); **Б, В** – *Celastrus scandens* (26.09.2013); **Г** – *C. orbiculatus* (10.10.2013).

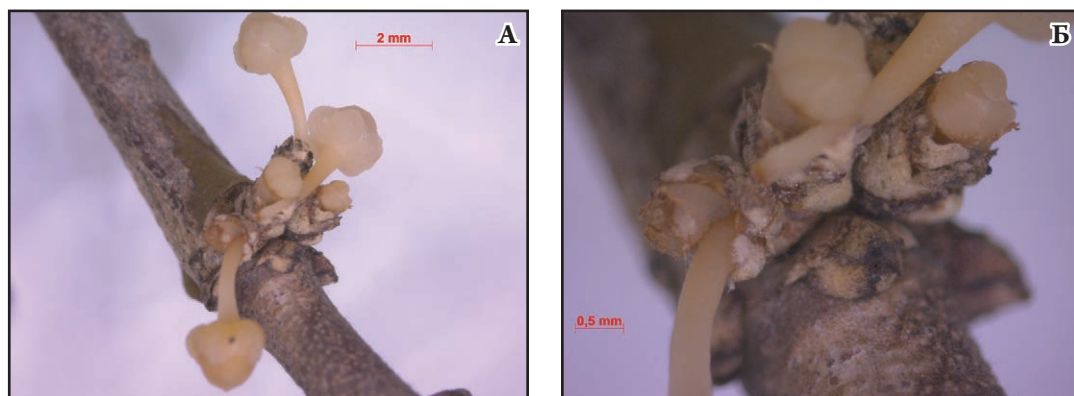
**Fig. 4.** General view of apex of winter bud: **A** – *Tripterygium regelii* (10.10.2013); **Б, В** – *Celastrus scandens* (26.09.2013); **Г** – *C. orbiculatus* (10.10.2013).

### Результаты и их обсуждение

Соцветия у видов *Euonymus*, *Celastrus*, *Tripterygium* закладываются в терминальных и/или верхних пазушных почках. Почки закрытого типа. Почечные чешуи многочисленные, черепитчато расположенные, треугольно-заостренные по форме, часто с реснитчатым краем, верхние чешуи в почке иногда шиповидные (*Celastrus*, *Tripterygium*). Зимующие почки у видов *Euonymus* (Рис. 1-3) несут зачаточные генеративные побеги с пазушными, уже сформированными дихазиями, и с заложившимися частями отдельных цветков (цветки осей первого порядка соцветия формируются в конце июня). Формирование элементов соцветий в почках *Celastrus*, *Tripterygium* происходит существенно позже, чем у видов *Euonymus*. Это связано с более поздним периодом цветения на будущий

год (конец июня-июль для видов *Celastrus* и июль-август – для *Tripterygium*). Собственно говоря, зимующие почки у видов этих родов без дифференцированных частей соцветий и отдельных цветков; апексы несут только заложившиеся листовые примордии (Рис. 4). Период роста и дифференциации соцветий завершается для изученных видов бересклета в конце августа – октябре (самое позднее – ноябре), а для видов *Celastrus* и *Tripterygium* – только весной следующего года (хотя многочисленные меристематические зоны на апексе почки наблюдаются осенью предыдущего года). Период между раскрытием почек и появлением бутонов составляет около 1 месяца для видов *Celastrus* и около 2 месяцев – для видов *Tripterygium*. За этот сравнительно небольшой срок для данных видов-лиан происходит дифференциация генеративных элементов, что еще раз подчеркивает интенсивность





**Рис. 5.** Общий вид соцветия (А) и основание соцветия (видны многочисленные брактей на брахибластах и многочисленные коллатеральные почки) (Б) *Salacia macrophylla*.

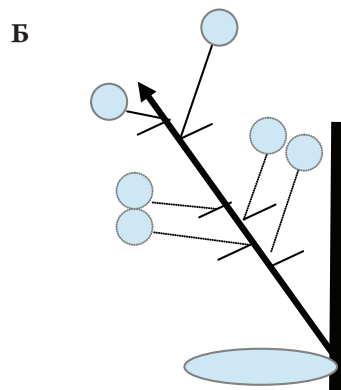
**Fig. 5.** General view of inflorescence (A), and inflorescence basis (you can see numerous bracts on the brachyblasts, and numerous collateral buds) (B) of *Salacia macrophylla*.

процессов роста и развития растений этой жизненной формы. Дифференциация соцветия начинается с выпячивания по бокам генеративной меристемы двух прицветников (профиллов) и вычленения центральной оси с терминальным цветком. Затем в пазухах этих брактей закладываются бугорки осей второго порядка, как было показано В.М. Кузнецовой (1985). Степень дифференциации соцветий и цветков (число осей и самих бутонов, наличие членов цветка) в зимующих почках существенно отличается у разных видов. Раньше этот этап наступает у *Euonymus macroptera*, *E. europaeus* (главная ось с терминальным цветком и 2 брактями – в почке 28.06), *E. hamiltonianus*, *E. sacrosanctus*, позже – у *E. atropurpureus*, *E. latifolius*, *E. maximowiczianus*, *E. verrucosus*. Оси соцветий дифференцируются позже отдельных элементов цветков. У *Tripterygium* соцветия-тирсы формируются на концах побегов из 5-7 междоузлий и заканчиваются терминальным цветком. При этом отдельные соцветия-дихазии образуются и в пазухах верхних листьев. Характер распускания цветков у всех изученных видов – базипетальный.

Важное отличие генеративных почек у *Euonymus* от *Celastrus* и *Tripterygium* – их формирование на концах побегов текущего года. Наиболее крупные терминальные почки содержат лучше сформированные

соцветия, чем расположенные под ними. Почки *Celastrus* и *Tripterygium* всегда пазушные, однако под более крупной центральной почкой всегда формируются две более молодые почки, что наблюдается и у видов бересклета.

У видов *Salacia* наблюдается формирование компактных зонтиковидных или (часто) одноцветковых соцветий (Рис. 5), развивающихся из коллатеральных почек в пазухах обычных зеленых листьев на сильно укороченных побегах-брахибластах, несущих многочисленные брактей. Визуально вся такая структура напоминает «пучки». На каждом брахибласте в текущий момент развивается только один цветок, реже два или три. Однако в каждой коллатеральной почке заложены целые группы цветков, цветение которых происходит последовательно (порционно). Судя по ритмике их развития (порционное синхронное появление и цветение по одному цветку, либо группами по три), здесь следует говорить о крайне специализированных одно- или малоцветковых соцветиях, образующихся вследствие редукции многочисленных дихазиев (системы дихазиев). Каждое такое соцветие развивается из почки, расположенной в коллатеральном ряду в пазухе обычного листа. Следует сказать, что случаи редукции типичных соцветий Celastraceae известны и в



**Рис. 6.** Общий вид соцветия *Sarawakodendron filamentosum* (видны многочисленные брактей на брахибласте и только 2 цветка) (А) и схема, иллюстрирующая образование такого специализированного типа соцветий (Б).

**Fig. 6.** General view of inflorescence of *Sarawakodendron filamentosum* (you can see numerous bracts on brachyblast and only 2 flowers) (A), and scheme illustrated the formation of such specialized inflorescence type (B).

других родах (*Sarawakodendron*, Рис. 6), при этом наблюдается изменение ритма формирования таких вариантов.

Следует обратить внимание на некоторые особенности ряда таксонов, родство которых постулируется в свете последних данных молекулярной филогенетики.

1) Родство родов *Celastrus* и *Tripterygium* (MU *et al.* 2012; SIMMONS *et al.* 2012). Приведенный здесь материал по закладке и ритму развития тирсоидных соцветий этих родов (у *Tripterygium* – всегда с терминальным цветком, у *Celastrus* – открытые либо закрытые варианты) можно рассматривать в качестве морфологических маркеров, полностью совпадающих с молекулярными признаками и говорящих об их близком родстве. Такой вывод может показаться странным в свете сравнительно-карпологических данных, ранее полученных нами (САВИНОВ 2012). Плод *Celastrus* – трехгнездная локулицидная многосеменная коробочка с характерной дифференциацией перикарпия и спермодермы, тогда как плод *Tripterygium* – односеменной ореховидный 3-крылатый с сильно специализированной системой «перикарпий-спермодерма».

2) Рассмотренный выше род *Salacia* вместе с рядом близких таксонов образует

подсемейство Salacioideae, являющееся сестринской группой к подсемейству Sarawakodendroideae I. Savinov et Melikian (COUGHENOUR *et al.* 2011). Выявленная нами динамика формирования малоцветковых соцветий *Salacia* и *Sarawakodendron* демонстрирует их родство.

3) Ритмика развития сильно специализированных соцветий *Salacia*, их формирование из коллатеральных почек и порционное (покластерное) цветение напоминает подобную ритмику в роде *Brexia* (САВИНОВ 2013а).

### Закключение

Таким образом, сравнительное изучение закладки и формирования элементов соцветия модельных таксонов семейства Celastraceae позволило выявить признаки, которые можно интерпретировать в рамках существующей «молекулярной» гипотезы родства отдельных родов. Среди наиболее важных признаков нужно упомянуть: сроки заложения и ритмика формирования генеративных элементов, характер и динамика распускания цветков, расположение брактей и брактеолей, мерность цветков (3-, либо 4-5-членные).

## Благодарности

Представленные здесь результаты исследования получены благодаря финансовой поддержке РФФИ по проекту № 12-04-31407-мол\_а.

## Цитируемые источники

- АЛЕКСЕЕВ Д.В., ЕЖОВА Т.А., КОЗЛОВ В.Н., КУДРЯВЦЕВ В.Б., НОСОВ М.В., ПЕНИН А.А., СКРЯБИН К.Г., ЧУБ В.В., ШУБГА О.А., ШЕСТАКОВ С.В. 2005. Закономерности разметки органов цветка *Arabidopsis thaliana*. Математическое моделирование. Докл. Акад. наук. **401** (4): 570–573.
- КУЗНЕЦОВА В.М. 1985. Органогенез вегетативных и генеративных почек в роде *Euonymus* L. Бюлл. Гос. Никитск. ботан. сада. **57**: 31–35.
- САВИНОВ И.А. 2012. Уровни организации плода в семействе Celastraceae R.Br. и структурное разнообразие пиренариев в подсемействе Cassinoideae Loes. *Mod. Phytomorphol.* **1**: 161–165.
- САВИНОВ И.А. 2013а. Некоторые особенности морфогенеза соцветий в роде *Brexia* Noronha ex Thouars (Celastraceae). *Mod. Phytomorphol.* **3**: 161–165.
- САВИНОВ И.А. 2013б. Морфогенез соцветий и цветков модельных представителей семейства Celastraceae R.Br. в контексте данных молекулярной филогенетики. *Систематические и флористические исследования Северной Евразии (мат-лы междунаrod. конф., 12-14 декабря 2013, г. Москва)*: 191–193.
- COEN E.S., MEYEROWITZ E.M. 1991. The war of the whorls: genetic interactions controlling flower development. *Nature* **353**: 31–37.
- COUGHENOUR J.M., SIMMONS M.P., LOMBARDI J.A., YAKOBSON K., ARCHER R.H. 2011. Phylogeny of Celastraceae subfamily Hippocrateoideae inferred from morphological characters and nuclear and plastid loci. *Molec. Phylogen. Evol.* **59**: 320–330.
- MATTHEWS M.L., ENDRESS P.K. 2005. Comparative floral structure and systematics in Celastrales (Celastraceae, Parnassiaceae, Lepidobotryaceae). *Bot. J. Linn. Soc.* **149**: 129–194.
- MU X.-Y., ZHAO L.-C., ZHANG Z.-X. 2012. Phylogeny of *Celastrus* L. (Celastraceae) inferred from two nuclear and tree plastid markers. *J. Plant Res.* **125**: 619–630.
- PRUSINKIEWICZ P., ERASMUS Y., LANE B., HARDER L.D., COEN E. 2007. Evolution and development of inflorescence architectures. *Science* **316** (5830): 1452–1456.
- SIMMONS M.P., MCKENNA M.J., BACON C.D., YAKOBSON K., CAPP A.J., ARCHER R.H., FORD A.J. 2012. Phylogeny of Celastraceae tribe Euonymieae inferred from morphological characters and nuclear and plastid genes. *Molec. Phylogen. Evol.* **61** (1): 9–20.
- ZHANG X., ZHANG Z.-X., STUTZEL T. 2011. Aril development in Celastraceae. *Fedd. Repert.* **122** (7-8): 445–455.

PECULIARITIES OF INFLORESCENCES MORPHOGENESIS IN MODEL REPRESENTATIVES OF THE CELASTRACEAE R.BR. IN CONTEXT OF MOLECULAR PHYLOGENETIC DATA

IVAN A. SAVINOV<sup>1</sup> & ANDREI S. RYABCHENKO<sup>2</sup>

**Abstract.** Peculiarities of laying and forming of inflorescences for model representatives of the Celastraceae are studied. Specific characters in rhythm development of generative elements for different taxa are determined. Morphological markers, which are coincided completely with molecular characters, are determined. They are evidenced on closely relation between next taxa: *Celastrus* and *Tripterygium*, *Salacia* and *Sarawakodendron*, *Salacia* and *Brexia*.

**Key words:** Celastraceae, *Euonymus*, *Celastrus*, *Tripterygium*, *Salacia*, *Sarawakodendron*, morphogenesis, buds, inflorescence

<sup>1</sup> Moscow State University of Food Productuion, Talalichina str. 33, 109316 Moscow, Russia; savinovia@mail.ru

<sup>2</sup> Main Botanical Garden named after N.V. Tsitsin RAS, Botanicheskaya str. 4, 127276 Moscow, Russia; marchellos@yandex.ru







УДК 581.4

## ОСОБЕННОСТИ ПРОРАСТАНИЯ СЕМЯН И РАЗВИТИЕ ПРОРОСТКА *STERCULIA COCCINEA* ROXB. EX G. DON (MALVACEAE)

ИВАН А. САВИНОВ

**Аннотация.** Изучено прорастание семени и развитие проростка у *Sterculia coccinea* Roxb. ex G. Don. в комнатных условиях. Семена прорастают еще в плоде, но уже после его отделения от материнского растения. Тип прорастания – эпигеальный, криптокотилярный, *Blumeodendron*-тип, поскольку проросток не становится свободным от семенных покровов и теста сохраняется вокруг плоских супротивных семядолей на верхушке гипокотыля, и опадает вместе с семядолями. Отмечено разновременное опадение семенных покровов и семядолей у проростка.

**Ключевые слова:** *Sterculia coccinea*, Malvaceae, прорастание семян, проросток, развитие, криптокотиля, *Blumeodendron*-тип

Московский государственный университет пищевых производств, ул. Талалихина, 33, Москва, 109316, Россия; savinovia@mail.ru

### Введение

Семейство Sterculiaceae (60-70 родов и около 1000 видов) еще совсем недавно рассматривалось в качестве самостоятельного, а ныне относится к широко понимаемому семейству Malvaceae. Трудности в разграничении этих семейств уже давно отмечались морфологами, и современные данные молекулярной филогенетики успешно подтвердили необходимость их окончательного объединения. В связи с этим интерес представляет накопление новых морфологических данных и их интерпретация через призму молекулярных подходов. Структурное разнообразие плодов и семян стеркулиевых вполне коррелирует с таковым у бомбаксовых, но мальвовые в этом отношении более однообразны (Плиско 1992; Вышневская 1992). Данные по прорастанию семян многих видов растений крайне скудны в литературе; для стеркулиевых существуют подробные описания некоторых видов в ранних сводках J. LUVOSK (1892) и J.A. DUKE (1969), а также в более современном обзоре E.F. DE VOGEL (1980). Тип прорастания у видов стеркулии – эпигеальный либо гипогеальный, фанерокотилярный; отмечено разнообразие

структуры проростков.

### Материалы и методы исследований

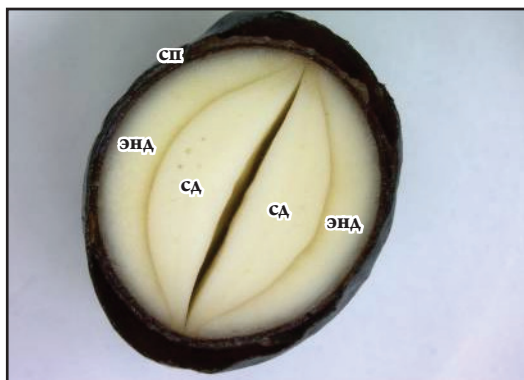
Свежие плод и семена стеркулии были собраны 4 сентября 2013 года во время ботанической экскурсии в горном тропическом лесу национального парка «Mount Halimun Salak» на Западной Яве (Индонезия), осуществленной в рамках работы 9<sup>th</sup> International Flora Malesiana Symposium. Эти образцы были сохранены в живом виде и помещены во влажный зип-пакетик. Прорастание семян и развитие проростка наблюдали в комнатных условиях г. Москвы в течение сентября-декабря 2013 года. Представленные здесь фотографии стадий прорастания сделаны с помощью цифровой фотокамеры Sony Cyber Shot DSC-H7, а срез семени изучен с помощью оптического стереомикроскопа Carl Zeiss Stemi 2000C с Digital Microscopy Camera AxioCam ERc Ss с программным обеспечением для работы в режиме «живого окна». Молодое растение стеркулии планируется передать в Фондовую оранжерею ГБС РАН (г. Москва).

Использована терминология, представленная в сводке E.F. DE VOGEL (1980).



**Рис. 1.** Общий вид створки плода *Sterculia coccinea* с семенами. Горный тропический лес, Западная Ява, Индонезия (04.09.2013, ориг.).

**Fig. 1.** Common view of wall fruit with seeds of *Sterculia coccinea*. Mountain tropical forest, Western Java, Indonesia (04.09.2013, original).



**Рис. 2.** Поперечный срез семени *Sterculia coccinea* (ориг.): СА – семядоли; СП – спермода́рма; ЭНД – эндосперм.

**Fig. 2.** Cross-section of *Sterculia coccinea* seed (original): СА – cotyledons; СП – spermoderm; ЭНД – endosperm.



**Рис. 3.** Прорастающее семя *Sterculia coccinea* (11.10.2013, ориг.).

**Fig. 3.** Germinating seed of *Sterculia coccinea* (11.10.2013, original).

### Результаты и их обсуждение

*Sterculia coccinea* Roxb. ex G. Don – широко распространенный вид в лесах Юго-Восточной Азии. Плод стеркулии — пятираздельная кожистая многосеменная дробная коробочка. Гинецей исходно ценокарпный, но завязи 5 плодолистиков вторично свободные, а стилодии сросшиеся (вторичная апокарпия). Плод красного цвета, из 5 створок, распадающийся по числу плодолистиков на части, часто называемых листовками. Семена матовые, черные, эллипсоидальные, сидят в два ряда и прикреплены основаниями к краю створок плода (Рис. 1). Рубчик семени почти эллиптический. Эндосперм мясистый и обильный (Рис. 2).

Через 1 месяц было обнаружено прорастающее семя, соединенное со створкой коробочки (не утратившее связи со створкой коробочки, Рис. 3). Длина зародышевого корешка достигала 10 мм. Тип прорастания — эпигеальный, криптокотилярный, поскольку семядоли проростка длительное время заключены в оболочку семени. Семядоли плоские, с боковыми складками, расположены супротивно. Вместе с покровами семени семядоли длительное время находятся на верхушке гипокотыля. Прорастающее семя было перенесено в почву в кристаллизатор



Рис. 4. Стадии развития проростка *Sterculia coccinea* (ориг.): а – 17.10.2013; б – 22.10.2013; в – 31.10.2013; г – 06.11.2013; д – 14.11.2013; е – 29.12.2013.

Fig. 4. Stages of seedling development in *Sterculia coccinea* (original): а – 17.10.2013; б – 22.10.2013; в – 31.10.2013; г – 06.11.2013; д – 14.11.2013; е – 29.12.2013.

с крышкой (Рис. 4). В конце октября семядоли полностью освободились от семенных покровов и спустя несколько дней появились первые цельные зеленые листья, расположенные супротивно друг другу, один из которых существенно крупнее второго. Черешок хорошо выражен. Развитие листьев продолжалось в первой половине ноября, когда у проростка последовательно опали семядоли (6 и 12 ноября соответственно) и он полностью перешел на автотрофное питание, а также питание с помощью корневой системы. Развилась система главного корня.

Факт прорастания семян еще в плоде

говорит о явлении, близком к вивипарии. Истинная вивипария (прорастание семян в плоде еще на материнском растении) хорошо известна на примере видов *Rhizophora* и *Avicennia*. Криптокотилия, описанная здесь у *S. coccinea*, известна для некоторых бомбаксовых (ВЫШЕНСКАЯ 1992), а также, возможно, для ряда других стеркулиевых (DE VOGEL 1980). Следует добавить, что прорастание семян в залежалых плодах известно и для другого представителя стеркулиевых – *Theobroma cacao* L. (СААКОВ 1983).

## Заключение

Описанные здесь особенности прорастания семян стеркулии (проросток не освобождается от покровов семени, которые остаются на вершине гипокотила) позволяют отнести их к *Blumeodendron*-типу согласно классификации DE VOGEL (1980), близкому к *Coscinium*-типу и *Rhizophora*-типу, однако без явления вивипарии. Следует сказать, что *Blumeodendron*-тип прорастания семян отмечен и для других представителей бомбаксовых и стеркулиевых (DE VOGEL 1980). Семена *S. coccinea* могут прорасти еще в плоде. Отмечено одновременное опадение покровов семян и семядолей с проростка. Известное разнообразие типов и способов прорастания семян у разных видов стеркулии (см. DE VOGEL 1980) свидетельствует о большом полиморфизме и гетерогенности рода (около 200 видов), о чем уже говорили многие авторы. Это ставит на повестку дня вопрос о современной ревизии рода, с использованием морфологических признаков и молекулярных маркеров.

## Благодарности

Участие автора в работе 9<sup>th</sup> International Flora Malesiana Symposium и ботанической экскурсии на Яве стало возможным благодаря финансовой поддержке РФФИ по проекту № 12-04-31407-мол\_а.

## Цитируемые источники

- ВЫШЕНСКАЯ Т.Д.** 1992. Сем. Bombacaceae. В кн.: ТАХТАДЖЯН А.Л. (ред.), Сравнительная анатомия семян. Т. 4. Двудольные. Dilleniidae: 305–325. Наука, Санкт-Петербург.
- ПАЙСКО М.А.** 1992. Сем. Sterculiaceae, Сем. Malvaceae. В кн.: ТАХТАДЖЯН А.Л. (ред.), Сравнительная анатомия семян. Т. 4. Двудольные. Dilleniidae: 280–304, 325–363. Наука, Санкт-Петербург.
- СААКОВ С.Г.** 1983. Оранжерейные и комнатные растения и уход за ними. Наука, Ленинград.
- DE VOGEL E.F.** 1980. Seedlings of Dicotyledons. Structure, development, types. Descriptions of 150 woody Malesian taxa. Centre for Agricultural Publishing and Documentation, Wageningen.
- DUKE J.A.** 1969. On tropical tree seedlings. 1. Seeds, seedlings, systems and systematics. *Ann. Mo. Bot. Gard.* 56: 125–161.
- ЛУВВОК J.** 1892. A contribution to our knowledge of seedlings. Vol. 1 & 2. Kegan Paul, Trench, Trübner and Co., London.

## PECULIARITIES OF SEEDS GERMINATION AND SEEDLING DEVELOPMENT IN *STERCULIA COCCINEA* ROXB. EX G.DON (MALVACEAE)

IVAN A. SAVINOV

**Abstract.** Seed germination for *Sterculia coccinea* in room conditions was studied. Seed is germinating in the fruit (it is connected with capsule wall), but only after separating from maternal plant. Type of germination – epigeal, cryptocotylar, of *Blumeodendron*-type (because the seedling does not become free from seed envelops and testa remains persistent around the flat opposite cotyledons on the top of hypocotyl, and they shed together with these organs). Different time for seed envelops and cotyledons shed from the seedling was determined.

**Key words:** *Sterculia coccinea*, Malvaceae, seed germination, seedling, development, cryptocotylar, *Blumeodendron*-type

Moscow State University of Food Productuion, Talalichina str. 33, 109316 Moscow, Russia; savinovia@mail.ru





## АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПЕРИКАРПИЯ И СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ ВИДОВ РОДА *QUERCUS* (FAGACEAE), ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ В САНКТ-ПЕТЕРБУРГЕ

Николай В. Лаврентьев, Ольга В. Яковлева, Геннадий А. Фирсов

**Аннотация.** Приведены результаты изучения перикарпия и семенной кожуры видов рода *Quercus*, интродуцированных в Санкт-Петербурге. Было исследовано 8 видов рода *Quercus*, относящихся к 3 секциям и 7 подсекциям подрода *Euquercus*. Исследования показали, что строение перикарпия различается не только у видов, относящихся к разным секциям, но и относящихся к разным подсекциям. Результаты исследований показали, что в перспективе полученные данные могут иметь практическое значение для идентификации видов в условиях интродукции в дендрологических коллекциях.

**Ключевые слова:** *Quercus*, перикарпий, семенная кожура, анатомия, интродукция

Ботанический институт им. В.А. Комарова, ул. Профессора Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия; forestiercorps@gmail.com

### Введение

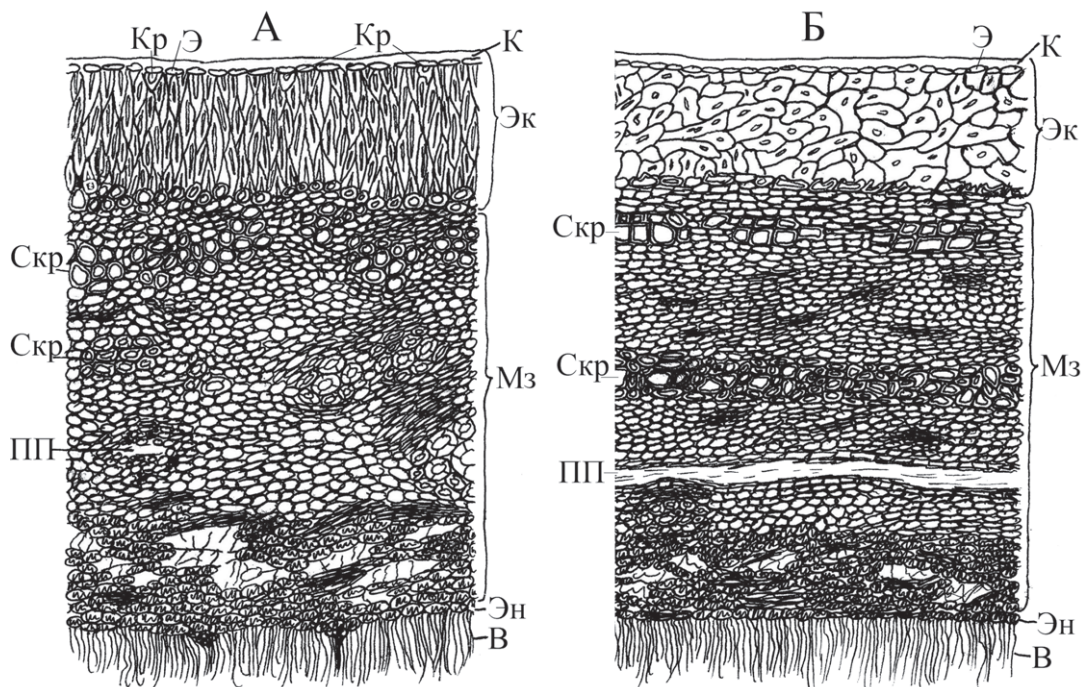
Род *Quercus* L. крупнейший в семействе *Fagaceae* и включает около 450 видов (SAMUS 1936-1938, 1938-1939, 1952-1954; GRIMSHAW & BAUTON 2009). Также это род один из самых перспективных для интродукции на Северо-Западе России (Лаврентьев и Фирсов 2013). В двух крупных дендрологических коллекциях Санкт-Петербурга: Ботаническом саду Петра Великого Ботанического института им. В.А. Комарова (БИН) и Ботаническом саду Санкт-Петербургского государственного лесотехнического университета им. С.М. Кирова (СПбГЛТУ), произрастает 16 видов и форм из рода *Quercus*. В работе П.И. Ткаченко (1970а) утверждается, что перикарпий исследованных им видов имеет одинаковую структуру. Однако, изучение литературных источников (KORSTIAN 1927; MOGENSEN 1966; BORGARDT & NIXON 2003) и предварительные собственные данные показали, что это не совсем так. Кроме того, в условиях интродукции некоторые виды, например, *Q. rubra* L. и *Q. coccinea* Münchh. подсекции *Coccineae* Trel. становятся плохо различимыми по морфологическим признакам листьев и плодов. С целью

выявления возможных отличий в анатомическом строении перикарпия и семенной кожуры интродуцированных видов из разных внутривидовых систематических групп было проведено исследование плодов нескольких представителей рода *Quercus*.

Для исследований были взяты плоды 8 видов рода *Quercus*, которые достаточно давно произрастают в интродукционных центрах города. Систематическое положение изученных видов, относящихся к 3 секциям и 7 подсекциям, дано по А. SAMUS (1936-1938, 1938-1939, 1952-1954). Секция *Lepidobalanus* Endl.: подсекция *Diversipilosa* Schneid. (*Q. mongolica* Fisch.); подсекция *Albae* Trel. (*Q. alba* L.); подсекция *Pedunculata* A. Camus (*Q. robur* L.). Секция *Cerris* Spach: подсекция *Macranthera* A. Camus (*Q. macranthera* Fisch. et Meyer); подсекция *Macrolepidos* A. Camus (*Q. castaneifolia* C. A. Meyer). Секция *Erythrobalanus* Spach: подсекция *Coccineae* (*Q. coccinea*, *Q. rubra*); подсекция *Phellos* Loud. (*Q. imbricaria* Mich.).

### Материалы и методы исследований

Жёлуди *Q. robur* и *Q. alba* были взяты из БИН, *Q. rubra* и *Q. coccinea* – из СПбГЛТУ.



**Рис. 1.** Схемы поперечного (А) и продольного (Б) срезов перикарпия *Quercus coccinea*: В – волоски; К – кутикула; Кр – кристаллы; Мз – мезокарпий; ПП – проводящий пучок; Скр – склеренхима (склеренхимные тяжи); Э – эпидерма; Эк – экзокарпий; Эн – эндокарпий.

**Fig. 1.** Scheme of transversal (A) and longitudinal (Б) microscopic section of pericarp of *Quercus coccinea*: В – hairs; К – cuticle; Кр – crystals; Мз – mesocarp; ПП – conducting bunch; Скр – sclerenchyma (sclerenchymal group of cells); Э – epidermis; Эк – exocarp; Эн – endocarp.

Плоды других видов, которые представлены в коллекциях БИН и СПБГАУ, но не плодоносят, были взяты из других ботанических садов: *Q. castaneifolia*, *Q. macranthera* и *Q. mongolica* – из Ботанического сада Одесского национального университета им. И. И. Мечникова (Украина), *Q. imbricaria* – из Лесо-Ботанического сада Дрезденского технического университета (Тарандт, Германия).

Перикарпий и семенная кожура были зафиксированы по стандартной методике для исследования с помощью светового и просвечивающего электронного микроскопов. В процессе работы было установлено, что с зафиксированных образцов перикарпия, практически невозможно было получить срезы. По этой причине был разработан новый фиксатор, который включает ледяную уксусную кислоту,

размягчающую твёрдые лигнифицированные и кутинизированные ткани (Прозина 1960). Состав фиксатора: 50-ти процентный спирт и концентрированная ледяная уксусная кислота (из расчёта на 50 мл: 45 мл 50% спирта и 5 мл концентрированной ледяной уксусной кислоты). Для исследований был использован традиционный сравнительно-анатомический метод с применением микроскопа Carl Zeiss AxioScop A1.

### Результаты и их обсуждение

Экзокарпий состоит из эпидермы, призматических склереид (1-3 ряда клеток) и нескольких рядов (4-10) склерифицированных клеток (Рис. 1 А, Б). Эпидерма из одного ряда клеток покрыта толстым слоем кутикулы у большинства изученных видов, за исключением



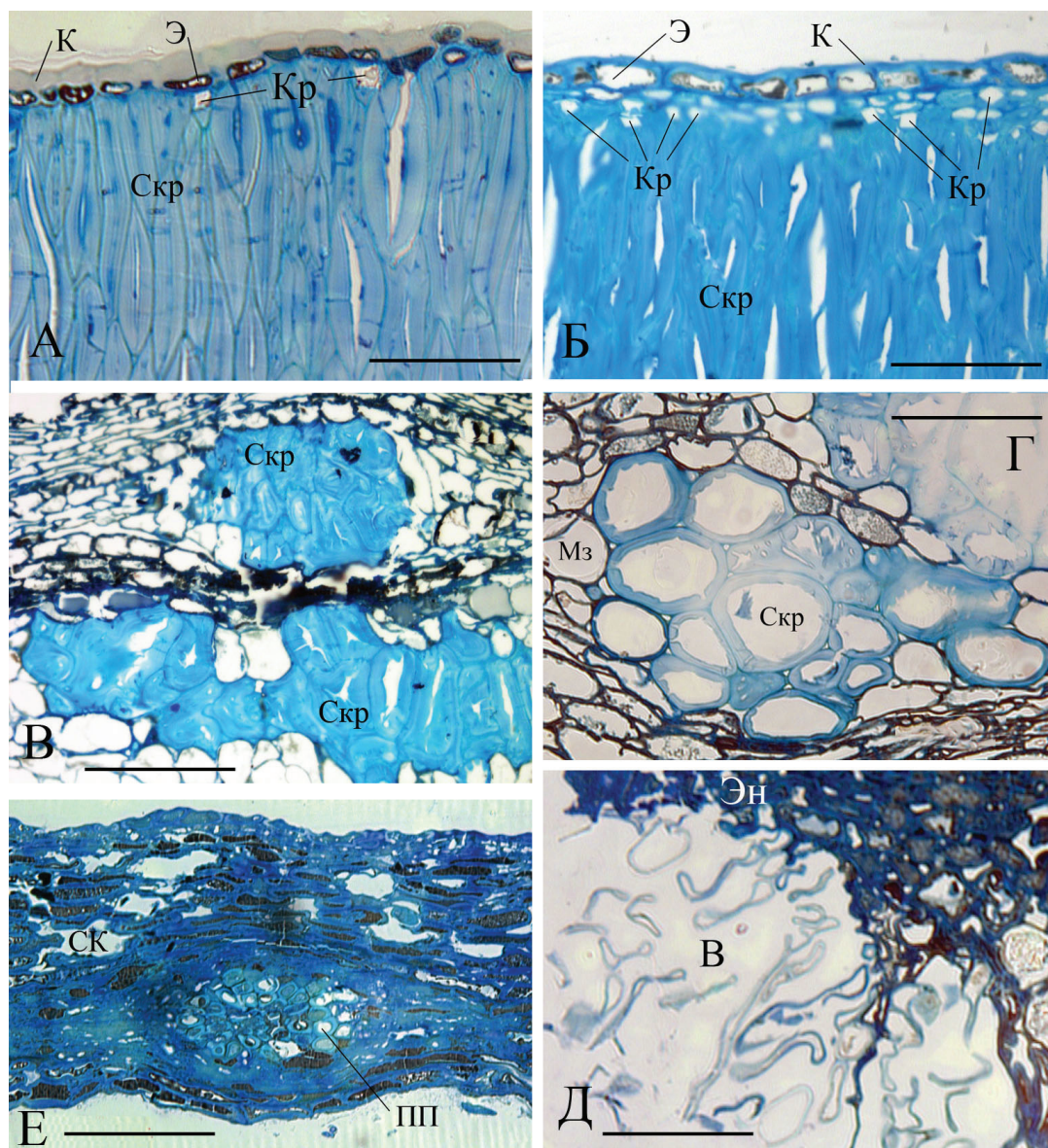


Рис. 2. Фрагменты поперечных (А, Б, Г-Е) и продольного (В) срезов перикарпия (А-Д) и семенной кожуры (Е) *Quercus coccinea* (А, Г, Д), *Q. alba* (Б, В) и *Q. mongolica* (Е). Обозначения те же, что и на Рис. 1. Масштабная линейка 50 мкм.

Fig. 2. Fragments of transversal (А, Б, Г-Е) and longitudinal (В) sections of pericarp (А-Д) and seed skin (Е) of *Quercus coccinea* (А, Г, Д), *Q. alba* (Б, В) and *Q. mongolica* (Е). Explanations see Fig. 1. The scale is 50 μm.

*Q. imbricaria* и *Q. alba* (Рис. 2 А, Б). И.П. Ткаченко (19706) описал кутикулу у изученных им видов (*Q. robur* и др.) как наружную клеточную стенку эпидермы. Призматические склереиды небольшого размера и содержат кристаллы, очевидно, оксалата кальция. Практически у всех видов

только отдельные клетки содержат кристаллы, в то время как у *Q. alba* большинство клеток этого ряда с кристаллами (Рис. 2 Б). Под призматическими склереидами находится несколько рядов склеренхимных клеток. Как показали исследования поперечных и продольных срезов перикарпия, эти

клетки не являются волокнами. Они крупные, неправильной формы, вытянутые и ориентированы вдоль длинной оси плода (Рис. 1 Б). Полости склеренхимных клеток узкие и на поперечных срезах ориентированы перпендикулярно к наружной поверхности жёлудя (Рис. 1 А). В литературных источниках (HARZ 1885; АРТЮШЕНКО и КОНОВАЛОВ 1951; РАСКАТОВ 1951; ВОЛКОВ и ИВАНИЦКАЯ 1954; МЕЙЕР 1958; КИСЕЛЕВСКИЙ-БАБИНИН 1960; БЕЛОСТОКОВ 1965; ТКАЧЕНКО 1970б, 1971) эти клетки описаны как волокна на основании только поперечных срезов. Под слоем клеток неправильной формы расположен ряд склерифицированных клеток правильной формы (за исключением *Q. castaneifolia*).

Мезокарпий состоит из многих рядов паренхимных тонкостенных клеток разного размера и формы большей частью облитерированных. В мезокарпии расположены проводящие пучки (Рис. 1 А, Б). У большинства видов *Quercus* в паренхиме встречаются тяжи склеренхимных клеток (Рис. 2 В, Г). Только у *Q. macranthera* в паренхиме находятся одиночные склеренхимные клетки. Группы (тяжи) склеренхимных клеток на поперечных срезах располагаются в разных частях мезокарпия: ближе к экзокарпию они с относительно тонкими вторичными оболочками, а ниже – с толстыми. В мезокарпии *Q. coccinea* (Рис. 1 А, Б) эти тяжи склеренхимных клеток представлены в большом количестве и находятся сразу в трёх частях (верхней, средней и нижней), что отличает его от морфологически близкого к нему *Q. rubra*, у которого их меньше, и тяжи располагаются в двух частях. И.П. ТКАЧЕНКО (1970б) считал, что эти тяжи у большинства видов образуют сетку в мезокарпии. Однако, как показали наши исследования, тяжи у большинства видов расположены редко и сетку образуют лишь у некоторых видов (*Q. coccinea* и *Q. castaneifolia*).

Эндокарпий не специализирован и представлен несколькими рядами (1-5) клеток. Эпидерма эндокарпия только у представителей секции *Erythrobalanus*

покрыта волосками (Рис. 2 Д).

Семенная кожура у большинства видов плотно прилегает к семядолям, светло-коричневая или желтоватая, и состоит из нескольких рядов (от 4 до 15) тонкостенных паренхимных клеток. В семенной кожуре у большинства изученных видов (*Q. alba*, *Q. macranthera*, *Q. mongolica*, *Q. rubra*, *Q. castaneifolia*) имеются проводящие пучки (Рис. 2 Е).

### Заключение

Таким образом, наши исследования показали, что строение перикарпия различается не только у видов, относящихся к разным секциям, но и относящихся к разным подсекциям. В результате изучения анатомического строения оболочки жёлудя было уточнено общее строение перикарпия и семенной кожуры для одного местного (*Q. robur*) и семи интродуцированных видов (*Q. alba*, *Q. macranthera*, *Q. mongolica*, *Q. rubra*, *Q. castaneifolia*, *Q. coccinea*, *Q. imbricaria*). Было установлено, что виды, трудно распознаваемые по морфологическим признакам в условиях интродукции, различимы по анатомическому строению перикарпия. Выполненное исследование показало, что в перспективе полученные данные могут иметь практическое значение для идентификации видов в условиях интродукции в дендрологических коллекциях.

*Работа выполнена при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 13-04-00852-а.*

### Цитируемые источники

- АРТЮШЕНКО З.Т., КОНОВАЛОВ И.Н. 1951. Морфология плодов типа орех и орешек. *Труды БИН АН СССР* 7 (2): 170–192.
- БЕЛОСТОКОВ Г.П. 1965. Анатомическое строение околоплодника некоторых древесных растения. *Научн. докл. Высш. школы. Биол. науки* 4: 114–119.
- ВОЛКОВ Ф.И., ИВАНИЦКАЯ Е.Ф. 1954. Биологические особенности желудей в процессе их созревания. *Труды института леса* 17: 127–136.



- КИСЕЛЕВСЬКИЙ-БАБИНІН Р.Г. 1960.** Біологічні особливості, досягання жолудів дуба звичайного. *Лісівництво та лісорозведення: наукові праці лісогосп. ф-ту* **16 (8)**: 48–62.
- ЛАВРЕНТЬЕВ Н.В., ФИРСОВ Г.А. 2013.** Перспективы изучения видов семейства Fagaceae на Северо-Западе России. *Труды XIII Съезда Рус. Ботан. общ-ва* **3**: 143–144. Тольятти.
- МЕЙЕР К.И. 1958.** К эмбриологии дуба черешчатого (*Quercus robur* L.). *Вестник МГУ. Сер. биол., почвовед, геол., географ.* **4**: 9–18.
- ПРОЗИНА М.Н. 1960.** Ботаническая микротехника. Высш. школа, Москва.
- РАСКАТОВ П.Б. 1951.** Анатомическое строение жолудя. *Лес. хоз-во* **9**: 75–78.
- ТКАЧЕНКО П.И. 1970а.** Сравнительно-анатомическое исследование околоплодника желудей у кавказских дубов. *Бюл. Гл. ботан. сада* **77**: 88–93.
- ТКАЧЕНКО П.И. 1970б.** Сравнительное морфолого-анатомическое исследование репродуктивных органов рубороидных дубов Западного Кавказа. Автореф. дис... канд. биол. наук. Краснодар.
- ТКАЧЕНКО П.И. 1971.** Анатомические строение плодоносков рубороидных дубов Западного Кавказа. *Науч. докл. высш. школы. Биол. науки* **5**: 54–58.
- BORGARDT S.J., NIXON K.C. 2003.** A comparative flower and fruit anatomical study of *Quercus acutissima*, a biennial-fruited oak from the *Cerris* group (Fagaceae). *Amer. J. Bot.* **90 (11)**: 1567–1584.
- SAMUS A. 1936-1938.** Les Chênes. I; **1938-1939.** II; **1952-1954.** III (1, 2). Paris.
- GRIMSHAW J., BAYTON R. 2009.** New trees: recent introductions to cultivation. The board of trustees of the Royal Botanic Gardens, Kew and The International Dendrology Society. Royal Botanic Gardens, Kew.
- HARZ K.O. 1885.** Landwirtschaftliche Samenkunde. 2. Berlin.
- KORSTIAN C.F. 1927.** Factors controlling germination and early survival in Oaks. *Yale Univ. Sch. For. Bull.* **19**: 1–115.
- MOGENSEN L. 1966.** A contribution to the anatomical development of the acorn in *Quercus L. Iowa Stat. Goll. J. Sci.* **40 (3)**: 221–255.

#### ANATOMICAL STRUCTURE OF PERICARP AND SEED SKIN OF QUERCUS SPECIES INTRODUCED IN ST. PETERSBURG

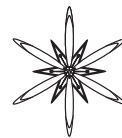
NIKOLAY V. LAVRENTYEV, OLGA V. YAKOVLEVA, GENNADY A. FIRSOV

**Abstract.** The results of anatomical study of pericarp and seed skin of 8 species from 3 sections and 7 subsections of subgenus *Euquercus* of genus *Quercus* introduced in Saint-Petersburg are given. The structure of pericarp is peculiar not only in limits of sections but inside of subsections as well. The results of research may be of practical importance for species identification in arboreal collections. The study was supported by RFBR, grant 13-04-00852.

**Key words:** *Quercus*, pericarp, seed skin, anatomy of plants, arboriculture

Komarov Botanical Institute, Prof. Popov str. 2, 197376 St. Petersburg, Russia; forestiercorps@gmail.com





## ОСОБЕННОСТИ БИОМОРФОЛОГИИ СПОРОФИТА *MATTEUCCIA STRUTHIOPTERIS* (L.) TOD.

Ирина И. Гуреева

**Аннотация.** Приведены данные по биоморфологии и анатомии спорофита равноспорового папоротника *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. Спорофит *M. struthiopteris* представляет собой летнезеленое полициклическое растение с моноподиально нарастающими ортотропными подземно-надземными розеточными ризомами, несущими вайи, расположенные розеткой, и моноподиально нарастающими длинными плагиотропными подземными безрозеточными отбегам, несущими катафиллы. Охарактеризована проводящая система розеточных ризомов и отбегов, приведены рисунки деталей анатомического и морфологического строения спорофита.

**Ключевые слова:** *Matteuccia struthiopteris*, спорофит, биоморфология

Томский государственный университет, Гербарий им. П.Н. Крылова; пр-т Ленина, 36, Томск, 634062, Россия; gureeva@yandex.ru

### Введение

*Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. (Onocleaceae) – циркумбореальный папоротник, широко распространенный в Северном полушарии в лесной зоне и лесном поясе гор. Вид распространен в гумидных районах гор Южной Сибири (Алтае-Саянская горная область), нередко выступает доминантом и кодоминантом травяного покрова кедровых, пихтово-кедровых, пихтовых, сосново-пихтовых, сосновых, осиново-пихтовых, березово-осиновых, осиновых и березовых лесов; делит господство в травяном покрове лесов с крупными лесными папоротниками, особенно с *Athyrium filix-femina* (L.) Roth, как доминант травяного покрова выступает также в приречных ивняках, рябиново-черемуховых зарослях (Гуреева 2001), является индикатором повышенного проточного постоянного увлажнения, связанного с почвенно-грунтовыми водами (Порфирьев 1975).

### Материалы и методы исследований

Основные наблюдения и сбор материалов для изучения биоморфологических

особенностей проводились в период 1995-2000 гг. в северных низкогорьях Кузнецкого Алатау (Западная Сибирь, Кемеровская обл., окр. п. Новый Бериккуль) в осиново-пихтовых крупнопоротниковых лесах. Дополнительно наблюдали развитие спорофитов вида в парке «Университетская роща» (г. Томск) в 2009-2013 г. Для изучения строения ризомы спорофитов выкапывали, части ризома рассматривали под биноклем МБС-10 и зарисовывали. Для изучения строения проводящей системы ризомы очищали от почвы и «муфты» из корней, сочные ткани слегка раздавливали, затем осторожно снимали раздавленные ткани филлоподиев и корней до проводящего цилиндра. Проводящая система прочная, поэтому при раздавливании она не повреждается, что делает возможным ее объемное рассмотрение. Все рисунки выполнены автором статьи.

### Результаты и их обсуждение

Спорофит *M. struthiopteris* представляет собой летнезеленое полициклическое растение с ортотропными подземно-надземными розеточными ризомами, несущими вайи, расположенные розеткой,

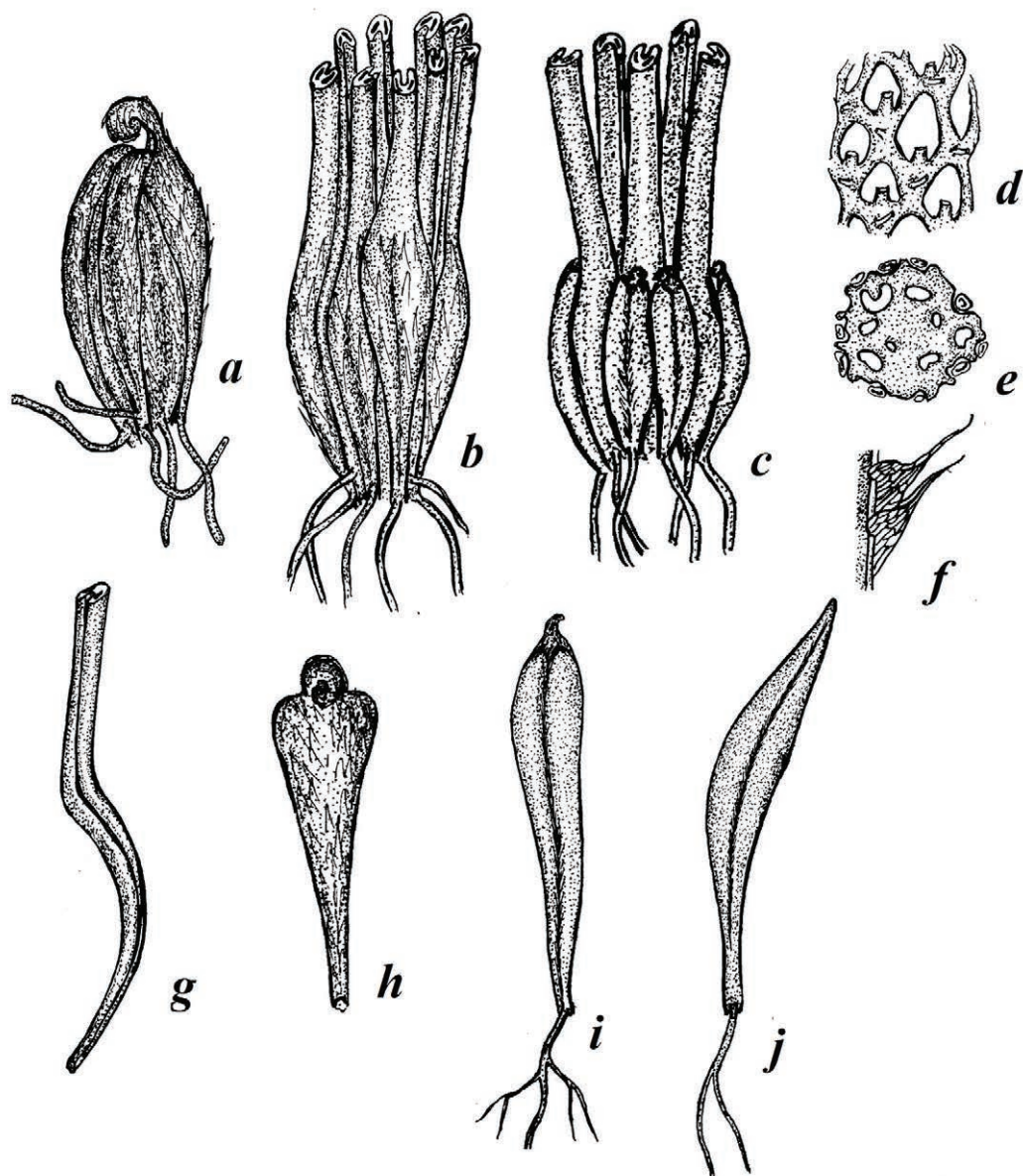
и длинными плагиотропными подземными безрозеточными отбегами, несущими катафиллы.

Розеточные ризомы моноподиально нарастающие, радиально симметричные, в основной части ортотропные, напоминающие короткий ствол, увенчанный воронковидной розеткой из крупных (100-125 см дл.) вай. Вайи окружают крупную, плотную, вверх направленную верхушечную почку (Рис. 1 а). Верхушечная почка состоит из зачатков вай («улиток») разной степени зрелости, в центре почки находится апекс с единственной апикальной клеткой. Зональность апикальной меристемы и заложение вай описаны М.А. Романовой и В.Ю. Шалиско (2004): инициация вайи происходит в результате увеличения одной из клеток на наружной границе зоны поверхностных инициалей; вначале формируется основание вайи – филлоподий, затем зачаток вайи растет апикально и улиткообразно закручивается. То есть в онтогенезе вайи первым формируется ее основание – филлоподий, который остается живым еще долгое время после отмирания пластинки вайи и черешка и является неотъемлемой частью ризома, во многом определяя его габитус. Таким образом, филлоподий «старше» и намного долговечнее всей остальной вайи.

Зачатки вай в верхушечной почке (Рис. 1 а), вайи в розетке (Рис. 1 б) и филлоподии на ризоме располагаются очень плотно, по спирали, прикрепляясь к оси под одинаковым углом. Филлоподии уплощены в трансверсальной плоскости, по бокам с беловатыми пневматофорами (Рис. 1 f), дуговидно изогнутые (особенно у спорофиллов), у места прикрепления к ризому очень тонкие, в поперечном сечении ромбические, кверху расширяющиеся, в сечении треугольные, в самой широкой части плоско-треугольные, у перехода в черешок вновь сужающиеся (Рис. 1 g; Рис. 2 а, б). Такое строение филлоподиев дает возможность им полностью охватывать верхушечную почку, так что ее почти не видно, и создавать влажную «камеру», защищающую зачатки

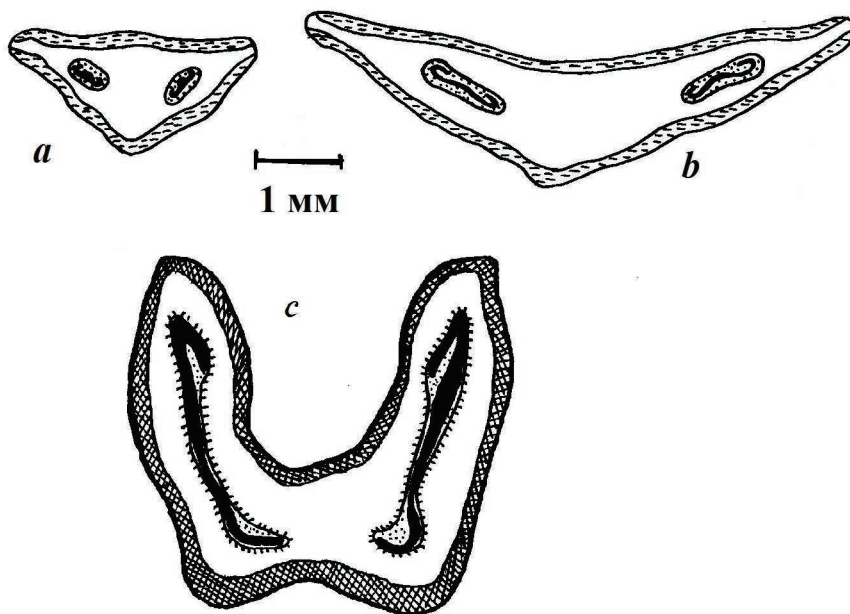
вай от колебаний внешних условий. Влажность в «камере» поддерживается, кроме того, благодаря наличию на зачатках вай, особенно на самых молодых, трихом, вырабатывающих слизь. Дополнительная защита почки обеспечивается своеобразным развитием зачатков вай. На первых этапах зачатки вай развиваются одинаково: сначала закладывается и развивается филлоподий, затем – зачаток пластинки. У зачатков, оказавшихся в наружном круге после разворачивания вай текущего года развитие зачатка пластинки прекращается (абортированные зачатки – катафиллы), а боковые стороны верхней части филлоподия разрастаются (Рис. 1 h). При этом у зачатков внутреннего по отношению к ним круга зачаток пластинки развивается в обычном порядке. Таким образом, смыкающиеся своими расширенными частями abortированные зачатки являются как бы почечными чешуями, обеспечивающими дополнительную защиту внутренних зачатков. Весной у наружных зачатков отсыхает и отваливается недоразвитый зачаток пластинки, а из внутренних нормально развитых зачатков развиваются трофофиллы и, у взрослых спорофитов, – ещё и спорофиллы (Гуреева 2001). Развитие наружных зачатков с недоразвитой пластинкой (катафиллов) происходит регулярно, так что вайи *M. struthiopteris* триморфные – трофофиллы, спорофиллы и катафиллы. В розетке на периферии располагаются катафиллы, далее, по направлению к центру – трофофиллы и спорофиллы (Рис. 1 с). Ёмкость верхушечной почки весьма значительна – 30-57 зачатков, вайи образуются в довольно большом числе – 7-13 (до 18), спорофиллы развиваются не ежегодно. Спорофиллы располагаются в центре розетки вертикально, развиваются значительно позже трофофиллов – в середине лета, к осени буреют, остаются на зиму. Рассеивание спор происходит осенью и зимой, если спорофиллы выступают из-под снега, остатки спор рассеиваются весной следующего года. У некоторых спорофитов мы наблюдали вайи, имевшие нижние стерильные и верхние спороносные перья,





**Рис. 1.** Детали строения розеточного ризома спорофита *Matteuccia struthiopteris*: **a** – верхушечная почка; **b** – верхушечная почка в окружении живых вай; **c** – верхушечная почка в окружении живых вай и катафиллов; **d** – фрагмент диктиостелы розеточного ризома; **e** – розеточный ризом в поперечном сечении; **f** – край филоподия с пневматофором и чешуями; **g** – изогнутый филоподий спорофилла, переходящий в черешок; **h** – зачаток наружного круга верхушечной почки с засохшим зачатком пластинки; **i** – катафилл розеточного ризома с отмершим зачатком пластинки; **j** – катафилл в переходной зоне от отбега к розеточному ризома.

**Fig. 1.** Structural details of the rosette rhizome of *Matteuccia struthiopteris* sporophyte: **a** – terminal bud; **b** – terminal bud surrounded by the living fronds; **c** – terminal bud surrounded by the living fronds and cataphylls; **d** – fragment of the dictyostele of the rosette rhizome; **e** – rosette rhizome in cross section; **f** – margin of the phyllopodium with pneumatophore and scales; **g** – curved phyllopodium of sporophyll; **h** – crozier with withered germ of the frond lamina; **i** – cataphyll of the rosette rhizome; **j** – cataphyll in the transition zone from the stolon to the rosette rhizome.



**Рис. 2.** Филлоподий и черешок вайи *Matteuccia struthiopteris* в поперечном сечении: **a** – в узкой части филлоподия на некотором удалении от места прикрепления к ризому; **b** – в самой широкой части филлоподия; **c** – срез черешка спорофилла. Ксилема в проводящих пучках (показана черным цветом) 3-образной формы.

**Fig. 2.** Phyllopodium and stipe of the frond of *Matteuccia struthiopteris* in cross section: **a** – in the narrow part of the phyllopodium in some distance from the attachment; **b** – in the widest part phyllopodium; **c** – the sporophyll stipe in cross section. Xylem in the conducting bundles (shown in black) is 3-shaped.

или же стерильные и спороносные перья развивались с разных сторон рахиса.

Проводящая система ортотропного ризома – диктиостела. Листовые лакуны и ячейки диктиостелы ромбические, небольшие, соответствуют размерам оснований филлоподиев (Рис. 1 d). В сердцевине ризома имеются схизогенные полости (Рис. 1 e). Листовой след однолакунный, однопучковый; проводящий пучок вайи контактирует с нижней частью лакуны (Рис. 1 d). Вскоре он разделяется на 2 плоских амфикибральных проводящих пучка, которые продолжают в черешок и рахис вайи. В направлении от основания филлоподия к основанию пластинки проводящий пучок становится более крупным и плоским, ксилема в пучках на поперечном срезе имеет 3-образную (прямую и зеркальную) форму (Рис. 2).

Корни отходят от самого основания филлоподиев по 1-2; они шнуровидные, ветвящиеся; корневой след (следы)

контактирует с нижней частью листовой лакуны перед листовым следом (Рис. 1 d). В верхней части розеточного ризома образуются сильно разветвленные, густо покрытые рыжеватыми волосками воздушные корни, формирующие вокруг стволика плотную «муфту» толщиной до 2 см. Она служит дополнительной опорой «стволику», который у основания, как правило, более тонкий, а воздушные корни обеспечивают отмеченную В.И. Абражко и М.А. Абражко (1992) устойчивость особей к длительному затоплению и ухудшению аэрации почвы.

Ветвление филогенное, происходит посредством образования отбегов, называемых также столонами (Нехлюдова и Филин 1993; Романова и Шалиско 2004) (Рис. 3). У *M. struthiopteris* отбеги длинные (до 1,5-3 м), плагиотропные, образуются в междоузлиях розеточного ризома у самого основания филлоподиев (Рис. 3 а, с). Отбеги могут формироваться

в разных частях ортотропного розеточного ризома, но обычно развиваются те из них, которые образовались в базальной части. Это дало основание Н.И. Шориной (1994) назвать ветвление спорофитов этого вида базиризомным. Изредка в природе удавалось наблюдать отбеги, образовавшиеся на «стволике» над поверхностью почвы; такие отбеги растут геотропно внутри «муфты» из корней, углубляются в почву и далее растут уже плагиотропно. В начале развития отбег лишен вай, затем его апекс начинает отчленять примордии, из которых развиваются не настоящие вайи, а катафиллы. Катафиллы отбега состоят только из филлоподия, имеющего разросшееся основание и заостренную верхушку (Рис. 3 а, с). Ранние этапы развития катафилла отбега и вайи розеточного ризома совпадают, но апикальная клетка катафилла столонов прекращает деление, в результате чего катафилл имеет заостренную форму (Романова и Шалиско 2004). То есть пластинка на катафиллах отбегов не закладывается изначально, чем они отличаются от катафиллов розеточных ризомов, у которых она закладывается, но потом отмирает и засыхает (см. Рис. 1 h, i).

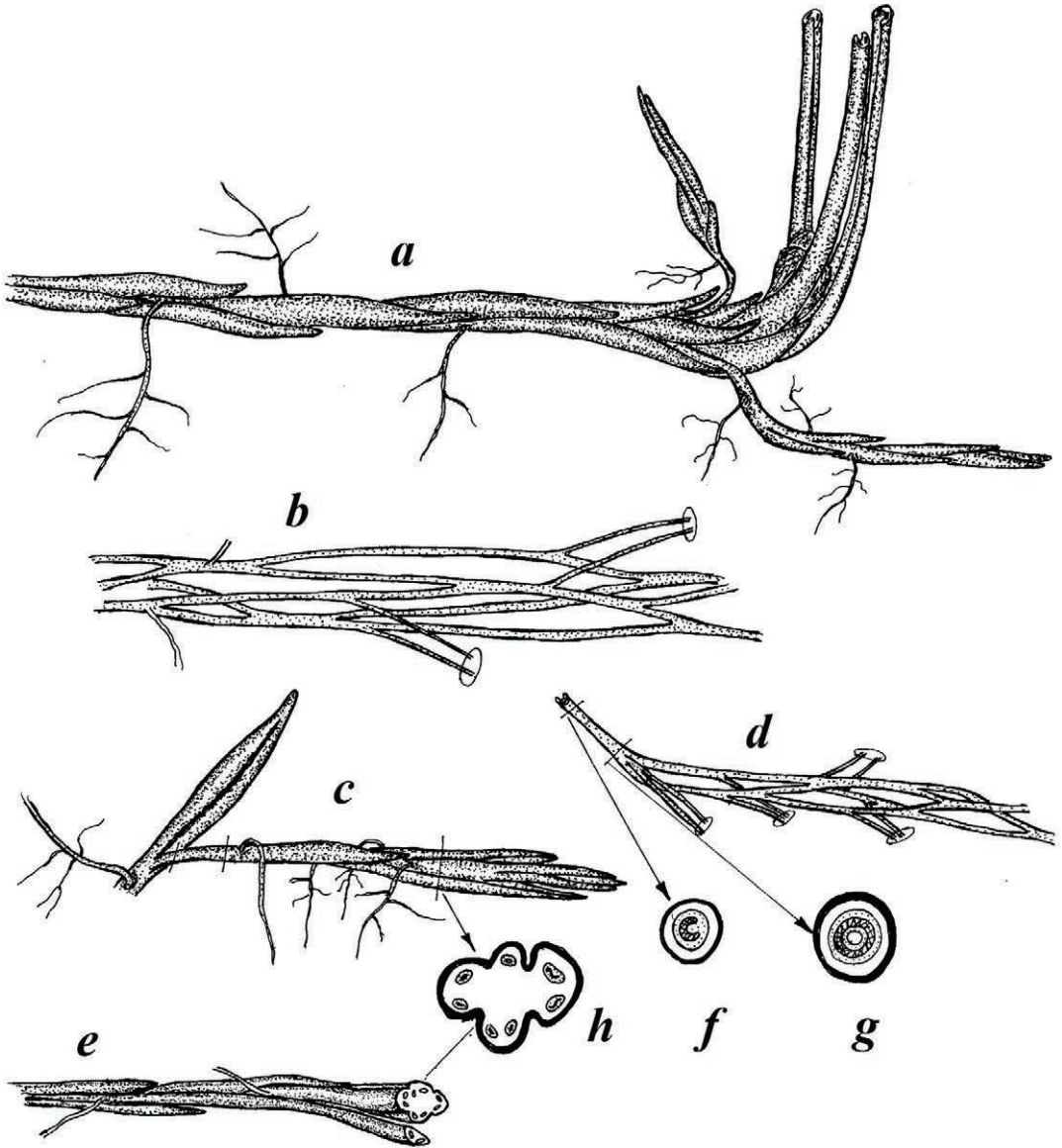
Стела отбегов проходит 3 этапа формирования: безлистному этапу соответствуют С-образная гапlostела, затем – соленостела (сифоностела), начало формирования катафиллов приводит к образованию диктиостелы (Рис. 3 f-h). Диктиостела плагиотропного отбега, в отличие от диктиостелы розеточного ризома, характеризуется длинными листовыми лакунами, соответствующими разросшимся основаниям филлоподиев, и слабо развитой сердцевинной. Листовой след катафилла однолакунный, двухпучковый, каждый из двух пучков контактирует с двумя меристелами в средней наиболее широкой части лакуны (Рис. 3 b, d). В начале развития катафиллы зеленоватые, сочные, затем становятся твердыми, с окрашенными в черный цвет покровными тканями. Катафиллы располагаются спирально по формуле  $1/3$ , каждый катафилл несет

у основания 1-2 разветвленных корня. Катафиллы образуются на отбеге до тех пор, пока его верхушка не изменит направление роста с плагиотропного на ортотропное, после чего начинает развиваться розеточный ризом, несущий нормальные зеленые вайи (Гуреева 2001).

В переходной зоне в основании формирующегося розеточного ризома всегда находятся катафиллы, подобные катафиллам отбега, но с уменьшенными основаниями филлоподиев (см. Рис. 1 j). При изменении нарастания на ортотропное меняется и филлотаксис от  $1/3$  к  $2/5$  или, у крупных особей –  $3/8$  (Нехлюдова и Филин 1993). Благодаря постепенному моноподиальному ортотропному нарастанию, формируются розеточные ризомы, в базальной части которых вновь образуются отбеги, которые, в свою очередь, вновь образуют розеточные ризомы. Таким образом, боковые ризомы имеют длинную плагиотропную часть – отбег, и короткую ортотропную – розеточный ризом. Обычно у одного спорофита образуется 1-4 плагиотропных отбега, способных перейти к розеточной форме роста.

Увеличению числа столонов у розеточных ризомов способствуют повреждение апекса, удаление или отмирание всей верхушечной почки; у спорофитов, верхушечная почка которых повреждена вредителями наблюдается увеличение числа отбегов. М.В. Нехлюдова и В.Р. Филин (1993) приводят пример активизации формирования столонов у розеточных ризомов с отмершей верхушечной почкой, они же сообщают о ветвлении столона при повреждении его верхушки, чего нам в природе наблюдать не удалось.

Отбеги *M. struthiopteris* многолетние, катафиллы и корни на них долгое время остаются живыми, так что отдельные ортотропные розеточные ризомы оказываются связанными между собой плагиотропными отбегами. Однако со временем происходит разрушение отбега, отделение его от материнского розеточного ризома, и дочерний розеточный ризом



**Рис. 3.** Детали строения отбega спорoфита *Matteuccia struthiopteris*: **a** – отбег с формирующимся розеточным ризомам и двумя новыми отбегами в его основании; **b** – диктиостела отбega с длинными двухпучковыми листовыми лакунами; **c** – катафилл у основания розеточного ризома с начавшим формироваться новым отбегом; **d** – диктиостела нового отбega; **e** – участок отбega с катафиллами и корнями; **f-h** – поперечные срезы в разных частях молодого отбega (**f** – гапlostела; **g** – солeностела; **h** – диктиостела).

**Fig. 3.** Structural details of the rosette rhizome of *Matteuccia struthiopteris* sporophyte: **a** – stolon with emerging rosette rhizome and two new stolons at its base; **b** – dictyostele of the stolon with long leaf gaps with two conducting bundles; **c** – cataphyll at the base of the rosette rhizome with new emerging stolon; **d** – dictyostele of the new stolon; **e** – part of the stolon with cataphylls and roots; **f-h** – cross sections in different parts of the young stolon (**f** – gaplostele; **g** – solenosteles; **h** – dictyostele).



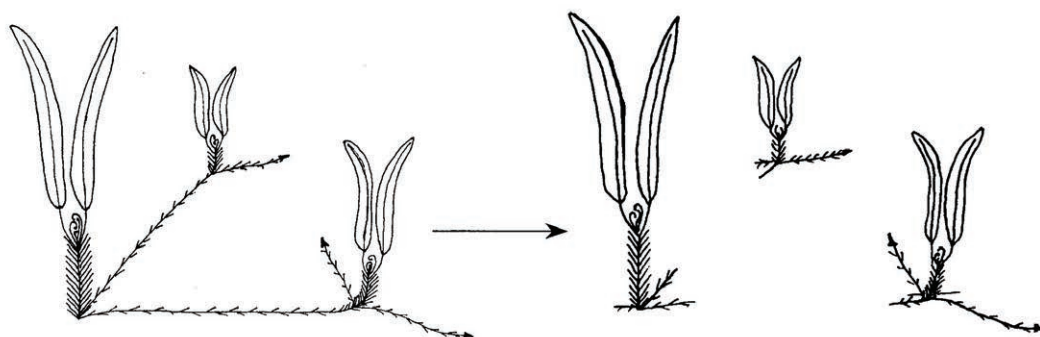


Рис. 4. Схема вегетативного размножения спорофита *Matteuccia struthiopteris*.

Fig. 4. Scheme of vegetative reproduction of the *Matteuccia struthiopteris* sporophyte.

(спорофит) оказывается самостоятельным. Таким способом происходит вегетативное размножение. Вегетативное потомство омоложено, по сравнению с материнским спорофитом, дочерние спорофиты по уровню развития соответствуют иммагурной или виргинильной, очень редко – ювенильной стадиям онтогенеза. Они растут в течение ряда лет, пока сами не начинают формировать отбеги (Рис. 4).

Благодаря таким биоморфологическим особенностям спорофитов, ценопопуляции *M. struthiopteris* состоят в основном из спорофитов вегетативного происхождения. Формирование гаметофитов в природе – большая редкость. Это объясняется тем, что содержащие хлоропласты споры этого вида физиологически активны сразу после созревания, не имеют периода покоя и быстро теряют жизнеспособность (Стеценко и Шевченко 1988; Ренсе 2000). Кроме того, отсутствие спорофитов спорового происхождения считается следствием высокого генетического груза (Клековский 1988). Тем не менее, существование популяций этого вида в значительно отстоящих друг от друга местообитаниях не может быть объяснено иначе, как только спорным размножением. Очевидно, время от времени, при складывающихся благоприятных условиях спорофиты все же образуются споровым путем. В этом нам удалось убедиться, когда в 2009 г. была обнаружена возникшая из спор

популяция *M. struthiopteris* на вновь разбитом газоне парка Томского государственного университета «Университетская роща» через 2 года после завоза туда почвы, оставшейся незасеянной. Было установлено, что формирование первых отбегов начинается у спорофитов спорового происхождения по достижении ими виргинильной стадии онтогенеза. Первые отбеги слабые, тонкие, короткие.

В целом же, в природе в отсутствие гаметофитов ценопопуляции *M. struthiopteris* представлены только спорофитами. Благодаря описанным биоморфологическим особенностям все спорофиты в популяции являются потомками немногих спорофитов спорового происхождения, последовательные вегетативные поколения которых могут существовать на занятой территории неопределенно долго. Отдельные «стволики» располагаются более или менее равномерно по площади ценоза. В целом популяция представляет собой сеть из переплетающихся между собой плагиотропных отбегов, в «узлах» которой находятся ортотропные «стволики».

Равномерное распределение по площади ценозов обусловлено, по-видимому, явлением, называемым экологическим тропизмом органов вегетативного размножения (Любарский и Полуянова 1984), позволяющим вегетативно-подвижному растению «ориентироваться» в среде по градиенту напряженности факторов

и «искать» лучшие направления для локализации дочерних организмов. Когда все свободные ниши заняты, растение это «чувствует»; в культуре при ежегодном удалении молодых растений, находящихся рядом с материнской особью, последняя ежегодно образует новые столоны (Нехлюдова и Филин 1993).

В природных популяциях плагиотропные отбеги переходят к ортотропному росту в местах с меньшей напряженностью фитогенного поля других розеточных ризомов, несущих вайи, в результате чего они располагаются на более или менее равном расстоянии друг от друга. В процессе «поисков» свободного места отбеги могут достигать значительной длины. В целом, такой тип организации ценопопуляций папоротников был описан нами (Гуреева 2001; GUREYEVA 2003) и назван *Matteuccia*-типом (Гуреева 2007).

*Исследования проведены в рамках грантов РФФИ (№ 13-04-01715) и гранта Президента РФ для поддержки ведущих научных школ (НШ-324.2014.4).*

### Цитируемые источники

- АБРАЖКО В.И., АБРАЖКО М.А. 1992.** Водный режим папоротников в сообществах коренных еловых лесов. *Ботан. журн.* 77 (2): 25–36.
- ГУРЕЕВА И.И. 2001.** Равноспоровые папоротники Южной Сибири. Систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология. Издательство Томского университета, Томск.

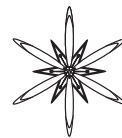
- ГУРЕЕВА И.И. 2007.** Принципы организации ценопопуляций лесных равноспоровых папоротников в Южной Сибири. *Труды Первой российской птеридологической конференции и школы-семинара по птеридологии (Томск – Барнаул, 20–30 августа 2007 г.):* 41–54. Изд-во Том. ун-та, Томск.
- ЛЮБАРСКИЙ Е.А., ПОЛУЯНОВА В.И. 1984.** Структура ценопопуляций вегетативно-подвижных растений. Изд-во Казанского ун-та, Казань.
- НЕХЛУДОВА М.В., ФИЛИН В.Р. 1993.** Страусник обыкновенный. *Биологическая флора Московской области* 9 (1): 4–31.
- РОМАНОВА М.А., ШАЛИСКО В.Ю. 2004.** Анатомическое строение ортотропных и плагиотропных корневищ *Matteuccia struthiopteris* и *Dryopteris carthusiana*. *Вестник СПбГУ. Сер. 3* 3: 28–35.
- ПОРФИРЬЕВ И.С. 1975.** К синэкологии страусника обыкновенного, индикатора почвенно-грунтовых вод. В кн.: Галазий Г.И., Бейдеман И.Н., Водный обмен в основных типах растительности СССР, как элемент круговорота вещества и энергии: 337–342. Наука, Новосибирск.
- СТЕЦЕНКО Н.М., ШЕВЧЕНКО С.И. 1988.** Биохимические аспекты потери жизнеспособности спор папоротников сем. Onocleaceae. *Бюлл. ГБС* 151: 58–61.
- ШОРИНА Н.И. 1994.** Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae. Автореф. дисс... докт. биол. наук. Москва.
- ГУРЕYEVA I.I. 2003.** Demographic studies of homosporous fern populations in South Siberia. In: CHANDRA S., SRIVASTAVA M. (eds), *Pteridology in the new millennium. NBRI Golden Jubilee Volume* 32: 341–364. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht – Boston – London.
- КЛЕКОВСКИЙ Е.Д. 1988.** Progressive cross- and selfsterility associated with aging in fern clones and perhaps other plants. *Heredity* 61 (2): 247–253.
- PENCE V.C. 2000.** Survival of chlorophyllous and nonchlorophyllous fern spores through exposure to liquid nitrogen. *Amer. Fern J.* 90 (4): 119–126.

## PECULIARITIES OF BIOMORPHOLOGY OF THE *MATTEUCCIA STRUTHIOPTERIS* (L.) TOD. SPOROPHYTE

IRINA I. GUREYEVA

**Abstract.** Both data on biomorphology and anatomy of the sporophyte of homosporous fern *Matteuccia struthiopteris* (L.) Tod. are discussed. Sporophyte of *M. struthiopteris* is polycyclic perennial plant with monopodially rising orthotropic rosette rhizome bearing large fronds and lateral plagiotropic rhizomes (stolons) bearing cataphylls. Fronds are arranged as rosette, cataphylls are arranged spirally. Vascular system of both orthotropic and plagiotropic rhizomes is characterized. The drawings of the anatomical and morphological details of the sporophyte structure are given.

**Key words:** *Matteuccia struthiopteris*, sporophyte, biomorphology



## ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ ВАЙ ПАПОРТНИКОВ

НИНА М. ДЕРЖАВИНА

**Аннотация.** На основе исследования 30 видов равноспоровых папоротников и с учетом литературных данных выделены структурные типы анатомии вай: гидроморфный, гигроморфный, мезоморфный, субксероморфный и субсуккулентный (скрыто суккулентный). Наибольшую адаптивную ценность имели следующие характеристики вай: их площадь и толщина, тип мезофилла, сухой вес единицы площади – удельная поверхностная плотность, объем одной клетки, число клеток в единице площади вай.

**Ключевые слова:** структурные типы вай, пикнофиты, субксерофиты, скрытые суккуленты, пойкилогидричность

Кафедра ботаники, физиологии и биохимии растений, Орловский государственный университет, ул. Комсомольская, 95, Орел, 302015, Россия;: [d-nt@mail.ru](mailto:d-nt@mail.ru)

### Введение

Если судить по литературным данным, вайи папоротников, по сравнению с листьями цветковых растений, не отличаются многообразием типов мезофилла. У них обнаружен мезофилл только равномерно-губчатого (гомогенный) (широко представлен) и дорсивентрального или бифациального (реже встречающийся) типов. Первый тип, как известно, характерен для растений, обитающих в условиях достаточного увлажнения и слабого освещения. Второй встречается у растений умеренной зоны, субтропиков и тропиков, а также обеспеченных влагой растений аридной зоны.

В этой связи целью работы явилось выявление разнообразия структурных типов вай у равноспоровых папоротников, живущих в разных экологических условиях (эпифитов, эпилитов, гелофитов и гидрофитов).

### Материалы и методы исследований

Исследованы 30 видов папоротников из 9 семейств. Выбор объектов связан преимущественно с видами сем. Polypodiaceae. Представители других семейств подобраны с таким расчетом, чтобы

отразить многообразие папоротников, живущих в разных экологических условиях. Срезы вай сделаны по общепринятой методике (БАРЬКИНА и др. 2004). Анатомические рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата. Поверхность вай изучена на сканирующем микроскопе JEOL JSM 35C. Применен лабораторный комплекс анализа морфологии и структуры фотосинтетического аппарата растений – Siams Mesoplant (г. Екатеринбург, Уральский госуниверситет, кафедра физиологии растений). Выделение структурных типов проведено на основе гистологического обзора вай, включающего следующие параметры: тип мезофилла, число его слоев; тип вайи в связи с распределением устьиц; тип устьичного аппарата и число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> площади вайи; встречаемость волокон склеренхимы; особенности жилкования; тип черешка и др. Кроме этого учтены особенности фотосинтетического аппарата и привлечен анализ наиболее ярких функциональных особенностей вай этих папоротников.

### Результаты исследований

В итоге исследования и с учетом литературных данных выделены: гидроморфный, гигроморфный,

мезоморфный, субсероморфный и субсуккулентный структурные типы анатомии вай (DERZHAVINA 2008). Наибольшую адаптивную ценность имеют следующие характеристики вай: их площадь и толщина, тип мезофилла, сухой вес единицы площади или удельная поверхностная плотность (УППВ), объем одной клетки, число клеток в единице площади – это основные признаки (Табл. 1).

### Основные структурные типы вай

#### I. Гидроморфный (Рис. 1, I<sub>1,2</sub>). Редкий тип.

I<sub>1,2</sub>. Представляют его теневые гидрофиты, отличающиеся: тонкими пластинками вай – от 107 до 170 мкм, площадью в среднем 122,7 см<sup>2</sup>; гомогенным мезофиллом из 2-4 слоев клеток с крупными межклетниками и воздушными каналами в черешках; амфи- и эпистоматичностью; однорядными двуклеточными или многоклеточными трихомами в нижней и верхней эпидерме. Устьичный аппарат – полоцитный. У *Ceratopteris thalictroides* (L.) Brongniart число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> площади вайи от 52 до 64 (PAL & PAL 1962). Устьица сравнительно крупные и возвышаются над покровными клетками. УППВ имеет низкие значения – 100,6 мг/дм<sup>2</sup> (Табл. 2). Жилкование стерильных вай близко к сетчатому, включенные жилки отсутствуют. Фертильные вайи имеют 3-7 параллельных жилок с редкими ареолами. Эпидерма с хлоропластами. Их среднее число в одной клетке *Ceratopteris cornuta* (P. Beauv.) Lepg. – 57,5. Черешок многопучковый. Вайи гомойогидричные. Механические ткани не развиты.

#### II. Гигроморфный тип (Рис. 1, II<sub>3</sub>, II<sub>4</sub>).

Широко распространен.

В его рамках отдельно выделяю

II<sub>3</sub>. *Hymenophyllaceae*-тип. По строению вайи гименофилловых уникальны, такой тип не встречается у других папоротников и не свойственен цветковым растениям. Их пластинки без устьиц и межклетников состоят из одного слоя паренхимных,

плотно расположенных клеток (в виде исключения, из двух слоев – *Hymenophyllum australe* Willd.; трех – *H. dilatatum* Sw., *H. scabrum* A.Rich., *Trichomanes elegans* Rich.; четырех – *Cardiomanes reniforme* (G. Forst.) C. Presl) (СУРОВА 1978). Этот тип проанализирован на примере теневого гигрофита *Crepidomanes latealatum* (Bosch) Copel. (Табл. 2), у которого сравнительно небольшие трижды-перисто-рассеченные вайи, тонкие, пойкилогидричные, с открытым дихотомическим жилкованием. В промежутках между жилками – один слой клеток. Толщина вайи и УППВ минимальны по сравнению со всеми другими типами строения. Все клетки с хлоропластами (среднее их число в одной клетке – 49,7), занимающими апострофное и эпистрофное положение. Хлоропласты при обезвоживании сохраняются и не изменяют цвет, т.е. эти папоротники являются гомойохлорофитами. Черешок однопучковый. Жилки состоят из трахеид прото- и метаксилемы, ситовидных клеток и клеток паренхимы. Механические ткани имеются только в ризомах и черешках (DERZHAVIN *et al.* 2004).

II<sub>4</sub>. Типичный представитель – *Adiantum capillus-veneris* L. Пластинки вайи тонкие (BURROWS 2001): толщиной 135,5 мкм, площадью – до 51,1 см<sup>2</sup> (Табл. 1). Мезофилл гомогенный, 2-3-слойный, с крупными межклетниками. Вайи гипостоматические, устьица несколько углублены. Устьичный аппарат – аномо- и полоцитный. Число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> площади вайи – до 80. Жилкование открытое, веерно-дихотомическое. Значения УППВ невелики – 106,6 мг/дм<sup>2</sup> (Табл. 1). Верхняя и нижняя эпидермы отличаются сравнительно крупными клетками с хлоропластами, среднее число которых – 78,7, в губчатой ткани – 61,6. Вайи гомойогидричные. Хотя G. WALTER (1968) называет *A. capillus-veneris* в числе пойкилогидричных папоротников, но у меня нет оснований для таких суждений. В тоже время, KESSLER & SIORAK (2007) полагают, что он занимает промежуточное положение между пойкилогидричными и мезоморфными видами. Интересно, что у *Asplenium*



**Табл. 1.** Средние арифметические значения основных показателей структуры фотосинтетического аппарата папоротников – эпилитов, гелофитов и гидрофитов с разными структурными типами вайй.

**Table 1.** Arithmetic mean values of main indices of structure of photosynthetic apparatus of ferns – epilithophytes, helophytes, and hydrophytes with different structural types of fronds.

№	Виды	Экологические группы*, структурные типы вайй**	Площадь вайи, см <sup>2</sup>	Толщина вайи, мкм	Показатели				
					Удельная поверхностная плотность вайи, мг/дм <sup>2</sup> (УППВ)	Объем 1 клетки, тыс./мкм <sup>3</sup>		Число клеток в единице площади, тыс./см <sup>2</sup>	
1	<i>Phyllitis scolopendrium</i>	М, III тип	83,7	357,1	346,6	э***	г	59,6	
						<u>49,1</u>	<u>78,5</u>		
2	<i>Cyrtomium falcatum</i>	КМ, III-IV тип	199,4	<u>455,0</u>	<u>714,2</u>	-	-	-	
3	<i>Ceterach officinarum</i>	СК п, IV тип	16,6	<u>445,4</u>	<u>1040,0</u>	п	г	п	г
						39,3	57,9	<u>115,8</u>	<u>170,2</u>
4	<i>Aleuritopteris argentea</i>	СК п, IV тип	<u>3,8</u>	243,8	787,4	-	-	-	
5	<i>Woodsia glabella</i>	ГМ, II-III типы	<u>3,8</u>	147,8	150,7	-	-	-	
6	<i>Adiantum capillus-veneris</i>	Г, II тип	51,1	<u>135,5</u>	<u>106,6</u>	э	г	э	г
						52,1	15,8	<u>28,4</u>	<u>15,2</u>
7	<i>Asplenium septentrionale</i>	СК, IV тип	<u>0,7</u>	268,4	533,0	<u>17,8</u>		<u>186,3</u>	
8	<i>Asplenium trichomanes</i>	М, III тип	10,2	206,8	320,0	31,6		54,4	
9	<i>Asplenium adiantum-nigrum</i>	М, III тип	33,8	288,0	437,5	22,7		112,9	
10	<i>Asplenium ruta-muraria</i>	МК, III-IV типы	5,1	190,0	314,9	-		-	
11	<i>Microsorium pteropus</i>	ГГ, I-II типы	89,0	<u>151,2</u>	226,6	э	г	97,7	
						26,2	23,7		
12	<i>Bolbitis subcordata</i>	ГМ, II-III типы	<u>215,8</u>	375,5	400,0	-		-	
13-	<i>Ceratopteris cornuta</i> ,	ГД, I тип	122,7	<u>151,6</u>	<u>100,6</u>	-		-	
14	<i>Ceratopteris thalictroides</i>								

Примечание: - – отсутствие достоверных данных. \*: М – мезофит; КМ – ксеромезофит; СК – субксерофит (п) пойкилогидричный; СС – субсуккулент; ГМ – гигромезофит; ГГ – гигрогелофит; Г – гигрофит (п) пойкилогидричный; ГД – гидрофит. \*\*: I, II, III, IV, V – структурные типы вайй. \*\*\* – ткани: г – губчатая; п – палисадная; э – эпидерма. С 11 по 14 пункты – папоротники гелофиты и гидрофиты. Подчеркнуты максимальные и минимальные значения показателей у исследованных видов.

Note: - - absence of reliable data. \*: М – mesophyte; КМ – xeromesophyte; СК – subxerophyte (п) poikilohydric; СС – subsucculent; ГМ – hygromesophyte; ГГ – hygrophelophyte; Г – hygrophyte (п) poikilohydric; ГД – hydrophyte. \*\*: I, II, III, IV, V – frond structural types. \*\*\* – tissues: г – spongy; п – palisade; э – epidermis. Points from 11 to 14 – helophyte and hydrophyte ferns. Maximum and minimum values of indices in studied species are underlined.

*trichomanes* L., имеющего мезоморфные вайи, в случае обитания в пещерах редуцируется мезофилл, грушевидные клетки эпидермы, содержащие хлоропласты, приобретают способность фокусировать свет (SINGH 1963), т. е. по строению мезофилла он максимально приближается к гигроморфному типу.

**III. Мезоморфный тип** (Рис. 1, III<sub>5-8</sub>). Наиболее широко представлен среди папоротников. Имеет большой диапазон фенотипической изменчивости.

Толщина пластинок более 200 мкм (до 400 у *Asplenium nidus* L.). УППВ и число клеток в единице площади вайи имеют средние значения (Табл. 2) по сравнению со вторым и четвертым типами. Мезофилл – от гомогенного (*Microgramma vacciniifolia* (Langsd. et Fisch.) Copel.) крупноклеточного (*A. nidus*) до дорсивентрального с более мелкими клетками (*Polypodium australe* Fée, *Asplenium adiantum-nigrum* L.). Число слоев слабо выраженной палисадной ткани – от 2 до 3 (*P. australe*, *A. adiantum-nigrum*), губчатой паренхимы – 3-7 (10-12 у *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newman). У *Platyserium grande* J. Sm., *P. coronarium* (Mull.) Desv., *P. andinum* Baker (STRASZEWSKI 1915) дорсивентральность обеспечивают два ряда гиподермы и губчатая паренхима. Эпидерма обычно крупноклеточная (*Polypodium vulgare* L., *P. fauriei* (Copel.) Makino et Nemoto, *P. australe*). У *Asplenium trichomanes* крупные клетки верхней эпидермы своеобразны, похожи на дланевидные. У сциофитов (*Phyllitis scolopendrium*) эпидерма с хлоропластами, четко выявляемыми под световым микроскопом. У *Asplenium nidus* верхняя эпидерма мелкоклеточная с кристаллами оксалата Са (OGURA 1972). Эти кристаллы есть и на эпидерме *Polypodium vulgare* и, по-видимому, судя по микроморфологии поверхности вайи, характерны для многих видов папоротников. Жилки заканчиваются в верхней эпидерме у всех видов, кроме видов рода *Asplenium*, гидатодами. В нижней эпидерме встречаются двухклеточные трихомы (*Polypodium vulgare*,

*Phyllitis scolopendrium*) или вся нижняя поверхность вайи одета густыми защитными трихомами (виды рода *Platyserium*). Вайи гипостоматические. Устьица расположены вровень с покровными клетками или чуть выше них. Устьичные аппараты ставро-, поло-, кополо-, аномоцитные (*Polypodium* sp., *Phyllitis scolopendrium*) или аномо- и диацитные (*Asplenium nidus*). Среднее число устьиц на 1мм<sub>2</sub> – 60. Продольные оси устьиц могут быть в разной степени ориентированы относительно продольной оси перышка и пластинки вайи. У *Asplenium nidus* и *Phyllitis scolopendrium* устьица более крупные по сравнению с другими видами. Жилкование от открытого дихотомического (виды рода *Polypodium*, *Phyllitis scolopendrium*, *Asplenium trichomanes*, *A. adiantum-nigrum*) до близкого к сетчатому (*Platyserium* sp., см далее). У *Asplenium nidus* дихотомирующие жилки второго порядка соединены по краю вайи общей волнистой жилкой. Субэпидермально над жилками сверху и снизу расположены тяжи склеренхимы с одревесневшими оболочками клеток (у *Asplenium trichomanes* – с неодревесневшими). Особенность *Asplenium nidus* – армированность жилок. У всех видов жилки типичного для родов строения. Межклетники у теневыносливых видов и подустьичные полости небольшие, кроме сциофита *Phyllitis scolopendrium*. Среднее число хлоропластов в клетках от 35 до 60 и более.

**IV. Субксероморфный тип** (Рис. 1, IV<sub>9,12</sub>). Довольно редкий тип.

Пластинки вайи толстые по сравнению с выше названными типами: от 350-370 мкм (*Pyrrosia mannii* (Giesenh.) Ching по NAYAR 1961), до 400 мкм (*Ceterach officinarum* DC.) и более 500 мкм (*Lepisorus thunbergianus* (Kaulf.) Ching, *Pyrrosia petiolosa* (H. Christ) Ching). УППВ (Табл. 1-2) и число клеток палисадной ткани максимально среди всех выделенных типов (*Ceterach officinarum*, *Lepisorus ussuriensis* (Regel & Maack) Ching, *L. thunbergianus*, *Pyrrosia petiolosa*) и приближаются к таким же показателям у цветковых ксерофитов.

**Табл. 2.** Средние арифметические значения основных показателей структуры фотосинтетического аппарата папоротников – эпифитов с разными структурными типами вайй.

**Table 2.** Arithmetic mean values of main indices of structure of photosynthetic apparatus of ferns – epiphytes with different structural types of fronds.

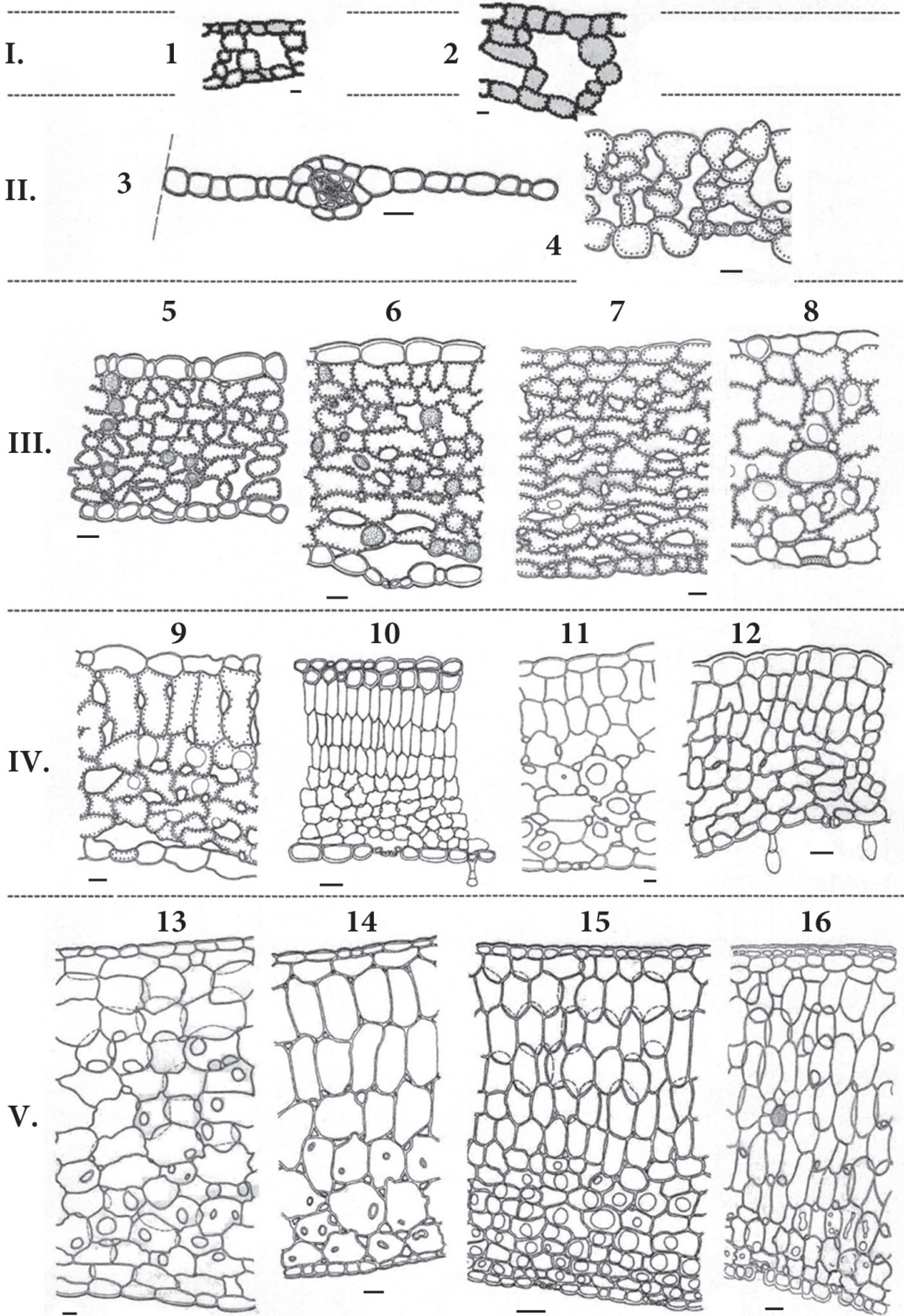
№	Виды	Экологическая группа, структурный тип вайй	Площадь вайи, см <sup>2</sup>	Толщина вайи, мкм	Показатели				
					Удельная поверхностная плотность вайи, мг/дм <sup>2</sup> (УППВ)	Объем I клетки, тыс./мкм <sup>3</sup>		Число клеток на единицу площади, тыс./см <sup>2</sup>	
1	<i>Crepidomanes latealatum</i>	Г, II тип	11,5	<u>69,3</u>	<u>74,1</u>	<u>24,2</u>		<u>16,9</u>	
2	<i>Polypodium vulgare</i>	М, III тип	64,4	261,0	412,8	34,8		65,8	
3	<i>P. australe</i>	М, III тип	145,6	300,1	480,0	44,7		82,2	
4	<i>P. sibiricum</i>	М, III тип	52,3	210,7	416,6	-		-	
5	<i>P. fauriei</i>	М, III тип	45,2	243,6	453,0	-		-	
6	<i>Microgramma vacciniifolia</i>	М, III тип	<u>2,6</u>	193,5	300,0	-		-	
7	<i>Microgramma piloselloides</i>	М, III тип	3,7	301,0	430,0	-		-	
8	<i>Asplenium nidus</i>	М, III тип	248,0	391,1	654,8	-		-	
9	<i>Lepisorus thunbergianus</i>	СК, IV тип	4,9	520,2	773,3	п	г	п	г
						45,0	99,3	44,1	61,4
10	<i>Lepisorus ussuriensis</i>	СК, IV тип	11,1	317,9	1093,3	п	г	п	г
						11,1	23,6	<u>87,3</u>	<u>221,2</u>
11	<i>Pyrrosia petiolosa</i>	СК п, IV тип	8,25	556,6	<u>1200,0</u>	п	г	п	г
						40,6	39,0	74,5	118,4
12	<i>Pyrrosia longifolia</i>	СС, V тип	19,7	<u>1650,0</u>	<u>1200,0</u>	-		-	
13	<i>Lemmaphyllum microphyllum</i>	СС, V тип	<u>1,1</u>	587,9	426,6	<u>386,4</u>		47,4	
14	<i>Microsorium punctatum</i>	СС, V тип	81,0	795,9	613,3	266,0		41,7	
15	<i>Platyserium willinckii</i>	СС, V тип	<u>584,0</u>	<u>1062,0</u>	886,8	-		-	

Примечание: Обозначения как в Табл. 1.

Note: Explanations see in Table 1.

Мезофилл дорсивентральный, столбчатая паренхима двурядная, 2-3-рядная (у *Pyrrosia mannii* по НАУАР 1961); губчатая – 4-5-рядная, из округлых или овальных клеток с большим числом отростков. Имеется гиподерма из 1-2 слоев живых волокон (виды рода *Pyrrosia*).

Эпидерма крупноклеточная, нижняя обычно с более крупными клетками. В ней встречаются редкие двухклеточные трихомы (*Lepisorus ussuriensis*), верхняя сторона вайй видов рода *Pyrrosia* и *Platyserium* одета редкими, а нижняя – густыми





(слой толщиной до 1 мм) звездчатыми трихомами; у *Aleuritopteris argentea* (S.G. Gmel.) Fée – секреторными трихомами, у *Ceterach officinarum* – клатратными чешуями. Ваи только гипостоматические. Устьица расположены вровень спокровными клетками или погружены (*Pyrrosia petiolosa*), или располагаются в углублениях между жилами (*Asplenium septentrionale*). Устьичный аппарат перичитный (*P. petiolosa*), аномоцитный (виды родов *Asplenium* и *Ceterach*), от полоцитного до аномоцитного (*Aleuritopteris argentea*). Устьица ориентированные, их среднее число – около 100 на 1 мм<sup>2</sup>. У видов рода *Lepisorus* и *Asplenium* по краю ваи субэпидермально расположены неодревесневшие волокна склеренхимы, ориентированные параллельно жилкам и, вероятно, обеспечивающие скручивание ваий.

В пределах этого типа встречаются пойкилогидричные папоротники, способные переносить не меньший водный дефицит, чем атмосферные Bromeliaceae. Это *Pleopeltis angusta* Humb. et Bonpl. ex Willd., *Polypodium hirsutissimum* Raddi, *P. squalidum* Vell. (MÜLLER et al. 1981), *Polypodium polypodioides* (L.) Watt (STUART 1968). Они могут быстро поглощать воду во время коротких ливней за счет абсорбирующих чешуй, функциональных аналогов чешуй Bromeliaceae. Жилкование как открытое (виды родов *Asplenium* и *Aleuritopteris*), переходное к закрытому (*Ceterach officinarum*), так и закрытое, с густыми ареолами; включенные рекуррентные жилки 3-4-го порядка заканчиваются гидатодами (виды родов *Pyrrosia*, *Lepisorus*). Под центральной жилкой у видов рода *Pyrrosia* и над и под ней у видов рода *Lepisorus* находятся

тяжи склеренхимы с одревесневшими оболочками. Клетки эндодермы у многих видов с флобафенами. Межклетники маленькие, выражены в основном в губчатом мезофилле. Подустьичные полости имеются.

**V. Субсуккулентный тип** (Рис. 1, V<sub>13-16</sub>). Довольно редкий тип, встречающийся в основном в родах *Antrophyum* (Vittariaceae) (ГЛАДКОВА 1978), *Pyrrosia*, *Platyserium*, *Lemmaphyllum*, *Microsorium* (Polypodiaceae).

Пластинки ваий плоские и самые толстые среди выделенных типов: от 587 мкм (*Lemmaphyllum microphyllum* C. Presl) до 1500 (*Pyrrosia nummulariifolia* (Sw.) Ching – по NAYAR & CHANDRA 1965) и 1650 (2000) мкм (*Pyrrosia longifolia* (Burm. f.) C.V. Morton). УППВ выше, чем у мезофитов, но ниже, чем у субсерофитов и колеблется от 426 (*L. microphyllum*) до 886 мг/дм<sup>2</sup> (*Platyserium willinckii* T. Moore) (DERZHAVINA 2012). Исключение составляет, пожалуй, только *P. longifolia* (1200 мг/дм<sup>2</sup>) (Табл. 2). Число клеток в единице площади ваий в несколько раз меньше, чем у сравниваемых групп (Табл. 2). Межклетники и подустьичные полости небольшие. Отношение поверхности клеток к объему (F/V) минимально и коррелирует с размерами клеток – самых крупных из всех выделенных типов (*Lemmaphyllum microphyllum*, *Microsorium punctatum* (L.) Copel.). Мезофилл от гомогенного (*M. punctatum*; *Pyrrosia* – группа *Pyrrosia piloselloides* (L.) M.G. Price – по NOVENSAMP 1986) до дорсивентрального (*Lemmaphyllum microphyllum*, *Platyserium willinckii*, *Pyrrosia longifolia*) из 6-13 слоев клеток.

◀ **Рис. 1.** Структурные типы анатомии ваий: I – гидроморфный; II – гигроморфный; III – мезоморфный; IV – субсероморфный; V – субсуккулентный. 1 – *Ceratopteris cornuta*; 2 – *Ceratopteris thalictroides*; 3 – *Crepidomanes latealatum*; 4 – *Adiantum capillus-veneris*; 5 – *Polypodium vulgare*; 6 – *Polypodium australe*; 7 – *Phyllitis scolopendrium*; 8 – *Microgramma piloselloides*; 9 – *Ceterach officinarum*; 10 – *Pyrrosia petiolosa*; 11 – *Lepisorus thunbergianus*; 12 – *Aleuritopteris argentea*; 13 – *Microsorium punctatum*; 14 – *Lemmaphyllum microphyllum*; 15 – *Platyserium willinckii*; 16 – *Pyrrosia longifolia*. Масштаб: 0,01 мм.

◀ **Fig. 1.** Structural types of frond anatomy: I – hydromorphic; II – hygromorphic; III – mesomorphic; IV – subseromorphic; V – subsucculent. 1 – *Ceratopteris cornuta*; 2 – *Ceratopteris thalictroides*; 3 – *Crepidomanes latealatum*; 4 – *Adiantum capillus-veneris*; 5 – *Polypodium vulgare*; 6 – *Polypodium australe*; 7 – *Phyllitis scolopendrium*; 8 – *Microgramma piloselloides*; 9 – *Ceterach officinarum*; 10 – *Pyrrosia petiolosa*; 11 – *Lepisorus thunbergianus*; 12 – *Aleuritopteris argentea*; 13 – *Microsorium punctatum*; 14 – *Lemmaphyllum microphyllum*; 15 – *Platyserium willinckii*; 16 – *Pyrrosia longifolia*. Scale: 0.01 mm.

### Заключение

Если попытаться обобщить наиболее значимые для экологической диагностики структурных типов вайй анатомические признаки, то **для субсерофитов** это будут, прежде всего, явная дорсивентральность мезофилла – его дифференцировка на палисадную (четко идентифицируемую) и губчатую ткани, иногда, еще и гиподерму, а затем – высокие значения сухого веса единицы площади вайи (УППВ) – пикноз; **для субсуккулентов** – крупноклеточность дорсивентрального или гомогенного мезофилла при относительно большой толщине пластинок (отличие папоротников от суккулентных цветковых, у которых на первый план выходят высокая плотность сложения мезофилла и его дифференцировка на несколько специализированных тканей); **для гигрофитов** – низкие значения УППВ при минимальной толщине пластинок с гомогенным мезофиллом; **для гидрофитов** – кроме перечисленных для гигрофитов признаков – развитая система крупных межклетников и воздушных каналов.

### Цитируемые источники

- БАРЫКИНА Р.П., ВЕСЕЛОВА Т.Д., ДЕВЯТОВ А.Г., ДЖАЛИЛОВА Х.Х., ИЛЬИНА Г.М., ЧУБАТОВА Н.В. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. Изд-во МГУ, Москва.
- ГЛАДКОВА В.Н. 1978. Семейство Vittarioideae В кн.: ТАХТАДЖЯН А.А. (ред.). Жизнь растений. Т. 4: 194–195. Просвещение, Москва.

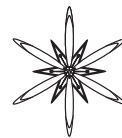
- СУРОВА Т.Д. 1978. Семейство Нуменоphyllaceae. В кн.: ТАХТАДЖЯН А.А. (ред.). Жизнь растений. Т. 4: 218–222. Просвещение, Москва.
- BURROWS G.E. 2001. Comparative anatomy of the photosynthetic organs of 39 xeromorphic species from subhumid new South Wales, Australia. *Int. J. Plant Sci.* **162** (2): 411–430.
- DERZHAVINA N. 2008. Types of mesophyll in fern fronds and variants of their structural variability. In: VERMA S.C., KHULLAR S.P., CHEENIA H.K. (eds). Perspectives in Pteridophytes: 227–241. Bishen Singh Mahendra Pal Singh, Dehradun, India.
- DERZHAVINA N.M. 2012. Adaptation of ferns to epiphytic mode of life: a case of *Platyserium willinckii* and *Asplenium nidus*. *Indian Fern J.* **29**: 164–182.
- DERZHAVINA N.M., SHORINA N.I., KONDO K. 2004. A comparison of structural adaptation in three petrophyte ferns. *J. Phytogeogr. Taxon., Japan* **52**: 143–158.
- HOVENKAMP P. 1986. A monograph of the genus *Pyrrosia* (Polypodiaceae): 55–56. Brill Leiden Univ. Press, Leiden.
- KESSLER M., SIOURAK Y. 2007. Desiccation and rehydration experiments on leaves of 43 Pteridophyte species. *Amer. Fern J.* **97** (4): 175–185.
- MÜLLER L., STARNECKER G., WINKLER S. 1981. Zur Oekologie epiphytischer Farne in Südbrasilien I. Saugschuppen. *Flora* **171**: 55–63.
- NAYAR B.K. 1961. Ferns of India. Studies in Polypodiaceae. VII. *Pyrrosia* Mirbel. *J. Indian Bot. Soc.* **40**: 144–186.
- NAYAR B.K., CHANDRA S. 1965. *Pyrrosia* Mirbel. Ferns of India – XV. *Bull. Nat. Bot. Gard.* **117**: 1–98.
- OGURA Y. 1972. Comparative anatomy of vegetative organs of the Pteridophytes. Borntraeger, Berlin – Stuttgart.
- PAL N., PAL S. 1962. Studies on morphology and affinity of the Parkeriaceae. I. Morphological observations of *Ceratopteris thalictroides*. *Bot. Gaz.* **124**: 132–143.
- SINGH T.C.N. 1963. An anatomical and ecological study of some ferns from Mussoorie (North-Wester Himalayas). *J. Indian Bot. Soc.* **42** (4): 475–543.
- STRASZEWSKI H.R. 1915. Die Farnattung *Platyserium*. *Flora* **108**: 271–310.
- STUART T.S. 1968. Revival of respiration and photosynthesis in dried leaves of *Polypodium polypodioides*. *Planta (Berl.)* **83**: 185–206.
- WALTER H. 1968. The global vegetation. Vol. 1 & 2. Progress, Moscow.

### ECOLOGICAL ANATOMY OF FERNS FRONDS

NINA M. DERZHAVINA

**Abstract.** Structural types of frond anatomy are distinguished on the basis of investigation of 30 species of homosporous ferns and with regard for literature: hydromorphic, hygromorphic, mesomorphic, subxeromorphic, and subsucculent (cryptic succulent). Following frond traits are of highest adaptive value: their area and thickness, type of mesophyll, dry weight of an area unit – specific superficial density, cellular volume, and number of cells per unit of frond area.

**Key words:** frond structural types, pycnophytes, subxerophytes, cryptic succulents, poikilohydricity



**СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ОНТОМОРФОГЕНЕЗА  
ГАМЕТОФИТОВ ДВУХ СКАЛЬНЫХ ПАПОРОТНИКОВ  
*ASPLENIUM ADIANTUM-NIGRUM* L. И  
*ADIANTUM CAPILLUS-VENERIS* L.**

Зоя М. Иващенко

**Аннотация.** У двух скальных папоротников *Asplenium adiantum-nigrum* и *Adiantum capillus-veneris* проведено сравнительное изучение онтоморфогенеза гаметофитов и его поливариантности. Споры двух видов существенно различаются своим строением. Прорастание спор у обоих видов проходило по типу *Vittaria*. Развитие же проталлия проходило по двум разным типам. Исследуемые папоротники демонстрировали также значительное морфологическое разнообразие формы гаметофитов. Различия выявлены и в расположении гаметагний на талломе, и в темпах сексуализации. У исследованных видов отмечено вегетативное размножение гаметофитов посредством пролиферации. Прослежены следующие типы онтогенеза: полный и сокращенный функционально завершённый онтогенез с воспроизведением диплофазы (спорофитов), а также полный и сокращенный функционально незавершённый онтогенез. У двух видов папоротников обнаружена структурная и динамическая поливариантность онтогенеза гаметофитов.

**Ключевые слова:** *Asplenium adiantum-nigrum*, *Adiantum capillus-veneris*, онтогенетическое состояние, поливариантность онтогенеза, сексуализация, пролиферация гаметофитов

Орловский государственный университет, ул. Комсомольская, 95, г. Орёл, 302015, Россия; royasokkaspari@mail.ru

### Введение

В цикле воспроизведения папоротников чередуются две фазы – спорофит и гаметофит, различающиеся как габитуально, так и функционально и экологически. К настоящему времени накоплено значительное количество материала по онтогенезу спорофитов папоротников в пределах разнообразных таксономических групп (Науялис и Филин 1983 а, б; Шорина 1994; Филин 1995; Храпко 1996; Гуреева 2001; Державина 2006 и др.). В то же время по онтогенезу гаметофитов проведено гораздо меньше исследований (Науялис и Филин 1983 а, б; Науялис 1989; Шорина 2001; Гуреева 2001; Барабанщикова 2002, 2007; Державина и др. 2009; Покровская 2010, 2011; Державина и Покровская 2011, 2012; Иващенко 2013), а гаметофиты многих таксонов не изучены вовсе. В этой связи целью нашего исследования явилось сравнительное изучение онтоморфогенеза гаметофитов и

его поливариантности у двух видов скальных папоротников *Asplenium adiantum-nigrum* L. и *Adiantum capillus-veneris* L.

### Материалы и методы исследований

Споры, емкости и грунт для выращивания гаметофитов стерилизовали. Для фиксации первых этапов онтогенеза споры проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге в смеси Кнопа. Для дальнейших исследований посев проводили на питательный цветочный грунт. Споры характеризовали согласно литературным данным (Бобров и др. 1983). Тип их прорастания определяли по В.К. НАУАР & S. KAUR (1969), тип развития пластинки гаметофита – по В.К. НАУАР & S. KAUR (1971). Использовали принципы периодизации онтогенеза растений, уточненные применительно к гаметофитам папоротников Н.И. Шориной (1994, 2001), И.И. Гуреевой (2001) и Н.С. Барабанщиковой

(2002, 2007). При оценке поливариантности онтогенеза опирались на представления Л.А. Жуковой и А.С. Комарова (1990). Выделены следующие периоды полного онтогенеза гаметофитов: I. первичный покой (*sp*); II. виргинильный (предефинитивный) (*v*); III. дефинитивный (*d*); IV. сенильный (старческий) (*s*) и 6 онтогенетических состояний. Пол гаметофита обозначали: *m* (*masculum*) – мужской, *f* (*femininum*) – женский и *h* (*hermafroditum*) – гермафродитный, обоеполый.

### Результаты и их обсуждение

Покоящиеся споры (*sp*) *A. adiantum-nigrum* и *A. capillus-veneris* существенно различаются по типу тетрадного рубца: споры *A. adiantum-nigrum* однолучевые, а *A. capillus-veneris* – трехлучевые. Существуют различия и в размерах полярной оси и экваториального диаметра спор, в частности, споры *A. adiantum-nigrum* имеют больший размер полярной оси (36,0-39,6 мкм), а споры *A. capillus-veneris* – больший экваториальный диаметр (39,6-64,6 мкм). Споры отличаются и скульптурой спородермы: у *A. adiantum-nigrum* она складчатая, а у *A. capillus-veneris* – мелкобугорчатая или зернистая. Окраска спор тоже различна: у *A. adiantum-nigrum* – бурая, а у *A. capillus-veneris* – бледно-желтая.

Первые признаки прорастания спор (*p*) были обнаружены у *A. capillus-veneris* через 18 дней, а у *A. adiantum-nigrum* – спустя 60 дней (Рис. 1; Рис. 2). Прорастание у обоих видов проходило, согласно классификации В.К. НАЯР & С. КАУР (1969), по типу *Vittaria* (ДЕРЖАВИНА и др. 2009; ДЕРЖАВИНА и ПОКРОВСКАЯ 2011, 2012). Ювенильные стерильные особи (*j*) представляли собой однорядную нить – хлоронему, состоящую из 8 бочонковидных клеток у *A. adiantum-nigrum* и из 5 – у *A. capillus-veneris*.

Развитие гаметофита у *A. adiantum-nigrum* шло по *Aspidium*-типу, а у *A. capillus-veneris* по *Adiantum*-типу (НАЯР & КАУР 1971). Исследуемые папоротники демонстрировали значительное морфологическое

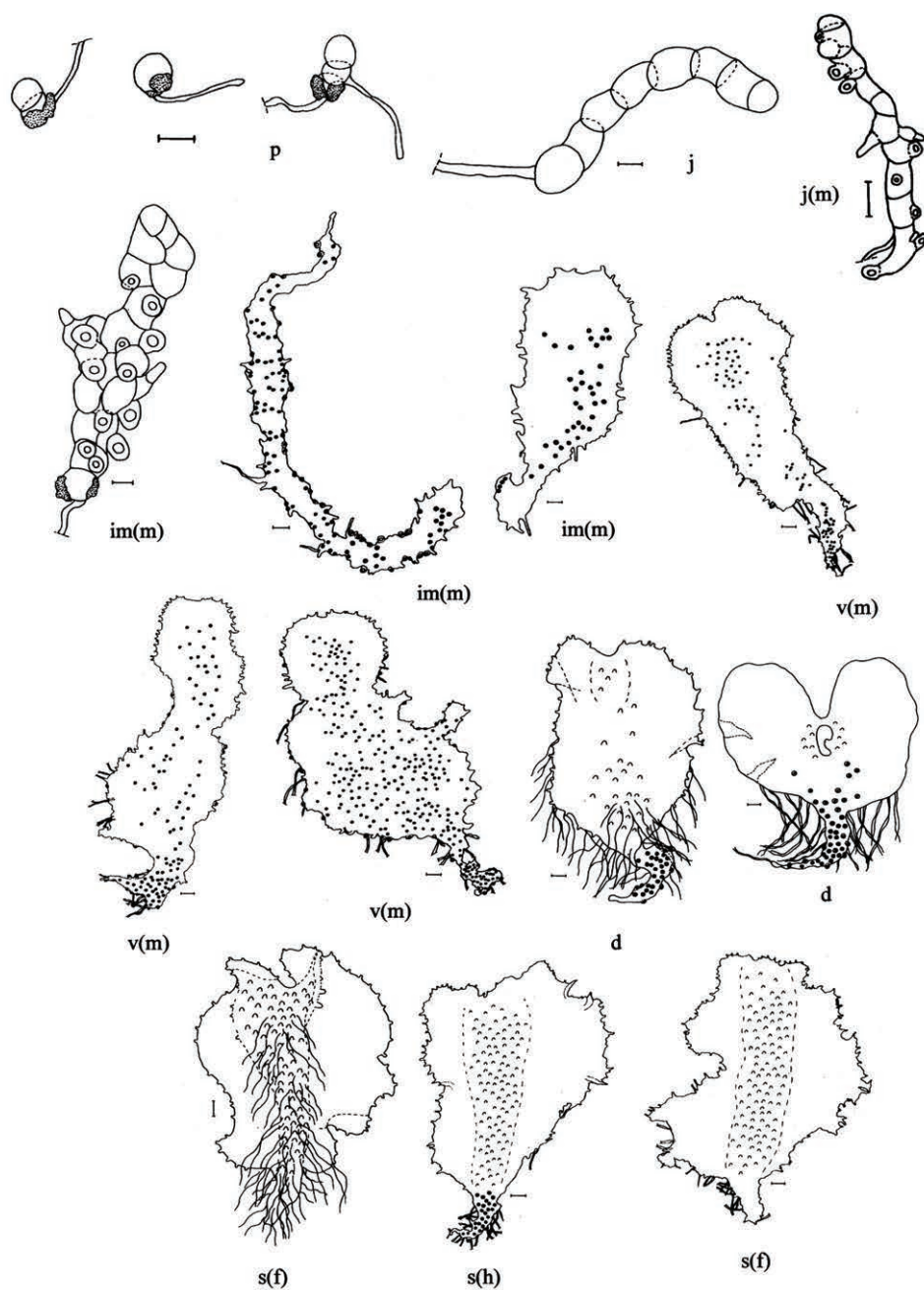
разнообразие формы гаметофитов, особенно в имматурном (*im*) онтогенетическом состоянии: гаметофиты *A. adiantum-nigrum* имели лентовидную и лопатчатую форму таллома (Рис. 1), а гаметофиты *A. capillus-veneris* – языковидную и почти сердцевидную (Рис. 2). У имматурных (*im*) гаметофитов *A. adiantum-nigrum* по краям таллома начали формироваться железистые волоски, а у гаметофитов *A. capillus-veneris* они отсутствовали на всех стадиях развития. Различия в форме, характерные для имматурного онтогенетического состояния, сохранились и у виргинильных (*v*) гаметофитов (Рис. 2).

Мужская сексуализация у гаметофитов обоих видов оказалась ранней: у *A. adiantum-nigrum* – начиная с ювенильного (*j*), а у *A. capillus-veneris* – с виргинильного (*v*) онтогенетического состояния (Рис. 1; Рис. 2).

У виргинильных мужских гаметофитов *v* (*m*) *A. capillus-veneris* антеридии располагались немного ниже выемки в средней и нижней части таллома среди ризоидов, а у *A. adiantum-nigrum* – по всей поверхности таллома и по его краям. Дефинитивные обоеполые гаметофиты *d* (*h*) *A. adiantum-nigrum* и *A. capillus-veneris* имели сердцевидную или почти сердцевидную форму. Архегонии у *A. adiantum-nigrum* находились или на архегонияльной подушке ближе к выемке, или по всей длине архегонияльной подушки, антеридии же – или в базальной части подушки, или в самой нижней части таллома среди ризоидов (Рис. 1). У *A. capillus-veneris* архегонии обнаружены на архегонияльной подушке ближе к выемке, а антеридии – в базальной части подушки среди ризоидов и на «крыльях» (Рис. 2) (ДЕРЖАВИНА и др. 2009; ДЕРЖАВИНА и ПОКРОВСКАЯ 2011, 2012).

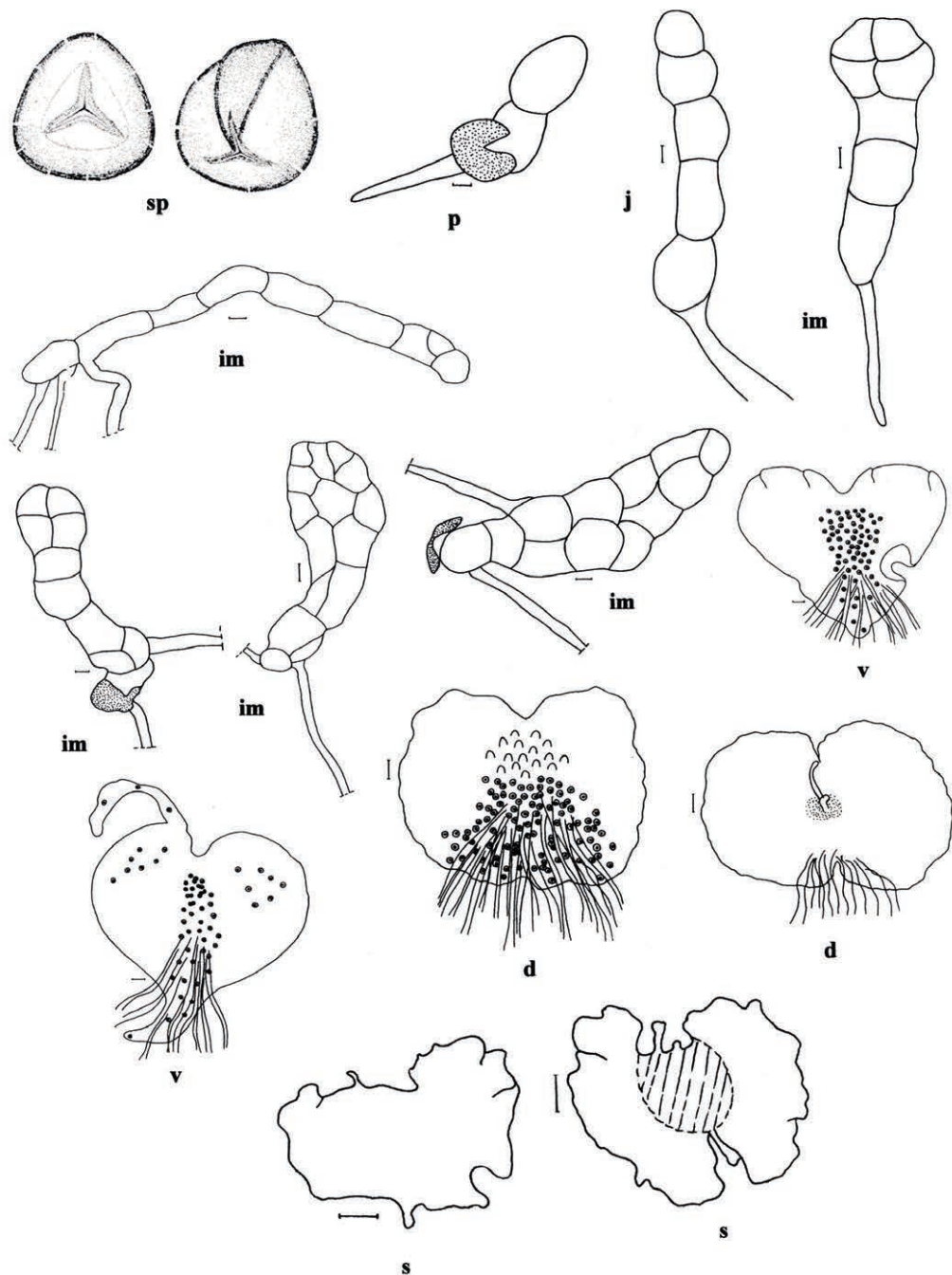
У исследуемых растений отмечено вегетативное размножение гаметофитов посредством пролиферации. У *A. adiantum-nigrum* – уже у ювенильных (*j*), а у *A. capillus-veneris* – у виргинильных (*v*) заростков. На пролиферирующих участках развивались антеридии. Проллиферация





**Рис. 1.** Возрастно-половые состояния онтогенеза гаметофита *Asplenium adiantum-nigrum*: *p* – проросток; *j* – ювенильный; *j (m)* – ювенильный мужской пролиферирующий; *im (m)* – иматурный мужской пролиферирующий; *v (m)* – виргинильный мужской пролиферирующий; *d* – дефинитивный пролиферирующий; *s (f)* – сенильный женский пролиферирующий; *s (h)* – сенильный обоеполый пролиферирующий. Масштаб: 0,1 мм.

**Fig. 1.** The age-sexual states of the ontogeny of gametophyte *Asplenium adiantum-nigrum*: *p* – plantlet; *j* – juvenile; *j (m)* – juvenile male proliferous; *im (m)* – immature male proliferous; *v (m)* – virginal male proliferous; *d* – definitive proliferous; *s (f)* – senile female proliferous; *s (h)* – senile hermaphrodite proliferous. Scale: 0.1 mm.



**Рис. 2.** Возрастно-половые состояния онтогенеза гаметофита *Adiantum capillus-veneris*: **sp** – покоящиеся споры; **p** – проросток; **j** – ювенильный; **im** – иматурный; **v** – виргинильный; **d** – дефинитивный; **s** – сенильный. Масштаб: 0,1 мм.

**Fig. 2.** The age-sexual states of the ontogeny of gametophyte *Adiantum capillus-veneris*: **sp** – latent spores; **p** – plantlet; **j** – juvenile; **im** – immature; **v** – virginal; **d** – definitive; **s** – senile. Scale: 0.1 mm.

осуществлялась у *A. adiantum-nigrum* преимущественно по краям таллома, а у *A. capillus-veneris* – в области выемки (Державина и др. 2009; Державина и Покровская 2011, 2012).

По мере старения гаметофиты обоих видов постепенно утратили сердцевидную или почти сердцевидную форму. У сенильных (s) гаметофитов «крылья» разрослись и стали гофрированными (Рис. 1; Рис. 2).

### Заключение

У гаметофитов двух видов папоротников были прослежены следующие типы онтогенеза:

А. Полный и сокращенный функционально завершенный онтогенез обоеполюх, женских и мужских гаметофитов с воспроизведением диплофазы (спорофитов):

*A. adiantum-nigrum*

$sp-p-j(m)-im(m)-v(m)-d(h)$  – спорофит

$j(m)-im(m)-v(m)-d(h)$  – спорофит

$sp-p-j-im-v-d(f)$  – спорофит

$j-im-v-d(f)$  – спорофит

$sp-p-j(m)-im(m)-v(m)$

$j(m)-im(m)-v(m)$

*A. capillus-veneris*

$sp-p-j-im-v(m)-d(h)$  – спорофит

$j(m)-im(m)-v(m)-d(h)$  – спорофит

$sp-p-j-im-v(m)$

$j(m)-im(m)-v(m)$

Б. Полный и сокращенный функционально незавершенный онтогенез обоеполюх и женских гаметофитов:

*A. adiantum-nigrum*

$sp-p-j(m)-im(m)-v(m)-d(h)-s$  – отмирание

$j(m)-im(m)-v(m)-d(h)-s$  – отмирание

$sp-p-j-im-v-d(f)-s$  – отмирание

$j-im-v-d(f)-s$  – отмирание

*A. capillus-veneris*

$sp-p-j-im-v(m)-d(h)-s$  – отмирание

$j(m)-im(m)-v(m)-d(h)-s$  – отмирание

В ходе исследования выявлены несколько типов поливариантности онтогенеза гаметофитов.

**Морфологическая поливариантность** выразилась в разнообразии формы заростков и числе клеток, их формирующих. У *A. adiantum-nigrum* приблизительно через три месяца после посева одновременно присутствовали гаметофиты из 14, 21 клеток, недавно перешедшие к плоскостному росту; лентовидные или лопатчатые, а также крупные гаметофиты, по форме близкие к сердцевидным. У *A. capillus-veneris* через месяц после посева большинство гаметофитов имели языковидную форму таллома и состояли из 12-30 клеток, также встречались как мелкие – из 9-10 клеток, так и крупные гаметофиты (Державина и др. 2009; Державина и Покровская 2011, 2012).

**Динамическая поливариантность** у обоих видов проявилась в быстром прохождении большинством заростков *j* и *im* состояний и в длительном их пребывании в *v*, *d*, и *s* состояниях. Наряду со стерильными гаметофитами, обнаружено несколько вариантов заложения и функционирования гаметаангиев и их соотношения с онтогенетическим состоянием особи: 1) гаметофиты *A. adiantum-nigrum* морфологически и функционально однополюе протерандрические мужские (*j*, *im*, *v*) или женские *d* (*f*) (спорового и вегетативного происхождения), а гаметофиты *A. capillus-veneris* – протерандрические мужские (*v*) и обоеполюе *d*(*h*), в обоих случаях возможно только межзаростковое оплодотворение; 2) гаметофиты двух видов морфологически и функционально обоеполюе *d* (*h*), возможно самооплодотворение (Державина и др. 2009; Державина и Покровская 2011, 2012).

Наблюдали также **поливариантность в наличии и сочетании способов размножения и образования гаметаангиев**. Известно, что заростки способны образовывать гаметы, воспроизводить спорофиты и вегетативно размножаться, а также возможно сочетание всех этих процессов. На *j*, *im* и *v* гаметофитах *A. adiantum-nigrum* образовывались только антеридии, при этом гаметофиты

еще и вегетативно размножались путем пролиферации. На гаметофитах же *A. capillus-veneris* антеридии формировались только в виргинильном (*v*) состоянии и здесь тоже наблюдали вегетативное размножение заростков. У обоих видов дефинитивные (*d*) гаметофиты формировали архегонии, и в случае оплодотворения появлялся единственный спорофит. Также дефинитивные (*d*) и сенильные (*s*) заростки обоих видов были способны к вегетативному размножению.

### Цитируемые источники

- БАРАБАНЩИКОВА Н.С. 2002.** Биология спорового размножения некоторых папоротников Подмосковья: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Москва.
- БАРАБАНЩИКОВА Н.С. 2007.** Онтогенез гаметофитов папоротников и его поливариантность на примере некоторых представителей рода *Dryopteris* в природных условиях. Труды I рос. птеридол. конф. и школы-семинара по птеридологии (Томск – Барнаул, 2007 г.): 12–25.
- БОБОВ А.Е., КУПРИЯНОВА Л.А., ЛИТВИНЦЕВА М.В., ТАРАСЕВИЧ В.Ф. 1983.** Споры папоротникообразных и пыльца голосеменных и однодольных растений флоры европейской части СССР: 21–22. Наука, Ленинград.
- ГУРЕЕВА И.И. 2001.** Равноспоровые папоротники Южной Сибири (систематика, происхождение, биоморфология, популяционная биология). Изд-во Томского ун-та, Томск.
- ДЕРЖАВИНА Н.М. 2006.** Биоморфология и анатомия равноспоровых папоротников (эпилитов, эпифитов, земноводных и водных) в связи с адаптационезом. Автореферат дисс. ... докт. биол. наук. Москва.
- ДЕРЖАВИНА Н.М., ПОКРОВСКАЯ З.М., СИЛАЕВА Ж.Г. 2009.** Онтогенез гаметофита *Adiantum capillus-veneris* L. Ученые записки Орловского государственного университета. Сер. Естеств., техн. и мед. науки **2** (32): 92–101.
- ДЕРЖАВИНА Н.М., ПОКРОВСКАЯ З.М. 2011.** Биоморфология спорофита и онтогенез гаметофита *Adiantum capillus-veneris* L. (*Adiantaceae*). *Turczaninowia* **14** (3): 131–144.
- ДЕРЖАВИНА Н.М., ПОКРОВСКАЯ З.М. 2012.** Биоморфология спорофита и онтогенез гаметофита *Asplenium adiantum-nigrum* L. (*Aspleniaceae*). Ученые записки Орловского государственного университета. Сер. Естеств., техн. и мед. науки **6** (50): 114–122.
- ЖУКОВА Л.А., КОМАРОВА С.С. 1990.** Поливариантность онтогенеза и динамика ценопопуляций растений. Журн. общ. биол. **51** (4): 450–461.
- ИВАЩЕНКО З.М. 2013.** Поливариантность онтоморфогенеза гаметофитов папоротника *Asplenium adiantum-nigrum* L. Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна (Труды XIII съезда РБО и конф., Тольятти, 2013 г.). Т. 1: 14–15.
- НАУЯЛИС И.И. 1989.** Организация популяций гаметофитов папоротников. Бот. журн. **74** (7): 994–1003.
- НАУЯЛИС И.И., ФИЛИН В.Р. 1983а.** Щитовник мужской. В сб.: Работнов Т.А. (ред.), Биологическая флора Московской области. Т. 7: 3–25. Изд-во МГУ, Москва.
- НАУЯЛИС И.И., ФИЛИН В.Р. 1983б.** Кочедыжник женский. В сб.: Работнов Т.А. (ред.), Биологическая флора Московской области. Т. 7: 26–40. Изд-во МГУ, Москва.
- ПОКРОВСКАЯ З.М. 2010.** Онтогенез гаметофита *Nephrolepis exaltata* Schott. Проблемы сохранения биологического разнообразия Волжского бассейна и сопредельных территорий (мат-лы I всерос. научно-практ. конф. студ. асп. и молодых ученых с междунар. участием, Чебоксары, 2010 г.): 26–27.
- ПОКРОВСКАЯ З.М. 2011.** Сравнительный анализ онтоморфогенеза гаметофитов *Adiantum capillus-veneris* L. и *Nephrolepis exaltata* Schott. Вестник студенческих работ. Орёл **3**: 37–40.
- ФИЛИН В.Р. 1995.** Ужовник обыкновенный. В сб.: Павлов В.Н., Тихомиров В.Н. (ред.), Биологическая флора Московской области. Т. 11: 4–36. Изд-во МГУ, Москва.
- ХРАПКО О.В. 1996.** Папоротники юга Дальнего Востока России. Дальнаука, Владивосток.
- ШОРИНА Н.И. 1994.** Экологическая морфология и популяционная биология представителей подкласса Polypodiidae: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Москва.
- ШОРИНА Н.И. 2001.** Популяционная биология гаметофитов равноспоровых Polypodiophyta. Экология **3**: 182–187.
- НАУАР В.К., КАУР С. 1969.** Types of prothallial development in homosporous ferns. *Phytomorphol.* **19** (2): 179–188.
- НАУАР В.К., КАУР С. 1971.** Gametophytes of homosporous ferns. *Bot. Rev.* **37** (3): 295–396.



**A COMPARATIVE ANALYSIS OF ONTOMORPHOGENESIS OF THE GAMETOPHYTES OF TWO EPILITHIC FERNS *ASPLENIUM ADIANTUM-NIGRUM* AND *ADIANTUM CAPILLUS-VENERIS* L.**

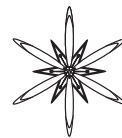
ZOYA M. IVASCHENKO

**Abstract.** A comparative study of ontomorphogenesis and polyvariance of two epilithic ferns gametophytes *Asplenium adiantum-nigrum* and *Adiantum capillus-veneris* is carried out. The spores of two species significantly differ in their structure. The germination of spores of two species goes on *Vittaria*-type. The development of prothallium goes on two different types. The investigated ferns also showed significant morphological diversity of gametophytes forms. The differences are found also and in the location of gametangiums on prothallus, and in the rates of sexualization. At the studied species vegetative reproduction by means of proliferation is noted. The following types of ontogenesis are tracked: full and reduced functionally finished ontogenesis with reproduction of diplophase (sporophytes), and also full and reduced functionally not finished ontogenesis. The structural and dynamic polyvariance of gametophytes ontogenesis of two species of ferns is found out.

**Key words:** *Asplenium adiantum-nigrum*, *Adiantum capillus-veneris*, state of ontogenesis, variability of ontogenesis, sexualization, proliferation of gametophytes

Oryol State University, 95 Komsomolskaya str., Oryol 302015, Russia; poyasokkaspari@mail.ru





## ОЦЕНКА ТАКСОНОМИЧЕСКОГО СТАТУСА *SCROPHULARIA EXILIS* POPL. (SCROPHULARIACEAE) НА ОСНОВЕ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ

ЛЮБОВЬ Э. РЫФФ

**Аннотация.** На основе сравнения девяти петрофитных видов рода *Scrophularia* по 27 биоморфологическим диагностическим признакам подтвержден видовой статус крымского эндемика *S. exilis*.

**Ключевые слова:** *Scrophularia exilis*, биоморфологические признаки, эндемик, флора Крыма

Никитский ботанический сад – Национальный научный центр НААН Украины, пгт. Никита, г. Ялта, АР Крым, 98648, Украина; ryffljub@ukr.net

### Введение

*Scrophularia exilis* Popl. – один из самых редких эндемиков крымской флоры. Он был обнаружен Г.И. Поплавской в 1926 г. на каменистых осыпях под обрывами Гурзуфской яйлы. Там же в июне 1929 г. были собраны типовые образцы, на основании которых был описан новый для науки вид (Поплавская 1931). Эти сборы хранятся в гербариях Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН в Санкт-Петербурге (LE) и Никитского ботанического сада – Национального научного центра НААНУ в Ялте (YALT). По некоторым данным (Котова 1969) растения данного вида впоследствии собирались Н.М. Черновой на г. Чатыр-Даг, однако сохранились ли сборы из этого локалитета и где они находятся, неизвестно. Таким образом, на протяжении нескольких десятков лет в распоряжении ученых были только типовые экземпляры *S. exilis*. С момента описания вид рассматривался в качестве узколокального крымского эндемика. Но затем западноевропейские систематики, придерживающиеся широкой политипической концепции вида, включили *S. exilis* в состав морфологически и экологически переменчивого балкано-эгейского таксона *S. heterophylla* subsp. *laciniata* (Waldst. et Kit.) Maire et

Petitm., лишив ее какого бы то ни было самостоятельного таксономического статуса (RICHARDSON 1972). Эта точка зрения переключалась в современные европейские базы данных (MARNOLD 2011) и даже в последний чеклист флоры Крыма (Ена 2012).

В июне 2012 г. *S. exilis* вновь была найдена ботаником-любителем С.А. Свириным на осыпи под вершиной Джуньин-Кош в верхней части южного склона Ялтинской яйлы, а через несколько дней – в *locus classicus*, под вершиной Шаган-Кая над Гурзуфом. Проведенное А.В. Фатерыгой, Л.Э. Рыфф и А.Р. Никифоровым обследование этих популяций и более подробное изучение биоморфологических особенностей крымских растений показало их существенное отличие от протолога и современных описаний европейских образцов *S. heterophylla* subsp. *laciniata* (WALDSTEIN & KITABEL 1803-1805; RICHARDSON 1972; RAUS 1991), что было отражено в нашей предыдущей публикации (FATERYGA *et al.* 2013). Вместе с тем, остались не совсем ясными взаимоотношения крымской *S. exilis* с другими близкими петрофитными видами, особенно с выходцами из соседних горных регионов – Малой Азии и Кавказа, где находится один из главных центров видообразования этой группы. В данной

работе ставится цель на основе сравнения основных биоморфологических параметров оценить степень таксономической самостоятельности *S. exilis*.

### Материалы и методы исследований

Объектами исследований были крымский эндемик *S. exilis* и восемь близких таксонов из Южной Европы, Малой Азии и с Кавказа: *Scrophularia heterophylla* Willd. subsp. *heterophylla*, *S. heterophylla* subsp. *laciniata* (Waldst. et Kit.) Maire et Petitm., *S. lucida* L., *S. myriophylla* Boiss. et Heldr., *S. olympica* Boiss., *S. olgae* Grossh., *S. ruprechtii* Boiss., *S. rutifolia* Boiss. Эта группа была выделена нами путем предварительного анализа основных биоморфологических и экологических показателей.

*S. exilis* – узколокальный эндемик Горного Крыма, в настоящее время достоверно известный из двух локалитетов, расположенных на приайлинских участках южных склонов Ялтинской и Гурзуфской яйл. В экологическом отношении это стенопопное растение, приуроченное исключительно к подвижным участками известняковых осыпей верхнего горного пояса (1250-1350 м н.у.м.), для которого характерна среднегодовая температура около 3,5°C и среднее годовое количество осадков около 960 мм.

*S. heterophylla* subsp. *heterophylla* встречается в континентальной Греции, на Эгейских островах и на острове Крит, по некоторым данным достигает самых южных районов югославской Македонии, произрастает преимущественно на известняковых скалах. *S. heterophylla* subsp. *laciniata* распространена на Балканском полуострове и островах Эгейского моря от Крита на юге до Румынии на севере, произрастает на скалах, осыпях и альпийских лугах.

*S. lucida* произрастает в Малой Азии и на Ближнем Востоке, на Кипре, в Греции и на Эгейских островах, а также в юго-восточной Италии и в юго-восточной Франции, встречается на известняковых и

серпентиновых затененных скалах, осыпях, каменистых склонах, в сухих руслах водотоков, преимущественно на высотах ниже 1000 м н.у.м., но иногда может достигать 2300 м н.у.м.

*S. myriophylla* приводится для Греции и Малой Азии, растет на известняковых и магматических каменистых склонах, скалах, стабилизированных осыпях в высотном диапазоне 1800-2300 м н.у.м.

*S. olympica* встречается в Малой Азии и на Кавказе на осыпях, моренах, каменистых склонах, альпийских лугах, по берегам горных ручьев и озер до высоты 3685 м н.у.м. Приводится для Горного Крыма на основании единственного гербарного образца Ф.И. Рупрехта, собранного в 1861 г. Однако сведений о пребывании Рупрехта в этот период в Крыму нет, на гербарной этикетке вышеуказанного экземпляра *S. olympica* упоминания о Крыме отсутствуют, никогда впоследствии этот вид на территории региона не собирался, специальные поиски в предполагаемом районе сбора гербарного материала не дали результатов. Поэтому, скорее всего, указания на произрастание этого таксона в Крыму являются ошибочными.

*S. olgae* (включая *S. armeniaca* Bordz. (СНЕРЕПАНОВ 1995)) приводится для Армении и Южного Закавказья, по некоторым данным встречается и на Северном Кавказе на каменистых местах, скалах, гальке по берегам озер в среднем и верхнем горных поясах. *S. ruprechtii* произрастает на Северном Кавказе и в Восточном Закавказье на осыпях, моренах и субальпийских лугах в альпийской зоне. *S. rutifolia* встречается в разных районах Кавказа на скалах среднего горного пояса.

Биоморфологические признаки *S. exilis* изучались как на живых растениях (12 экземпляров из популяции под г. Джунын-Кош), так и по гербарным образцам, собранным С.А. Свириным и Л.Э. Рыфф в 2012 г. (3 экземпляра), и типовым образцам Г.И. Поплавской, хранящимся в гербарии YALT (5 растений). Были учтены также литературные данные



(Поплавская 1931; Горшкова 1955; FATERYGA *et al.* 2013). Биоморфологическая характеристика остальных таксонов приводится по литературным сведениям (Горшкова 1955; Гроссгейм 1967; RICHARDSON 1972; LALL & MILL 1978; RAUS 1991; VOJŇANSKÝ & FARGAŠOVÁ 2007).

### Результаты и их обсуждение

Доступное в литературе описание *S. exilis*, выполненное его автором Г.И. Поплавской (1931: 85), весьма кратко, не изобилует количественными данными и позволяет достоверно отличить растения этого таксона только от других крымских видов рода *Scrophularia* L. Подробное морфологическое описание было сделано позже для «Флоры СССР» С.Г. Горшковой (1955: 289-290). К сожалению, видимо, из-за малочисленности и недостаточно хорошей сохранности гербарных сборов, а также в связи с тем, что автор не имела возможности видеть живые растения в природе, в эту вполне качественную характеристику вкрались некоторые неточности, которые впоследствии, возможно, и послужили причиной синонимизации таксона с балканским *S. heterophylla* subsp. *laciniata*.

Так, по нашим данным, растения *S. exilis* нельзя считать голыми, потому что не только цветоносы и цветоножки, но и вся верхняя часть, особенно зона соцветия, имеет достаточно густое железистое опушение. Оно имеется и на чашечке, отдельные точечные черные железки просматриваются на коробочках. По форме коробочка не округлая, а косояйцевидная, в зрелом состоянии поверхность ее слегка сетчатая, а не гладкая. Зрелые семена несколько более крупные, чем указано во «Флоре СССР», по форме не эллиптические, а дуговидно изогнутые, в плане продолговатые. Данные особенности морфологии *S. exilis* просматриваются на фотографиях, приведенных в нашей предыдущей публикации по этому вопросу (FATERYGA *et al.* 2013) и на сайте

«Плантариум» (2013). Кроме того, обследование природных популяций *S. exilis* показало, что около одной трети растений находятся в прегенеративной стадии развития, по всей видимости, являясь проростками текущего года. На изученных генеративных особях не были обнаружены остатки генеративных побегов прошлых лет. То есть, вероятно, большинство особей развиваются по типу дициклических или плейоциклических монокарпиков, а не типичных многолетников-поликарпиков.

Сравнительная биоморфологическая характеристика некоторых петрофитных видов рода *Scrophularia* по наиболее показательным для их диагностики признакам приведена в Табл. 1.

### Заключение

Таким образом, очевидно, что *S. exilis* обладает некоторыми специфическими признаками, выделяющими ее из группы родственных видов. Это железистое опушение чашечки, форма стаминодия, в среднем более крупная коробочка и аномально крупные семена. Как видно из Табл. 1, этот таксон характеризуется также уникальной комбинацией биоморфологических признаков, что, на наш взгляд, не позволяет синонимизировать или включать его в состав каких-либо других близких видов. К тому же *S. exilis* – единственный в рассмотренной группе облигатный гляреофит. Учитывая биоморфологические особенности, стенотопность, а также существенную географическую изоляцию крымских популяций, мы считаем *S. exilis* хорошо обособленным эндемиком Горного Крыма, в своем происхождении, скорее всего, связанным с кавказским высокогорным центром видообразования петрофитных таксонов рода *Scrophularia*.

Табл. 1. Сравнительная биоморфологическая характеристика некоторых видов рода *Scrophularia*.  
 Table 1. Comparative biomorphological characteristic of some species of the genus *Scrophularia*.

Признаки	SEX	SLA	SHE	SLU	SMY	SLM	SRP	SLG	SRT
Продолжительность жизненного цикла	ав, мн	мн	мн	ав, мн	ав, мн	мн	мн	оа, ав, мн	ав
Высота, см	10-25	10-35(70)	(10)25- 30(70)	10-100(130)	12-45(60)	(10)30- 50(70)	(6)8-20	18-50	40-60
К-во генеративных побегов	оа, нс, мн	нс	нс	оа (нс)	нс, мн	мн	мн	оа, нс?	мн?
Особенности окраски стебля	пр	пр, сз	сз	пр	пр	пр	пр	пр	пр
Опушение стебля	гж	гл или жз	гл или жз	гл или жз	гж	гж	гл	гж	гл
Расположение листьев на стебле	ос	рв	рв	рв	ос	рв	?	ос	?
Наличие черешков у верхних листьев	са	чр	чр	чр	чр или са	чр	чр	чр или са	чр или са
Размеры листьев, см	0.5-3.6(5) × 0.2-1.2(1.5)	3-9 × 1.5-4	6 × 3	7-9(20) × 5	4-7 × 2-3.5	2-13.5 × 1-4	2.5-3.5 × 1.2-2.2	2.5-8 × 1.3- 4(5)	(1.5)4.5- 6(8.5) × (1)2.5-3(4)
Окраска листьев	темно- зеленые или красновато- пурпурные, блестящие	светло- зеленые	темно- зеленые, часто с сизым налетом	зеленые, блестящие	?	желтовато- зеленые, с пурпурными жилками	?	?	?
Степень рассеянности стеблевых листьев	пз-пс	ца-пз (ап)	ца-пз	пс-ап	ап-тп	ца-пз	пз-пс	ап-тп	пс-ап
Доли листа	тп	ос	тп	ос?	ос	ос	ос?	ос	ос
Густота соцветия	ра	ра	гс	?	ра	?	гс	ра	гс
К-во цветков в монохазии	1-3	1-3(7)	3-12	(1)3-15(20)	1-3(5)	1-3	1	3-7(8)	5-10

Длина чашелистика, мм	2-2,5(3)	2-4	2-4	2-4	2-3	3-3,5	2,5-3	2,5-3,5
Опушение чашечки	жз	гл	гл	гл	гл	гл	гл или жз	гл
Окраска пленчатого края чашелистика	бл	бл или бр	бр	бл или бр	бл	бл или бр	пр	бл или бр
Форма пленчатого края чашелистика	цл, вл	цл (редко зб)	цл или зб ?	цл, зб	зб	?	зб	зб
Ширина пленчатого края	узкий, 0,2-0,4 мм	?	узкий	широкий, 0,3-1,5 мм	узкий, 0,3-0,5 мм	широкий, 1-3,5 мм	широкий	?
Размер венчика, мм	5-6	(4)5-9	(4)6-9	4-9	4,5-6	4,5-6	5,5-7	5-7,5
Окраска венчика	темно-бордовый	красновато-пурпурный до зеленоватого	пурпурно-розовый	верхняя губа темно-бордовая, нижняя - зеленая (редко темно-бордовая)	зеленовато-коричневый и коричневато-розовый до темно-бордового	бледно-коричневый до розового, верхняя губа темно-пурпурная	от темно-багряной до черно-пурпурной	темно-коричнево-красный
Относительная длина тычинок	вс	ск (вс)	вс ?	ск (вс)	ск (вс)	ск	вс	вс
Опушение нитей тычинок	жз	?	?	?	?	жз	жз	гл
Форма стаминодия	ок, рм, от	ок, пч	ок, пч	ок, пч	пч	пч	ок, пч, яц	пч
Размер коробочки, мм	(4)5,0-6,5(7) × 5-6(7)	(3)4-5(6)	(3)4,5-5 × 5-5,5(6)	4-5 × 3,5-5,5	3-5 × 3-5	5 × 4	4-4,5 × 4-4,5	4 × 4
Форма коробочки	яц	ок	ок	ок	ок	яц	ок, яц	ок
Форма семян	из	эл или уг	?	?	?	эл	уг	из
Размер семян, мм	2,2-2,5 × 0,9-1,1	0,8-0,9 × 0,55-0,65	?	?	?	0,7-1,0 × 0,3-0,4	1,2 × 0,7	1,2 × 0,4

Примечания см. на обороте.

Notes see on reverse side.

## Примечания к Табл. 1:

1. Виды: **SEX** – *Scrophularia exilis* Popl.; **SLA** – *S. heterophylla* subsp. *laciniata* (Waldst. et Kit.) Maire et Pettim.; **SHE** – *S. heterophylla* Willd. subsp. *heterophylla*; **SLU** – *S. lucida* L.; **SMY** – *S. myriophylla* Boiss. et Heldr.; **SLM** – *S. olympica* Boiss.; **SRP** – *S. ruprechtii* Boiss.; **SLG** – *S. olgae* Grossh. (вкл. *S. armeniaca* Bortz.); **SRT** – *S. rutiifolia* Boiss.
2. Продолжительность жизненного цикла: **оА** – однолетник; **дВ** – двулетник; **мн** – многолетник. Количество генеративных побегов: **оА** – один; **нс** – несколько; **мн** – много. Особенности окраски стебля: **пр** – пурпурный оттенок; **сз** – сизый налет. Опушение стебля: **гА** – весь голый; **гж** – голый внизу, железистоопушенный в верхней части; **жз** – весь железистоопушенный. Расположение листьев на стебле: **рв** – б.м. равномерно; **ос** – сосредоточены преимущественно в основании стеблей. Наличие черешков у верхних листьев: **чр** – на черешках; **сА** – сидячие. Степень рассеченности стеблевых листьев: **дА** – б.м. цельные; **пз** – перистораздельные; **пс** – перисторассеченные; **дп** – дваждыперисторассеченные; **тп** – триждыперисторассеченные; **оА** – доли листа: **тп** – тупые; **ос** – острые. Густота соцветия: **гс** – густое; **рА** – редкое. Опушение чашечки: **гА** – голая; **жз** – железистоопушенная. Окраска пленчатого края: **бА** – белый; **бр** – бурый; **пр** – пурпурный. Форма пленчатого края: **дА** – цельный; **зб** – зубчатый; **вА** – волнистый или складчатый. Относительная длина тычинок: **вс** – выступающая; **ск** – невыступающая (скрытые в венчике). Опушение нитей тычинок: **гА** – голые; **жз** – железистоопушенные. Форма стаминодия: **ок** – округлый; **пч** – почковидный; **яп** – яйцевидный; **рм** – ромбический; **от** – отсутствует. Форма коробочки: **ок** – б.м. округлая; **яп** – б.м. яйцевидная. Форма семян: **эл** – эллиптические; **уг** – угловатые; **из** – продолговатые, дуговидно изогнутые.

## Notes for Tab. 1:

1. Species: **EX** – *Scrophularia exilis* Popl.; **SLA** – *S. heterophylla* subsp. *laciniata* (Waldst. et Kit.) Maire et Pettim.; **SHE** – *S. heterophylla* Willd. subsp. *heterophylla*; **SLU** – *S. lucida* L.; **SMY** – *S. myriophylla* Boiss. et Heldr.; **SLM** – *S. olympica* Boiss.; **SRP** – *S. ruprechtii* Boiss.; **SLG** – *S. olgae* Grossh. (incl. *S. armeniaca* Bortz.); **SRT** – *S. rutiifolia* Boiss.
2. Life cycle duration: **оА** – annual; **дВ** – biennial; **мн** – perennial. Number of generative shoots: **оА** – single; **нс** – several; **мн** – numerous. Coloration of the stem: **пр** – purple tint; **сз** – glaucous bloom. Stem indumentum: **гА** – fully glabrous; **гж** – glabrous below and glandular above; **жз** – fully glandular pubescent. Leaf location on the stem: **рв** – more or less even; **ос** – leaves located mostly at the stem base. Presence of petioles in upper leaves: **чр** – leaves petiolate; **сА** – leaves sessile. Degree of dissection of stem leaves: **дА** – more or less entire; **пз** – pinnatifid; **пс** – pinnatifid; **дп** – bipinnatifid; **тп** – tripinnatifid. Leaf lobes: **тп** – obtuse; **ос** – acute. Inflorescence density: **гс** – dense; **рА** – lax. Calyx indumentum: **гА** – glabrous; **жз** – glandular pubescent. Coloration of scarious margin: **бА** – white; **бр** – brownish; **пр** – purple. Shape of scarious margin: **дА** – entire; **зб** – dentate; **вА** – undulate or folded. Relative length of the stamens: **вс** – exserted; **ск** – included. Filament indumentum: **гА** – glabrous; **жз** – glandular pubescent. Shape of the staminode: **ок** – orbicular; **пч** – reniform; **яп** – ovate; **рм** – rhombic; **от** – absent. Shape of the capsule: **ок** – more or less globose; **яп** – more or less ovoid. Shape of the seeds: **эл** – elliptic; **уг** – angular; **из** – elongated, arcuate.



## Цитируемые источники

- ГОРШКОВА С.Г. 1955.** Род Норичник – *Scrophularia* L. В кн.: Комаров В.А. (ред.), Флора СССР. Т. 22: 229–308. Изд-во АН СССР, Москва – Ленинград.
- ГРОССГЕЙМ А.А. 1967.** Флора Кавказа. Т. 7. Наука, Ленингр. отд-ние, Ленинград.
- ЕНА А.В. 2012.** Природная флора Крымского полуострова: монография. Н. Оріанда, Симферополь.
- КОТОВА И.Н. 1969.** *Scrophularia* L. Норичник. В кн.: Вульф Е.В. Флора Крыма. 3 (3): 19–22. Ялта.
- ПЛАНТАРИУМ 2013.** Плантариум: определитель растений on-line. <http://www.plantarium.ru/> (accessed 30 Dec 2013).
- ПОПАВСКАЯ Г.И. 1931.** Список растений, собранных в Крымском государственном заповеднике. Государственное медицинское издательство, Москва – Ленинград.
- VOJŇANSKÝ V., FARGAŠOVÁ A. 2007.** Atlas of seeds and fruits of Central and East-European flora: the Carpathian Mountains region. Springer, Dordrecht.
- ШЕРЕРАНОВ С.К. 1995.** Vascular plants of Russia and adjacent states (the former USSR). Cambridge University Press, Cambridge.
- FATERYGA A.V., RYFF L.E., NIKIFOROV A.R., SVIRIN S.A. 2013.** Rediscovery of the endemic *Scrophularia exilis* (Scrophulariaceae) in the Crimean Mountains and comments on its taxonomic status. *Willdenowia* 43 (2): 251–256.
- LALL S.S., MILL R.R. 1978.** *Scrophularia* L. In: DAVIS P.H. (ed.), Flora of Turkey and the East Aegean Islands. 6: 603–647. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- MARHOLD K. 2011.** Scrophulariaceae. In: EURO+MED PLANTBASE – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. <http://ww2.bgbm.org/EuroPlusMed/> (accessed 30 Dec 2013).
- RAUS TH. 1991.** *Scrophularia* L. In: STRID A., TAN K., Mountain flora of Greece. 2: 188–199. Edinburgh University Press, Edinburgh.
- RICHARDSON I.B.K. 1972.** *Scrophularia* L. In: TUTIN T.G. et al. (eds), Flora Europaea 3: 216–220. Cambridge University Press, Cambridge.
- WALDSTEIN F., KITAIBEL P. 1803-1805.** Descriptiones et icones plantarum rariorum Hungariae. 2. A.M. Schmidt, Vienna.

EVALUATION OF TAXONOMIC STATUS OF *SCROPHULARIA EXILIS* POPL. (SCROPHULARIACEAE)  
BASED ON BIOMORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS

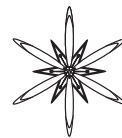
LUBOV E. RYFF

**Abstract.** On the base of comparison of nine petrophyte species of *Scrophularia* by 27 diagnostic biomorphological characteristics the specific status of the Crimean endemic *S. exilis* is confirmed.

**Key words:** *Scrophularia exilis*, biomorphological characteristics, endemic, the Crimean flora

Nikita Botanical Gardens – National Scientific Centre NAAS of Ukraine, Nikita, 98648 Yalta, the Crimea, Ukraine; ryffljub@ukr.net





УДК 581.4

## СТРУКТУРА И ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ТРИХОМ У ДВУХ ВИДОВ *DORONICUM* (ASTERACEAE)

Ольга Костина \* и Людмила Муравник

**Аннотация.** В настоящей работе методами световой и электронной микроскопии, а также гистохимии исследованы нежелезистые и 3 типа железистых трихом, локализованных на цветоносе и листочках обертки у двух видов растений (*Doronicum orientale* и *D. macrophyllum*) из трибы Senecioneae сем. Asteraceae. Характер расположения, морфология и анатомия трихом двух видов различны. Выявлено, что у *D. orientale* формируется 3 типа железистых трихом, тогда как у *D. macrophyllum* только 1 тип. С помощью флуоресцентной микроскопии и гистохимических тестов было показано, что в железистых волосках присутствуют фенольные соединения, терпеноиды и сесквитерпеновые лактоны. Полученные результаты позволяют предположить, что секрет трихом играет роль химического барьера для насекомых и грибов.

**Ключевые слова:** *Doronicum orientale*, *Doronicum macrophyllum*, трихомы, морфология, анатомия, гистохимия

Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, ул. Проф. Попова, 2, Санкт-Петербург, 197376, Россия;  
\* olga.kostina@list.ru

### Введение

Одним из видоспецифических признаков представителей сем. Asteraceae является присутствие на различных частях растений железистых и простых волосков (METCALFE & SNALK 1950), которые способны синтезировать различные химические соединения. Наиболее крупная триба, входящая в состав семейства Asteraceae – Senecioneae. Некоторые крестовники являются важными лекарственными растениями. Изучение секреторных структур у представителей этой трибы практически не проводилось. Исключение составляют только виды *Cineraria* L. (CRON *et al.* 2006), *Emilia* Cass. (ADEDEJI 2008) и *Abrotanella* Cass. (SWENSON 1995). В нашей работе изучались железки вегетативных и репродуктивных органов у двух видов *Doronicum* L. – *D. orientale* Hoffm. и *D. macrophyllum* Fisch. Растения этого рода используются до последнего времени как декоративные. Данные об их химическом составе касаются только подземных органов (Буданцев и др. 2012). Задача работы состояла в установлении структурных особенностей

железок *D. orientale* и *D. macrophyllum* и определении состава выделяемых веществ.

### Материалы и методы исследований

**Растительный материал.** Растения *D. orientale* и *D. macrophyllum* были собраны на территории Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург. Сбор материала осуществляли в июне 2013 г., для исследований использовали железистые трихомы, расположенные на цветоносе, на листочках обертки и в основании лепестков язычковых цветков.

**Сканирующая микроскопия.** Железки фиксировали 3% раствором глутарового альдегида на фосфатном буфере pH 7.2 и 4% раствором параформальдегида на воде (1:1) в течение 6 ч при 0°C, промывали тем же буфером, постфиксировали 2% раствором четырехокси осмия в течение 16 ч, обезвоживали в серии спиртов возрастающей концентрации и в ацетоне, а затем высушивали при критической точке с помощью устройства HCP-2 (Hitachi, Япония), анализировали и фотографировали в сканирующем электронном микроскопе Jeol JSM 35C (Jeol,

Япония) с ускоряющим напряжением 14 kV.

**Световая микроскопия.** Гистохимические тесты проводили на свежесрезанных железках, находящихся на стадии активной секреции. Наблюдения осуществляли на флуоресцентном микроскопе Axio Scope A1 (Carl Zeiss), оснащенном набором флуоресцентных фильтров (возбуждение (BP) 450-490 нм, дихроичный фильтр 510 нм, широкополосная эмиссия (LP) 515 нм) и видеокамерой AxioCam RMc5 (Zeiss, Germany).

**Гистохимические тесты.** Полифенолы обнаруживали в реакции с Toluidine Blue O по зеленому окрашиванию (GUTMANN 1995).

Терпены под воздействием реакции NADI приобретали фиолетово-сиреневую окраску (DAVID & CARDE 1964). Сесквитерпеновые лактоны определяли при взаимодействии с концентрированной HCl по оранжевому окрашиванию (GEISSMANN & GRIFFIN 1971).

**Флуоресцентная микроскопия.** Автофлуоресценция фенольных соединений обнаруживалась на свежем материале без дополнительного окрашивания флуоресцентными маркерами.

## Результаты и их обсуждение

### Морфология

У *D. orientale* присутствует 3 типа железистых трихом, которые различаются между собой по числу и характеру расположения клеток головки. В железках 1-го типа головка содержит от 3 до 5 клеток (Рис. 1 А), составляющих один слой; 2-го типа – 2-3 клетки (Рис. 1 Б); 3-го типа тоже 2 клетки (Рис. 1 В). Головки всех типов опираются на длинные двурядные ножки. Трихомы 1-го типа – наиболее крупные (диаметр их головки 65 мкм, высота ножки 127 мкм), трихомы 2-го типа – меньшего размера ( $d=54$  мкм,  $h=110$  мкм), 3-го типа – мелкие ( $d=25$  мкм,  $h=80$  мкм). У *D. macrophyllum* формируются трихомы преимущественно одного типа, имеющие 2 клетки головки на более длинных ножках ( $d=45$  мкм,  $h=300$  мкм) (Рис. 1 Г, Д). Очень редко встречаются 3-х клеточные трихомы.

### Анатомия

У *D. orientale* железистые трихомы 1-го типа формируются в результате одного антиклинального деления инициальной клетки, серии периклинальных делений дочерних клеток и 1-3 антиклинальных делений терминальных клеток, которые впоследствии дифференцируются как секреторные. Зрелые секреторные клетки могут иметь конусовидную или округлую форму. В центре головки образуется чашевидное углубление, в котором может скапливаться секрет. В трихомах 2-го типа секреторные клетки округлой формы. Клетки головки железок 3-го типа имеют округлую форму. У *D. macrophyllum* клетки головки имеют бобовидную форму с углублением в центре.

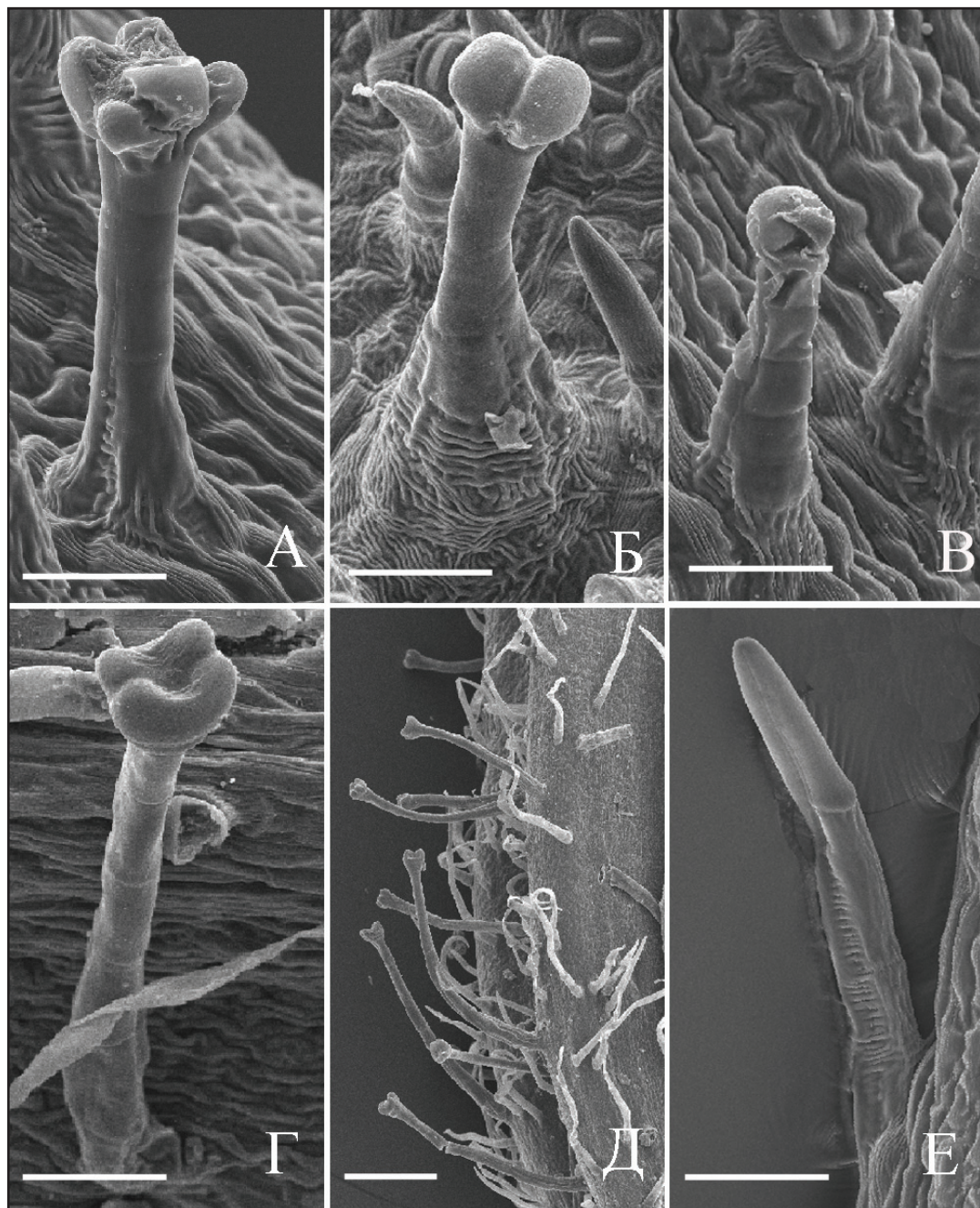
У всех типов железок секреторные клетки и несколько верхних клеток ножки имеют плотную цитоплазму, хорошо выраженные ядра и вакуоли. На поверхности головки формируется субкутикулярная полость. В ней накапливается секрет, который выводится на поверхность путем механического разрыва кутикулы. Подобный способ накопления и выведения секрета является общим признаком для железок многих семейств, в том числе и для представителей сем. Asteraceae (ASCENSAO & PAIS 1982; PAGNI 1995; PAGNI *et al.* 2003; CICCARELLI *et al.* 2007).

У изученных нами видов *Doronicum* все железки многоклеточные и двурядные, что характерно для секреторных структур представителей сем. Asteraceae (например, у видов *Chrysolaena* H. Rob. – APPEZZATO-DA-GLORIA *et al.* 2012, *Artemisia annua* L. – DUKE & PAUL 1993, *Matricaria chamomilla* L. – ANDREUCCI *et al.* 2008).

### Характер расположения трихом

У *D. orientale* железистые и нежелезистые трихомы располагаются на цветоносе, листочках обертки и в основании лепестков язычковых цветков. На цветоносе и листочках обертки присутствуют все три типа трихом, при этом по числу преобладает 1-ый тип, 2-ой тип встречается реже и не регулярно, 3-ий тип является наиболее редким; кроме того, часто





**Рис. 1.** Морфологические типы железистых и нежелезистых трихом у *Doronicum orientale* (А-В, Е) и *D. macrophyllum* (Г, Д): А – трихома 1-го типа; Б – трихома 2-го типа; В – трихома 3-го типа; Г – 2-клеточная трихома; Д – общий вид края листочка обертки; Е – простой волосок. Масштабные линейки: А-Г, Е – 50 мкм; Д – 200 мкм.

**Fig. 1.** Morphological types of the glandular and non-glandular trichomes in *Doronicum orientale* (А-В, Е) and *D. macrophyllum* (Г, Д): А – 1<sup>st</sup>-type trichome; Б – 2<sup>nd</sup>-type trichome; В – 3<sup>rd</sup>-type trichome; Г – 2-celled trichome; Д – common view of the phyllary edge; Е – a simple non-glandular trichome. Scale bars: А-Г, Е – 50 μm; Д – 200 μm.

встречаются двурядные, многоклеточные нежелезистые трихомы (рис. Е). В основании лепестков формируется только один тип трихом (Рис. 1 В). У *D. macrophyllum* трихомы образуются на цветоносе и листочках обертки.

### Гистохимия

На живом материале железки 1-го типа имеют ярко-желтую окраску, железки 2-го и 3-го типов окрашены в светло-зеленый цвет. Можно предположить, что естественная окраска железок 1-го типа может быть обусловлена синтезом каких-то липидных соединений. Для всех типов трихом *D. orientale* был проведен ряд гистохимических тестов по выявлению различных веществ. В результате установлено, что в секреторных структурах разных типов присутствуют одинаковые соединения, однако между типами имеются некоторые различия, которые выражаются в степени автофлуоресценции, в локализации красителей и интенсивности окрашивания ими.

После применения толуидинового синего полифенолы цитоплазмы окрашиваются в малахитовый цвет, а секрет трихом – в темно-синий. Наибольшая концентрация полифенолов и танинов наблюдается в секреторных клетках головок и в верхних клетках ножки. Интенсивная зеленая автофлуоресценция, характерная для фенольных соединений, обнаруживается в секреторных клетках и в верхних клетках ножки. Известно, что цвет флуоресценции зависит от типа фенольных соединений, он может быть темно-желтым, зеленым или голубым при освещении ультрафиолетом с длиной волны 365 нм (Сомбринск *et al.* 2007). Терпеноиды дают фиолетовую окраску в оболочках и субкутикулярной полости, сесквитерпены выявляются по оранжевому цвету цитоплазмы секреторных клеток головки и верхних клеток ножки. В секрет *D. orientale* входят различные фенольные соединения, терпеноиды и сесквитерпеновые лактоны. Подобный химический состав характерен для многих представителей семейства: *Artemisia*

*umbelliformis* Lam. (Cappelletti *et al.* 1986), *Salvia officinalis* L. (Corsi & Bottega 1999), *Inula viscosa* (L.) Aiton (Nikolakaki & Christodoulakis 2004), *Chrysolaena obovata* (Less.) M. Dematteis (Appezzato-da-Gloria *et al.* 2012).

### Заключение

Таким образом, на поверхности вегетативных и репродуктивных органов растений *Doronicum* встречается несколько типов железистых структур, как и у других представителей этого семейства (Heinrich *et al.* 2002; Appezzato-da-Gloria 2012). Выделяемые железками терпеноиды и фенольные соединения могут выполнять различные функции: они могут защищать вегетативные и репродуктивные структуры от поедания насекомыми-вредителями, а также играют роль антибактериального и фунгицидного барьера.

### Цитируемые источники

- Буданцев А.А., Беленовская Л.М., Лесиовская Е.Е. 2012. Растительные ресурсы России: Дикорастущие цветковые растения, их компонентный состав и биологическая активность. Т. 5. Семейство Asteraceae (Compositae). Часть 1. Роды *Achillea* – *Doronicum*: 312. Товарищество научных изданий КМК, Санкт-Петербург – Москва.
- ADEDEJI O. 2008. Importance of leaf epidermal characters in the Asteraceae family. *Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj* 36 (2): 7–16.
- ANDREUCCI A., CICCARELLI D., DESIDER M., PAGNI M. 2008. Glandular hairs and secretory ducts of *Matricaria* (Asteraceae): morphology and histochemistry. *Ann. Bot. Fennici* 45: 11–18.
- APPEZZATO-DA-GLORIA B., COSTA F.B., SILVA V.C., GOBBO-NETO L., REHDER V.L.G., HAYASHI A.H.H. 2012. Glandular trichomes on aerial and underground organs in *Chrysolaena* species (Vernonieae – Asteraceae): structure, ultrastructure and chemical composition. *Flora* 207 (12): 878–887.
- ASCENSAO L., PAIS M.S. 1982. Secretory trichomes from *Artemisia crithmifolia*: some ultrastructural aspects. *Bull. Soc. Bot. Fr., Act. Bot.* 129 (1): 3–7.
- CAPPELLETTI E.M., CANIATO R., APPENDINO G. 1986. Localization of the cytotoxichydroperoxyeudesmanolides in *Artemisia umbelliformis*. *Biochem. Syst. Ecol.* 14: 183–190.

- CICCARELLI D., GARBARI F., PAGNI A. 2007.** Glandular hairs of the ovary: a helpful character for Asteroideae (Asteraceae) taxonomy? *Ann. Bot. Fenn.* **44**: 1–7.
- COMBRINK S., PLOOY G.W., MCCRINDLE R.I., BOTHA B.M. 2007.** Morphology and histochemistry of the glandular trichomes of *Lippia scaberrima* (Verbenaceae). *Ann. Bot.* **99**: 1111–1119.
- CORSI G., BOTTEGA S. 1999.** Glandular hairs of *Salvia officinalis*: new data on morphology, localization and histochemistry in relation to function. *Ann. Bot.* **84**: 657–664.
- CRON G., BALKWILL K., KNOX E. 2006.** Two new species of *Cineraria* (Senecioneae, Asteraceae) from KwaZulu-Natal, South Africa. *S. Afr. J. Bot.* **72**: 34–39.
- DAVID R., CARDE J-P. 1964.** Coloration differentielle des inclusions lipidique et terpeniques des pseudophilles du pin maritime au moyen du reactif nadi. *C. R. Acad. Sci.* **258**: 1338–1340.
- DUKE S., PAUL R. 1993.** Development and fine structure of the glandular trichomes of *Artemisia annua* L. *Int. J. Plant Sci.* **154** (1): 107–118.
- GEISSMANN T.A., GRIFFIN T.S. 1971.** Sesquiterpene lactones: acid-catalysed color reactions as an aid in structure determination. *Phytochem.* **10**: 2475–2485.
- GUTMANN M. 1995.** Improved staining procedures for photographic documentation of phenolic deposits in semi-thinsections of plant tissue. *J. Microsc.* **179**: 277–281.
- HEINRICH G., PFEIFHOFER H., STABENTHEINER E., SAWIDIS T. 2002.** Glandular hairs of *Sigesbeckia jorullensis* Kunth (Asteraceae): morphology, histochemistry and composition of essential oil. *Ann. Bot.* **89**: 459–469.
- METCALFE C.R., CHALK L. 1950.** Anatomy of the decotyledons. 2<sup>nd</sup> ed. Clarendon Press, Oxford.
- NIKOLAKAKI A., CHRISTODOULAKIS N. 2004.** Leaf structure and cytochemical investigation of secretory tissues in *Inula viscosa*. *Bot. J. Linn. Soc.* **144**: 437–448.
- PAGNI A.M. 1995.** Secretory structures in the capitula of *Santolina leucantha* Bertol. (Asteraceae). Morphology and histochemistry. *Ann. Bot. (Roma)* **53**: 239–249.
- PAGNI A.M., ORLANDO R., MASINI A., CICCARELLI D. 2003.** Secretory structures of *Santolina ligustica* Arrigoni (Asteraceae) an Italian endemic species. *Israel J. Plant Sci.* **51**: 185–192.
- SWENSON U. 1995.** Systematics of *Abrotanella*, an amphipacific genus of Asteraceae (Senecioneae). *Pl. Syst. Evol.* **197**: 149–193.

## STRUCTURE AND CHEMICAL CONTENT OF THE TRICHOMES IN TWO *DORONICUM* SPECIES (ASTERACEAE)

OLGA V. KOSTINA \* & LYUDMILA E. MURAVNIK

**Abstract.** Non-glandular and three types of glandular trichomes localized on a peduncle and the phyllaries of two species (*Doronicum orientale* and *D. macrophyllum*) belonging to Senecioneae tribe of Asteraceae were studied by light and electron microscopy, as well as on histochemistry. The plant species differ on the trichome morphology, anatomy and arrangement. Three types of the glandular trichomes are formed on the vegetative and reproductive organs in *D. orientale*, whereas only one type exists in *D. macrophyllum*. It was shown by fluorescent microscopy and histochemistry that the phenolic substances, terpenoids and sesquiterpene lactones present in the glandular trichomes. The received results allow assuming that secretion of the trichomes is a chemical barrier to insects and fungi.

**Key words:** *Doronicum orientale*, *Doronicum macrophyllum*, trichomes, morphology, anatomy, histochemistry

Laboratory of Plant Anatomy and Morphology, Komarov Botanical Institute of Russian Academy of Sciences, Prof. Popov str. 2, 197376 St. Petersburg, Russia; \* olga.kostina@list.ru







УДК 581.4

## СТРУКТУРА ЭЛЕМЕНТАРНОГО МОДУЛЯ *SOLANUM DULCAMARA* L.

Ирина А. Журавлёва и Наталья П. Савиных

**Аннотация.** Рассмотрены структуры (метамеры) *Solanum dulcamara* на уровне элементарного модуля. Выделены признаки для выявления их варибельности. Выделено 44 варианта метамеров. Дана характеристика отдельных признаков: тип бокового органа (листа срединной формации) и пазушной структуры (почка, побег, сериальный комплекс), степень развития генеративных органов, наличие и тип корней.

**Ключевые слова:** *Solanum dulcamara*, модульная организация, элементарный модуль, метамер, лист, пазушная структура, сериальный комплекс, соцветие, корень

Вятский государственный гуманитарный университет, кафедра биологии, ул. Ленина, 198, Киров, 610007, Россия;  
S-dulcamara@yandex.ru

### Введение

Теофраст в свое время описывал растение как «... нечто многообразное, сложное и трудно поддающееся общим определениям: доказательством этого является то, что у растения нет ни одной части, которую можно считать общей для всех растений... ни корень, ни стебель, ни разветвление, ни ветки, ни листья, ни цветы... не являются принадлежностью всех растений» (Теофраст 1951: 14).

Проблема мысленного расчленения тела растения на структурные блоки остается актуальной и сегодня. Важным этапом к решению этой проблемы стали представления о разделении всех организмов на 2 группы на основе их структуры: модульные и унитарные (HALLÉ & OLDEMAN 1970; HALLÉ *et al.* 1978; HARPER & BELL 1979).

С этой точки зрения растение – пространственно-временная модульная система, состоящая из повторяющихся элементов – модулей разного ранга и разной степени индивидуализованности (ШАФРАНОВА и Гатцук 1994). Эта система отличается открытым ростом, имеет тело, состоящее из набора основных конструктивных элементов, число которых чрезвычайно изменчиво, а их развитие

зависит от взаимодействия со средой.

Современные биоморфологические исследования показывают, что наиболее значимыми для характеристики, сравнения и оценки эволюционных взаимоотношений биоморф, а также демонстрации морфологической поливариантности являются три категории модулей: элементарный, универсальный и основной (Савиных 2002, 2006).

Наименьшей неделимой частью тела растения является элементарный модуль – элементарный метамер (терм.: БАРЫКИНА и ГУЛЕНКОВА 1983) – часть побега, состоящая из листа с пазушной почкой и междоузлия.

Настоящее сообщение посвящено изучению структуры элементарного модуля (метамера) *Solanum dulcamara* L.

### Материалы и методы исследований

Объект исследования – *S. dulcamara* (паслён сладко-горький) – летнезелёный вегетативно-подвижный поликарпический длиннокорневищный лиановидный полукустарник с симподиально нарастающими в течение вегетационного сезона и в разной степени одревесневающими осями из серии монокарпических побегов.

Исследование основано на изучении

**Табл. 1.** Признаки для выявления вариабельности элементарного модуля.**Table 1.** The signs to identify the variability of elementary module.

Признак	Характеристика метамера			
	Катафилл	Паракатафилл		Лист срединной формации
Тип пазушной структуры	Почка	Побег обогащения		Сериальный комплекс из побега обогащения и почки Сериальный комплекс из двух побегов обогащения
Степень развития генеративных органов	Соцветие в фазе бутонизации		Соцветие в фазе цветения	
Наличие корней	Есть		Нет	
Расположение корней	Узловые	Внеузловые		Узловые и внеузловые
Тип корней	Бурые неветвящиеся		Зелёные ветвящиеся	

материалов собственных сборов в Кировской (2009-2012 г.г.), Ярославской (2010-2013 г.г.) и Нижегородской (2010-2011 г.г.) областях, анализе фондов гербариев LE, МНА, SYKO, IBIW, ТК, NS, NSK, MWV, MOSP, SYKT и гербарной коллекции ВятГГУ.

В исследовании применяли сравнительно-морфологический метод (СЕРЕБРЯКОВ 1952, 1954), теорию модульной организации Н.П. САВИНЫХ (2002, 2006). При анализе листа срединной формации использовали подходы Н.П. КРЕНКЕ (1933-1935), С.В. МЕЙЕНА (MEYEN 1973), В.В. КОРОНЫ и А.Г. ВАСИЛЬЕВА (2007).

### Результаты и их обсуждение

В результате исследования модульной организации паслёна выявлено, что наибольшим разнообразием отличаются структуры на уровне элементарного модуля. Всего насчитывается 44 варианта метамеров, которые выделены по ряду признаков (Табл. 1).

Всё их разнообразие основано на 3-х метамерах с длинным междуузлем, узлом, пазушной почкой, выделенных по типу бокового органа (листа): низовой формации – катафилла (Рис. 1 а), переходного типа – паракатафилла (Рис. 1 б) и срединной формации (Рис. 1 в). Первые 2 варианта элементарных модулей включают до 7 различных метамеров, выделенных по наличию стеблеродных придаточных

корней и их типу. В отличие от них, метамер 3-го типа (Рис. 1 в) отличается большей изменчивостью и насчитывает до 30 вариантов. Признаками для их выделения служили: тип пазушной структуры, степень её развития, наличие и тип стеблеродных придаточных корней.

Особый интерес представляет боковой орган элементарного модуля – лист срединной формации. Для *S. dulcamara* свойственно явление гетерофиллии (КОРОНА и ВАСИЛЬЕВ 2007), так как в пределах одного монокарпического побега можно проследить общую тенденцию к усложнению листовой пластинки от цельной до расчленённой на лопасти, доли, сегменты (Рис. 2). С.В. Мейен (MEYEN 1973) этому процессу присвоил название «пиннация».

Наибольший интерес привлекает схема С.В. Мейена (MEYEN 1973), которая показывает варианты расчленения листьев и других уплощённых частей тела растения (Рис. 3). В ней мы нашли линию преобразования листьев паслёна от простого (Рис. 3 1) к перисто-расчленённому с пятью сегментами (Рис. 3 5). Это рацемический ряд, так как листья расчленены симметрично. Помимо него существуют левостороннее и правостороннее расположение надразов, которые в природе встречаются гораздо чаще (КРЕНКЕ 1933-1935). У паслёна из перисто-лопастных мы обнаружили варианты листьев с лопастью либо справа, либо слева от центральной жилки, либо с



**Рис. 1.** Варианты элементарных модулей: **а** – метамер с длинным междоузлием, узлом с пазушной почкой и катафиллом; **б** – метамер с длинным междоузлием, узлом с пазушной почкой и паракатафиллом; **в** – метамер с длинным междоузлием, узлом с пазушной почкой и листом срединной формации. **1** – участок прошлогоднего побега; **2** – побег текущего года; **3** – псевдолатеральное соцветие; **4** – редуцированное псевдолатеральное соцветие; **5** – отмерший лист срединной формации; **6** – катафилл с пазушной почкой; **7** – паракатафилл с пазушной почкой; **8** – лист срединной формации с пазушной почкой; **9** – придаточный корни, сформировавшиеся на суше; **10** – придаточный корни, сформировавшиеся в воде.

**Fig. 1.** The variants of elementary modules: **a** – metamere with internodium elongatum, a node with axillary bud and cataphylls; **b** – metamere with internodium elongatum, a node with axillary bud and paracataphylls; **v** – metamere with internodium elongatum, a node with axillary bud and middle leaf formation. **1** – part of the shoot of the last year; **2** – shoot of the current year; **3** – pseudolateral inflorescence; **4** – reduced pseudolateral inflorescence; **5** – dead middle leaf formation; **6** – cataphyll with axillary bud; **7** – paracataphyll with axillary bud; **8** – middle leaf formation with axillary bud; **9** – adventitious roots formed on the land; **10** – adventitious roots formed in the water.

обеих сторон от нее. Из перисто-раздельных мы встретили те же самые варианты расположения долей, что и у перисто-лопастных. У перисто-рассечённых листьев можно отметить наибольшее разнообразие расположения сегментов. Кроме вариантов, перечисленных выше, обнаружены листья с двумя сегментами справа от центральной жилки, двумя сегментами справа и одним слева, двумя справа и двумя слева от неё.

Таким образом, у *S. dulcamara* можно наблюдать все переходы в структуре листа от цельных простых до перисто-рассечённых с двумя, тремя и пятью сегментами. Возможность наблюдения всех вариантов

структуры у одного полудревесного вида позволяет предположить возникновение их как преадаптаций у древесных форм.

Еще один признак, по которому выделено 4 типа метамеров с листом срединной формации – тип пазушной структуры. Помимо пазушной почки, у паслёна возможно формирование сериального комплекса из побега обогащения и сериальной почки (Рис. 4) либо из двух побегов обогащения в случае реализации сериальной почки в побег. Сериальная почка (Рис. 4 3) начинает своё развитие после того, как побег обогащения (Рис. 4 2) перейдёт к цветению. Часто осенью она



**Рис. 2.** Варианты листьев срединной формации *Solanum dulcamara*: **а** – целый лист; **б** – раздельный лист с тремя долями; **в** – рассечённый лист с тремя сегментами; **г** – рассечённый лист с пятью сегментами.

**Fig. 2.** Variants of the leaves from middle formation in *Solanum dulcamara*: **a** – entire leaf; **б** – divided leaf with three shares; **в** – dissected leaf with three segments; **г** – dissected leaf with five segments.



**Рис. 3.** Оригинальная схема С.В. Мейена (МЕУЕН 1973): **линия 1–2–3** – переход от простого листа к вильчатому (фуркация); **линия 1–4–5–6** и **линия 1–4–5–9** – переход от простого листа к перистому (пиннация); **линия 1–4–7–8** – переход от простого листа к пальчатому (пальмация).

**Fig. 3.** The original scheme of S.V. MEYEN (1973): **line 1–2–3** – transition from simple leaf to bifurcated leaf (furcations); **line 1–4–5–6** and **line 1–4–5–9** – transition from simple leaf to pinnate leaf (pinnations); **line 1–4–7–8** – transition from simple leaf to palmate leaf (palmations).

тоже развивается в побег.

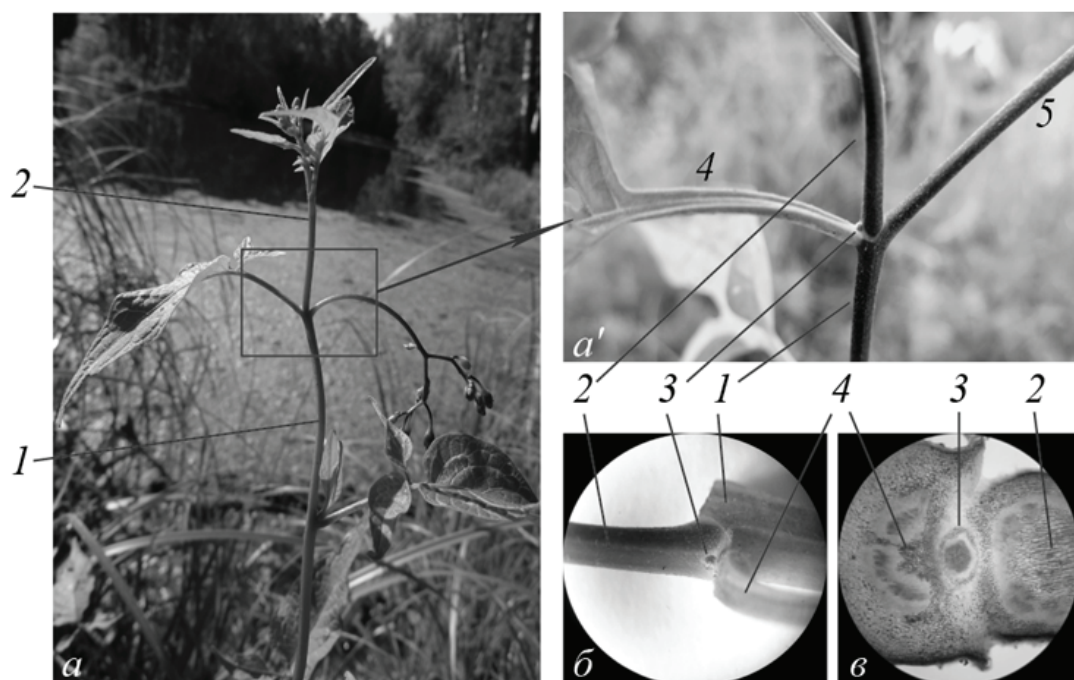
Помимо рассмотренных выше признаков, по которым выделяем варианты метамеров у паслёна, существуют и другие, такие как степень развития генеративных органов, наличие и тип стеблеродных придаточных корней. Эти признаки являются адаптивными и позволяют провести границу между наземной и прибрежно-водной (водной) экобиоморфой вида. Так в большинстве случаев побеги паслёна цветут и плодоносят, однако, развиваясь полностью в водной среде, соцветие развивается лишь до стадии бутонизации. В тоже время в воде формируется особый тип придаточных стеблеродных корней, по-

видимому, выполняющих не только функцию закрепления и минерального питания, но и фотосинтеза и дыхания благодаря наличию хлорофилла.

### Заключение

Таким образом, у *S. dulcamara* на уровне элементарного модуля насчитывается 44 варианта структур (метамеров). Поливариантность метамеров обеспечивается рядом признаков, основными из которых являются – тип боковой и пазушной структуры. Высокое разнообразие определяют и другие признаки, например степень развития генеративных органов и





**Рис. 4.** Часть симподиальной оси (а, а'), увеличенный участок с сериальным комплексом в пазухе листа (б), и поперечный срез через кроющий лист, сериальную почку и побег обогащения *Solanum dulcamara* (в): 1 – побег возобновления; 2 – побег обогащения; 3 – сериальная почка; 4 – кроющий верхний лист побега возобновления; 5 – соцветие.

**Fig. 4.** The part of sympodial axis of (a, a'); the enlarged fragment with serials complex in leaf axil (б); and the cross-section through the coating leaf; serial bud and enrichment shoot of *Solanum dulcamara* (в): 1 – shoot of resumption; 2 – shoot of enrichment; 3 – serial bud; 4 – coating topleaf of the shoot of resumption; 5 – inflorescence.

наличие, расположение и тип стеблеродных придаточных корней, являющиеся адаптивными. В целом вариабельность метамеров обеспечивает разнообразие структур на уровне универсального и основного модулей, что позволяет растению существовать в изменяющихся условиях среды.

*Исследование поддержано Грантом РФФИ № 13-04-01057.*

#### Цитируемые источники

- БАРЫКИНА Р.П., ГУЛЕНКОВА М.А. 1983.** Элементарный метамер побега цветкового растения. *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* **84** (4): 114–124.
- КОРОНА В.В., ВАСИЛЬЕВ А.Г. 2007.** Строение и изменчивость листьев растений: основы модульной теории. Екатеринбург.

**КРЕНКЕ Н.П. 1933-1935.** Феногенетическая изменчивость. *Тр. Биол. ин-та им. К. А. Тимирязева* **1**: 1–860.

**САВИНЫХ Н.П. 2002.** Модули у растений. *М-лы междунаrod. конф. по анатомии и морфологии растений (Санкт-Петербург, 14-18 октября 2002 г.)*: 95–96.

**САВИНЫХ Н.П. 2006.** Поливариантность развития растений как следствие модульной организации. В сб.: *ВОСКРЕСЕНСКАЯ О.Л. (ред.), Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ*: 43–51. Кафедра экологии БХФ ГУО ВПО МарГУ, Йошкар-Ола.

**СЕРЕБРЯКОВ И.Г. 1952.** Морфология вегетативных органов высших растений. Советская наука, Москва.

**СЕРЕБРЯКОВ И.Г. 1954.** О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях. *Уч. записки МГПИ им. В.П. Потемкина* **37** (2): 3–20.

**ТЕОФРАСТ 1951.** Исследования о растениях. Перевод с древнегреческого и примечания М. Е. Сергеевко. АН СССР, Москва, Санкт-Петербург.

- ШАФРАНОВА Л.М., ГАТЦУК Л.Е. 1994.** Растение как пространственно-временная метамерная (модульная) система. *Успехи экологической морфологии и ее влияние на смежные науки: Межаузовский сборник научных трудов*: 6–7. Прометей, Москва.
- HARPER J.L., BELL A.D. 1979.** The population dynamics of growth form in organisms with modular construction. In: ANDERSON R.M., TURNER B.D., TAYLOR L.R. (eds), *Population dynamics*: 29–52. Blackwell Sci. Publ, Oxford.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A. 1970.** Essai sur l'architecture et la dynamique de croissance des arbres tropicaux. Paris.
- HALLÉ F., OLDEMAN R.A.A., TOMLINSON P.B. 1978.** *Tropical trees and forest: An architectural analysis.* Springer, Berlin, N.-Y.
- MEYEN S.V. 1973.** Plant morphology in its nomothetical aspects. *Bot. Rev.* **39** (3): 205–260.

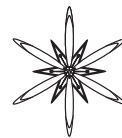
### STRUCTURE OF ELEMENTARY MODULE OF *SOLANUM DULCAMARA* L.

IRINA A. ZHURAVLYEVA & NATALYA P. SAVINYKH

**Abstract.** The structures (metamers) of *Solanum dulcamara* at the level of elementary module have been studied. The features for identification of their variability have been ascertained. 44 variants of metamers are described. The characteristic is represented for such individual features as: the type of lateral organ (leaf of a middle formation) and axillary structure (bud, shoot, serial complex); the degree of development of the generative organs; and the presence and type of roots.

**Key words:** *Solanum dulcamara*, modular organization, elementary module, metamers, leaf, axillary structures, serial complex, inflorescence, root

Vyatka State University of Humanities, Lenin str. 198, 610033 Kirov, Russia; S-dulcamara@yandex.ru



УДК 581.4;581.8

## ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РОДА *RORIPPA* SCOROLI (CRUCIFERAE) В УСЛОВИЯХ ПОДЗОНЫ ЮЖНОЙ ТАЙГИ

СВЕТЛАНА ШАБАЛКИНА

**Аннотация.** В онтогенезе *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *R. palustris* (L.) Bess. и *R. хanceps* (Wahlenb.) Reichenb. описаны латентный, прегенеративный и генеративный периоды. Пропуск растениями постегенеративного периода, ряда онтогенетических состояний демонстрирует динамическую поливариантность индивидуального развития, сочетание семенного и вегетативного размножения – поливариантность способов размножения и воспроизведения. Онтогенез особей *R. palustris* соответствует А-типу, *R. amphibia* и *R. хanceps* – Г-типу, а *R. хanceps* – Д-типу.

**Ключевые слова:** *Rorippa*, жизненная форма, онтогенез, онтогенетическое состояние, рамета, генета, поливариантность развития

Вятский государственный гуманитарный университет, естественно-географический факультет, кафедра биологии, ул. Ленина 198, г. Киров, 610007, Россия; botany@vshu.kirov.ru

### Введение

С момента становления в середине XX века и дальнейшего развития популяционно-онтогенетического направления в ботанике, сформированного благодаря объединению морфологического и популяционного подходов (Работнов 1950; Серебряков 1962; Уранов 1975), с разной степенью детальности изучен онтогенез у 1000 видов сосудистых растений (Жукова и Ведерникова 2007). Некоторые данные об индивидуальном развитии модельных видов рода *Rorippa* Scoroli описаны нами ранее (Шабалкина 2010, 2012; Шабалкина и Савиных 2013). В этом сообщении в сравнительном плане по биоморфологическим признакам и с учетом биометрических данных, в соответствии с принципами концепции дискретного описания, охарактеризован онтогенез генет и рамет *Rorippa amphibia* (L.) Bess. – жерушника земноводного, *R. palustris* (L.) Bess. – жерушника болотного и *R. хanceps* (Wahlenb.) Reichenb. – жерушника обоюдоострого разных биоморф.

### Материалы и методы исследований

Онтогенез у модельных видов изучали в 2006-2012 гг. в ценопопуляциях, расположенных в старичных озёрах, на песчаных пляжах и заливных лугах правобережной поймы р. Вятки в подзоне южной тайги на территории Кировской области. Дополнительные данные по *R. amphibia* получены в результате полевых выездов в окрестности п. Борок Ярославской области, во время которых исследованы ценопопуляции, находящиеся на левом и правом берегах р. Илья, левом берегу р. Корожечна. Часть особей *R. palustris* для изучения отобрана в агроценозах.

Для выделения и описания маркерных признаков онтогенетических состояний растения исследовали с апреля по октябрь каждые 10-15 дней с использованием классических сравнительно-морфологических и онтоморфогенетических методов. Часть особей или парциальных образований (не менее 10) при каждом посещении изымали для анализа и фиксации. Ряд параметров: степень воздействия особи на среду обитания, тип морфологической

дизинтеграции, тип побега и его положение в пространстве, длительность жизни листьев – оценивали в полевых условиях на месте исследования.

Камеральная обработка включала описание побеговых и корневых систем особей. В надземной и/или водно-воздушной частях учитывали число, длину и диаметр побегов; число слагающих их метамеров; длину междоузлий; тип листьев вдоль побега: линейные размеры и степень расчленения; степень ветвления; строение пазушных структур; особенности синфлоресценции. При характеристике подземных частей оценивали тип и размеры корневой или побеговой систем; число, цвет придаточных корней, время их образования; наличие и число почек возобновления и/или придаточных на корнях у *R. хanceps*. С учётом вышеуказанных признаков особи распределяли по возрастным группам. Из-за высокой вегетативной подвижности, а также морфологической дезинтеграции (за исключением однолетников) абсолютный возраст удавалось определить не у всех. Детали структурной организации уточнены и дополнены по образцам (не менее 1000) в гербариях SYKO, LE, MOSP, IBIW, YOLA.

При описании онтогенеза использовали методики Т.А. РАБОТНОВА (1950) с учётом последующих дополнений (Уранов 1975; Воронцова и Серебрякова 1976; Жукова 1995). Полученные данные соотнесены с учением о поливариантности развития растений (ВОСКРЕСЕНСКАЯ 2006; Савиных и Бобров 2008).

### Результаты и их обсуждение

Продолжительность жизни особей, воспроизведение и размножение, становление биоморфы *R. amphibia* определяются уровнем воды в течение вегетационного сезона. В водоёмах с изменяющимся уровнем воды *R. amphibia* существует как: 1) поликарпический вегетативно-подвижный малолетник вегетативного побегового происхождения с ранней полной специализированной

морфологической дезинтеграцией; гемикриптофит или гелофит – типичен; далее – побеговый малолетник (Рис. 1 Б 2 g<sub>1</sub>); 2) поликарпический вегетативно-слабо подвижный моноцентрический замещающий малолетник; гемикриптофит или гелофит; далее – замещающий малолетник (Рис. 1 Б g<sub>2</sub>). В области уреза воды – поликарпический вегетативно-подвижный корнеотпрысковый малолетник с ранней полной морфологической дезинтеграцией, гемикриптофит (встречается редко); далее – корнеотпрысковый малолетник. При неизменном уровне воды на глубине по наблюдениям В. Г. Папченкова (2001) особи существуют в виде моноцентрического двулетника-монокарпика (Рис. 1 Б 1 g<sub>1</sub>).

Несмотря на то, что *R. хanceps* и *R. palustris* занимают средние уровни береговой зоны затопления (Папченков 2001, 2003), у каждого вида имеются свои особенности.

*R. palustris* на песчаных пляжах вдоль рек распространён как яровой или озимый вегетативно-неподвижный моноцентрический стержнекорневой монокарпик (Рис. 1 А). В агроценозах и на богатых субстратах естественных ценозозон – корнеотпрысковый явнополицентрический геофит.

У особей *R. хanceps* в местах с лёгким и подвижным периодически резко затопляемым и быстро обсыхающим субстратом (песчаные пляжи) и в агроценозах образуется много корневых отпрысков в составе сложных индивидов – поликарпических вегетативно-подвижных явнополицентрических растений. В результате партикуляции исходной особи образуется диффузный клон из материнского растения и корнеотпрысковых малолетников. На влажных лугах, по обочинам дорог с более плотным субстратом без резких перепадов влажности *R. хanceps* существует как: 1) поликарпический вегетативно-подвижный явнополицентрический первично (или вторично) стержнекорневой или каудексовый корнеотпрысковый многолетник с нормальной полной специализированной морфологической дезинтеграцией; гемикриптофит;



2) поликарпический вегетивно-неподвижный моноцентрический первично (или вторично) стержнекорневой или каудексовый многолетник; гемикриптофит (Рис. 1 В). Последнюю биоморфу можно рассматривать как фенобиоморфу: от каудикла разрастаются придаточные корни с корневыми отпрысками, и растение снова становится явнополицентрическим.

В онтогенезе особей модельных видов выделено 3 периода (Рис. 1). Всем видам свойственна высокая семенная репродукция, но семенное возобновление у *R. amphibia* и *R. xanceps* подавлено. Семена овально-сдавленные, с небольшим носиком, без эндосперма. До половины длины семени проходит широкая и глубокая бороздка, разделяющая семя на две половины, образуя у основания два зубчика. У *R. palustris* они крупнее (0,5-0,75×0,4-0,5 мм), в отличие от других – с мелко точечно бугорчатой поверхностью семенной кожуры, а у *R. xanceps* меньше (0,4-0,7×0,4 мм), могут отсутствовать зубцы при делении бороздкой. Зародыш имеет согнутую форму, семядоли сложены вместе вдоль продольной оси. Покой семян эндогенный, обусловлен свойствами зародыша и физиологическим состоянием (Николаева и др. 1985).

Прегенеративные особи имеют розеточный вегетативный побег (Рис. 1). У *R. palustris* монокарпика он всегда первичный; у двух других видов – при семенном воспроизведении – первичный, при вегетативном – вторичный. Длительность этой фазы различна: от 25-40 дней у ярового монокарпика (*R. palustris*) до 10 месяцев у озимого монокарпика (*R. palustris*) и до 10-24 месяцев у малолетников вегетативного происхождения (*R. amphibia* и *R. xanceps*). В двух последних случаях всегда есть фаза относительного покоя. Особи *R. xanceps* к концу прегенеративного периода становятся явнополицентрическими в виде куртины (Рис. 1 В).

Во время цветения и плодоношения особи модельных видов различны. Двулетники-монокарпики *R. amphibia* при неизменном

уровне воды и *R. palustris* на пляжах имеют вид побега с различной степенью ветвления или синфлоресценции (*R. palustris*).

В водоёмах с изменяющимся уровнем воды у *R. amphibia* на основе лежащего полурозеточного монокарпического побега формируется явнополицентрическое растение с укореняющимися боковыми вегетативными розеточными побегами. После морфологической дезинтеграции образуется диффузный клон из материнского и дочерних вторичных моноцентрических растений. Последние проходят жизненный цикл подобно материнскому растению (Рис. 1 Б 1, 2). Онтогенез семенной особи неполный, заканчивается морфологической дезинтеграцией после первого цветения, продолжается в ряду вегетативно возникших также монокарпических растений и определяет поликарпичность вида в целом.

У некоторых исходных генеративных особей *R. amphibia* базальный участок побега сохраняется; из его почек возобновления образуются побеги замещения с формированием симподия-монохазия (Рис. 1 Б 2 г). Поэтому особи развиваются с циклическим чередованием моноцентрической и явнополицентрической биоморф.

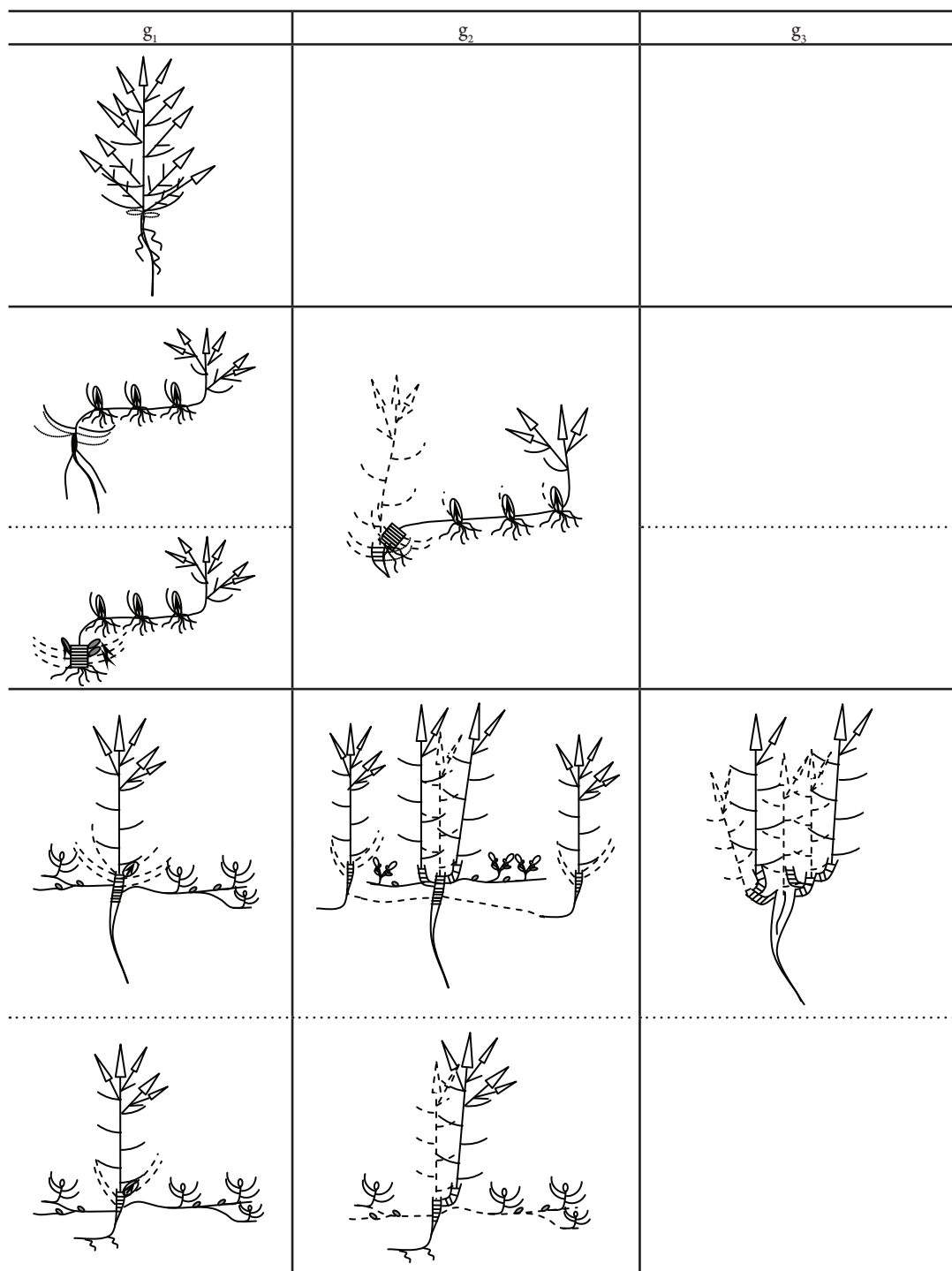
В генеративном периоде фаза куртины у *R. xanceps* сменяется диффузным клоном из первичного центра в виде вегетативно-генеративного полурозеточного побега в надземной части и дочерних образований – корнеотпрысковых растений с вегетативными розеточными побегами. Клонисты ведут себя по-разному. Из почек возобновления в розеточной части первичного монокарпического побега образуется один, реже несколько побегов замещения, а также новые придаточные корни с адвентивными почками и дочерними особями из них. В результате растение снова становится явнополицентрическим, но с другим строением исходного центра: при однократном перевершинивании – в виде «главной оси», при многократном – каудекса.

У одних дочерних особей (вторичное моноцентрическое растение) образуется вторичная стержневая корневая система,

**Рис. 1.** Онтогенез модельных видов: у монокарпика *R. palustris* (А), генеты у *R. amphibia* (Б, 1) и *R. xanceps* (В, 1); раметы у *R. amphibia* (Б, 2) и *R. xanceps* (В, 2, 3); se – семя; онтогенетические состояния особей прегенеративного периода (p, j, im, v), генеративного периода (g, g<sub>2</sub>, g<sub>3</sub>); листья: 4 – овальный, 5 – лировидный, 6 – перисто-рассечённый в базальной части побега, 7 – ланцетный; 8 – округлый; 9 – придаточная почка.

	se	p	j	im	v
<i>Rorippa palustris</i> А					
<i>Rorippa amphibia</i> Б			1 		
			2 		
<i>Rorippa xanceps</i> В	- 4 - 5 - 6 - 7 - 8 - 9		1 		
			2 		
			3 		

**Fig. 1.** Ontogeny of model species: in monocarpic *R. palustris* (A), genet in *R. amphibia* (Б, 1) and *R. xanceps* (Б, 1); ramet in *R. amphibia* (Б, 2) and *R. xanceps* (Б, 2, 3); **se** – seed; ontogenetic states of individuals of pregenerative period (**p, j, im, v**), as well as of generative period (**g<sub>1</sub>, g<sub>2</sub>, g<sub>3</sub>**); leaves: 4 – oval, 5 – lyrate, 6 – pinnatisect in the basal part of the shoot, 7 – lanceolate, 8 – roundish; 9 – adventitious buds.



онтогенез подобен выше описанному (Рис. 1 В 2). У других – без вторичной стержневой корневой системы – онтогенез короче, заканчивается в раннем или зрелом генеративном состоянии (Рис. 1 В 3). Вторичный центр этих особей в виде полурозеточного вегетативно-генеративного побега сменяется иногда только симподием-монохазием (Рис. 1 В 3 г<sub>2</sub>). В результате у *R. хanceps* также, как у *R. amphibia*, реализуется тенденция к монокарпичности. Благодаря более длительному существованию первичного центра особи надолго закрепляется изначально занятое пространство, а из-за неоднократного образования придаточных корней с адвентивными почками и морфологической дезинтеграции – вторичное освоение этой территории и пролонгация в онтогенезе особи, но по-другому, чем у *R. amphibia*. У особей *R. хanceps* на песчаных пляжах онтогенез осуществляется в ряду поколений корнеотпрысковых малолетников.

### Заключение

Таким образом, онтогенезы особей модельных видов по классификации Л.А. Жуковой (1995) относятся к 3 типам:

– А-тип – вся программа завершается в жизни одной особи при отсутствии вегетативного размножения и постгенеративного периода у *R. palustris* – монокарпика;

– Г-тип у поликарпических побеговых и корнеотпрысковых малолетников с побегами замещения (*R. amphibia* и *R. хanceps*), т. е. онтогенез семенной особи неполный, продолжается в ряду вегетативно возникших особей, омоложенных до ювенильного онтогенетического состояния;

– Д-тип у корнеотпрыскового малолетника без побегов замещения *R. хanceps* на песчаных пляжах, осуществляется в ряду поколений особей вегетативного происхождения.

В индивидуальном развитии прослеживаются следующие тенденции: сокращение прегенеративного периода; переход от поликарпичности к

монокарпичности особей, от многолетников к однолетникам-монокарпикам и монокарпикам вегетативного происхождения; поливариантность способов размножения в виде сочетания семенного и вегетативного (у *R. amphibia* и *R. хanceps*) способов поддержания цепопуляций; пролонгация онтогенеза путем морфологической дезинтеграции – специализированная ранняя или нормальная (*R. amphibia* и *R. хanceps*) и неспециализированная поздняя (*R. хanceps*); акселерация в онтогенезе первичных (*R. palustris*) и вторичных (*R. хanceps*) особей; динамическая поливариантность развития в виде пропуска отдельных онтогенетических состояний.

Исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 13-04-01057).

### Цитируемые источники

- Воронцова А.И., Серебрякова Т.И. (ред.) 1976.** Ценопопуляции растений (Основные понятия и структура). Наука, Москва.
- Воскресенская О.А. (ред.) 2006.** Поливариантность развития организмов, популяций и сообществ: науч. издание. Мар. Гос. Ун-т, Йошкар-Ола.
- Жукова Л.А., Ведерникова О.П. 2007.** Введение. В кн.: Жукова Л.А. (ред.), Онтогенетический атлас лекарственных растений. Т. V: 3–7. МарГУ, Йошкар-Ола.
- Жукова Л.А. 1995.** Популяционная жизнь луговых растений. РИИК «Ланар», Йошкар-Ола.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н. 1985.** Справочник по проращиванию покоящихся семян. Наука, Ленинград.
- Папченков В.Г. 2001.** Растительный покров водоёмов и водотоков Среднего Поволжья. ЦМП МУБиНТ, Ярославль.
- Папченков В.Г. 2003.** О классификации растений водоёмов и водотоков. *Гидробиотаника: методология и методы (мат-лы Школы по гидробиотанике, Борок, 8-12 апреля 2003 г.)*: 23–26.
- Работнов Т.А. 1950.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. *Труды БИН АН СССР* 3 (6): 77–204.
- Савиных Н.П., Бобров Ю.А. (ред.) 2008.** Современные подходы к описанию структуры растений. Лобань, Киров.



- СЕРЕБРЯКОВ И.Г. 1962.** Экологическая морфология растений: Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. Высшая школа, Москва.
- УРАНОВ А.А. 1975.** Возрастной спектр фитопопуляций как волновая функция времени и энергетических волновых процессов. *Биол. науки* **2**: 7–35.
- ШАБАЛКИНА С.В. 2012.** К вопросу об онтогенезе *Rorippa amphibia* (L.) Bess. (Cruciferae). *Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий (мат-лы Всероссийской конф. с междунар. участием, Екатеринбург, 28 мая – 1 июня 2012 г.)*: 140–142.
- ШАБАЛКИНА С.В., САВИНЫХ Н.П. 2013.** Особенности онтогенеза *Rorippa xanceps* (сем. Cruciferae) в подзоне южной тайги. *Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология»* **31 (23)**: 143–155.
- ШАБАЛКИНА С.В. 2010.** О жизненных формах *Rorippa palustris* (L.) Bess. *Биологические типы Христинена Раункиера и современная ботаника. Биоморфологические чтения к 150-летию со дня рождения Х. Раункиера (мат-лы Всероссийской науч. конф., Киров, 1-3 апреля 2010 г.)*: 283–288.

#### ONTOGENESIS PECULIARITIES SPECIES OF GENUS *RORIPPA* SCOPOLI (CRUCIFERAE) IN THE SUBZONE OF THE SOUTHERN TAIGA

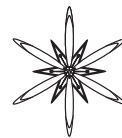
SVETLANA SHABALKINA

**Abstract.** Latent, pregenerative and generative periods in the ontogeny of *Rorippa amphibia* (L.) Bess., *R. palustris* (L.) Bess. and *R. xanceps* (Wahlenb.) Reichenb. were described. Skipping of a postgenerative stage, and some of ontogenetic states demonstrates the dynamic multiplicity of individual development; while the combination of seed and vegetative reproductions – multiplicity of the ways of reproduction and generation. The ontogeny of *R. palustris* individuals corresponds to A-type, *R. amphibia* and *R. xanceps* – to G-type, and *R. xanceps* – to D-type.

**Key words:** *Rorippa*, life form, ontogeny, ontogenetic states, ramet, genet; multiplicity of development

Vyatka State University of Humanities, Natural Geography Faculty, Department of Biology, Lenin str. 198, 610007 Kirov, Russia; botany@vshu.kirov.ru





## ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПРИЗНАКОВ ЖИЗНЕННОЙ ФОРМЫ В СИСТЕМАТИКЕ РАВНИННЫХ ВИДОВ AGGR. *POA PRATENSIS* L.

М.В. Олонова

**Аннотация.** В пределах aggr. *Poa pratensis* L., на территории Сибири помимо типового различаются еще 4 вида. При их разграничении часто используется лишь ширина листовой пластинки. Эти виды более или менее удовлетворительно различают по жизненной форме, но детальные исследования показали, что и этот признак не является надежным и отражает, скорее, общие тенденции. Ни ширина листьев вегетативных побегов, ни даже признаки жизненной формы не дают 100% успеха, поэтому при определении материала, во избежание ошибок, следует руководствоваться не только шириной листа, но принимать во внимание весь комплекс морфологических признаков и жизненной формы.

**Ключевые слова:** *Poa pratensis*, жизненная форма, систематика

Томский государственный университет, пр. Ленина, 36, Томск, 634050, Россия; olonova@list.ru

### Введение

*Poa pratensis* L. s.str. – мятлик обыкновенный – является одним из наиболее обычных и широко распространенных видов рода. Этот вид, как и близкий к нему *P. angustifolia* L., играет заметную роль в формировании растительного покрова внетропической Евразии. Оба вида являются доминантами, соответственно, луговых и степных сообществ. При этом почти все авторы единодушно признают отсутствие четких морфологических границ между ними, отмечая в качестве основного дискриминатора ширину листьев: у *P. angustifolia*, как у более ксероморфного, листья узкие, нередко свернутые или даже щетиновидные. В Сибири обитает еще два вида с узкими (1 мм) листьями вегетативных побегов – лесной *P. sergievskajae* Probat. и болотный *P. turfosa* Litv.

Поскольку *P. pratensis*, *P. angustifolia*, *P. sergievskajae* и *P. turfosa* являются различными экологическими расами, соответственно, луговой, степной, лесной и болотной, у них должно быть существенное расхождение по фактору увлажнения, который определяется по методу стандартных экологических шкал

Раменского (Раменский и др. 1956). Как известно, шкала увлажнения по Раменскому содержит 120 баллов (ступеней), охватывая весь возможный диапазон, где каждый вид имеет свои параметры – минимальное, оптимальное и максимально переносимое увлажнение. По данным Л.Г. Раменского, полученным для средней полосы России, *P. pratensis* обитает в диапазоне от 50 до 96 баллов, в то время как *P. angustifolia* – от 29 до 87. Видно, что диапазон *P. angustifolia* шире, чем *P. pratensis*. По засухоустойчивости он значительно, с разницей в 21 балл, превосходит *P. pratensis*, в то время как предельно допустимое увлажнение для *P. pratensis* всего на 9 баллов выше, чем у *P. angustifolia*. Вместе с тем, оптимальное значение увлажнения *P. pratensis* превышает *P. angustifolia* всего на 4 балла.

Е.П. Прокопьев (1990), исследовавший *P. pratensis* s.l. в пойме Иртыша, также отмечает сдвиг оптимума *P. pratensis* s.str. в сторону большего увлажнения, но только на 6 баллов. Вместе с тем, диапазон увлажнения *P. pratensis* s.str. много уже, чем *P. angustifolia*, и полностью укладывается в рамки последнего (соответственно, 57-85 и 42-90). Получается, что максимальное увлажнение

для *P. angustifolia* на 5 баллов выше, чем для *P. pratensis*. Еще более неожиданные данные получили Г.Д. ДЫМИНА и Э.А. ЕРШОВА (2001). Согласно их данным, при высоком обилии оптимум *P. angustifolia* по увлажнению превышает таковой для *P. pratensis* на 7 баллов. Е.П. Прокопьев пояснил, что такое оказалось возможным благодаря тому, что под *P. angustifolia* им подразумевались все узколистные формы *P. pratensis* s.l. Очевидно, остальные исследователи при определении материала также руководствовались только этим признаком. Это обстоятельство послужило причиной более детального морфологического исследования комплекса для выявления признаков-дискриминаторов, поскольку использование только ширины листьев при определении может привести к значительным неточностям в описании растительности.

Форма роста все чаще используется в систематике злаков качестве важного дискриминатора. Т.И. СЕРЕБРЯКОВА (1969) отмечает, что у *P. pratensis* длинные корневища образуются экстравагинально, а компактные кустики (парциальные кусты) на концах корневищ состоят из интравагинальных побегов, возникших в пазухах зеленых листьев. Каждый новый куст образуется в зоне кущения плагиотропного побега при выходе его на поверхность. Плагиотропный побег в свою очередь образуется из почек возобновления в базальной части ортотропного побега в кусте предыдущего порядка (ЗАУГОЛЬНОВА и МИХАЙЛОВА 1986). В.Н. ЕГОРОВА (1996), исследовавшая жизненную форму *P. pratensis* s.str., отмечает, что у этого вида на один парциальный куст, в зависимости от уровня жизненности особи, может приходиться от 3-4 до 1 побега, а жизненная форма изменяться от плотнодерновинно-корневищной до длиннокорневищной. При этом, в парциальном кусте *P. angustifolia* Л.Б. ЗАУГОЛЬНОВА и Н.Ф. МИХАЙЛОВА (1986) отмечают от 3 до 5 побегов. В зоне кущения однолетнего ортотропного вегетативного побега формируется до 5-6 пазушных почек. Из верхних образуется 2-4

ортотропных интравагинальных побега, а из нижних – 1-3 плагиотропных побегов. Н.Н. ЦВЕЛЕВ для *P. pratensis* и *P. sergievskajae* указывает преимущественно одиночные побеги, реже – более или менее сближенные, но не образующие густых пучков, в то время как у *P. angustifolia* они собраны по несколько в густые пучки, одетые чехлами из влагалищ отмерших листьев (ЦВЕЛЕВ 1976). У *P. turfosa* развиваются только вневагиальные побеги, и конечная точка ползучего побега образует на поверхности субстрата единственный укороченный вегетативный побег, а не несколько, как *P. angustifolia* (СМИРНОВ 1958).

Таким образом, по характеру возобновления различия между этими видами сводятся к числу интравагинальных побегов в кусте, которое, к тому же, сильно зависит от жизненности особи.

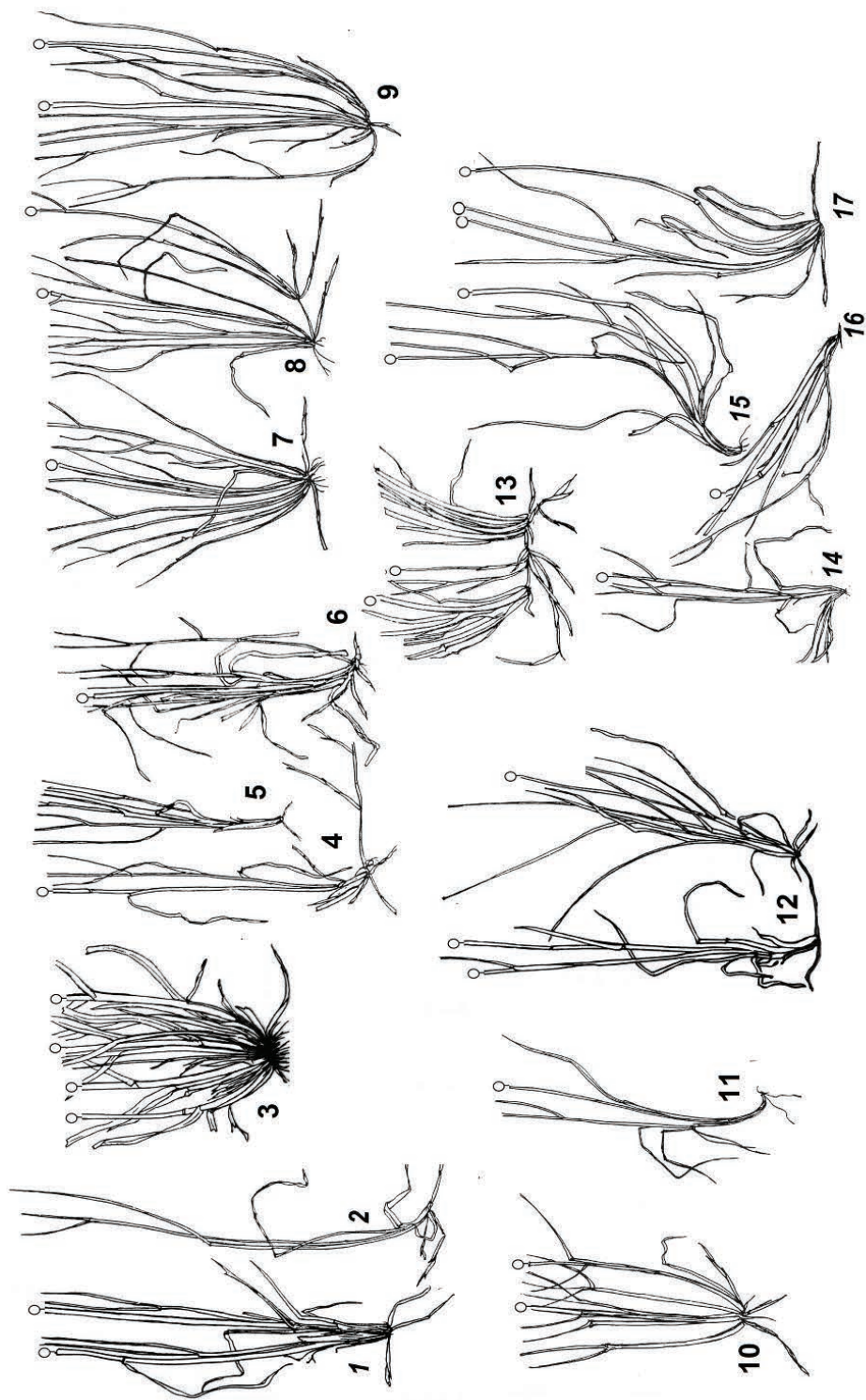
### Материалы и методы исследований

Для того, чтобы выяснить, насколько взаимосвязаны такие признаки, как ширина листовых пластинок побегов возобновления и количество побегов в парциальном кусте, были предприняты популяционные исследования *P. pratensis* s.l. Исследования проводились на территории Обь-Томского зоологического заказника, г. Томска и Томской области, левобережной части Назаровско-Минусинской впадины, в Республике Алтай (всего было изучено 19 популяций, в каждой – от 10 до 25 особей). Также для сравнения использовались 25 особей *P. pratensis* из *locus classicus* для неотипа и 175 листов *P. pratensis* s.l., собранных на территории Центральной Европы и Америки, любезно присланных Dr. J. Danihelka (Брно).

### Результаты и их обсуждение

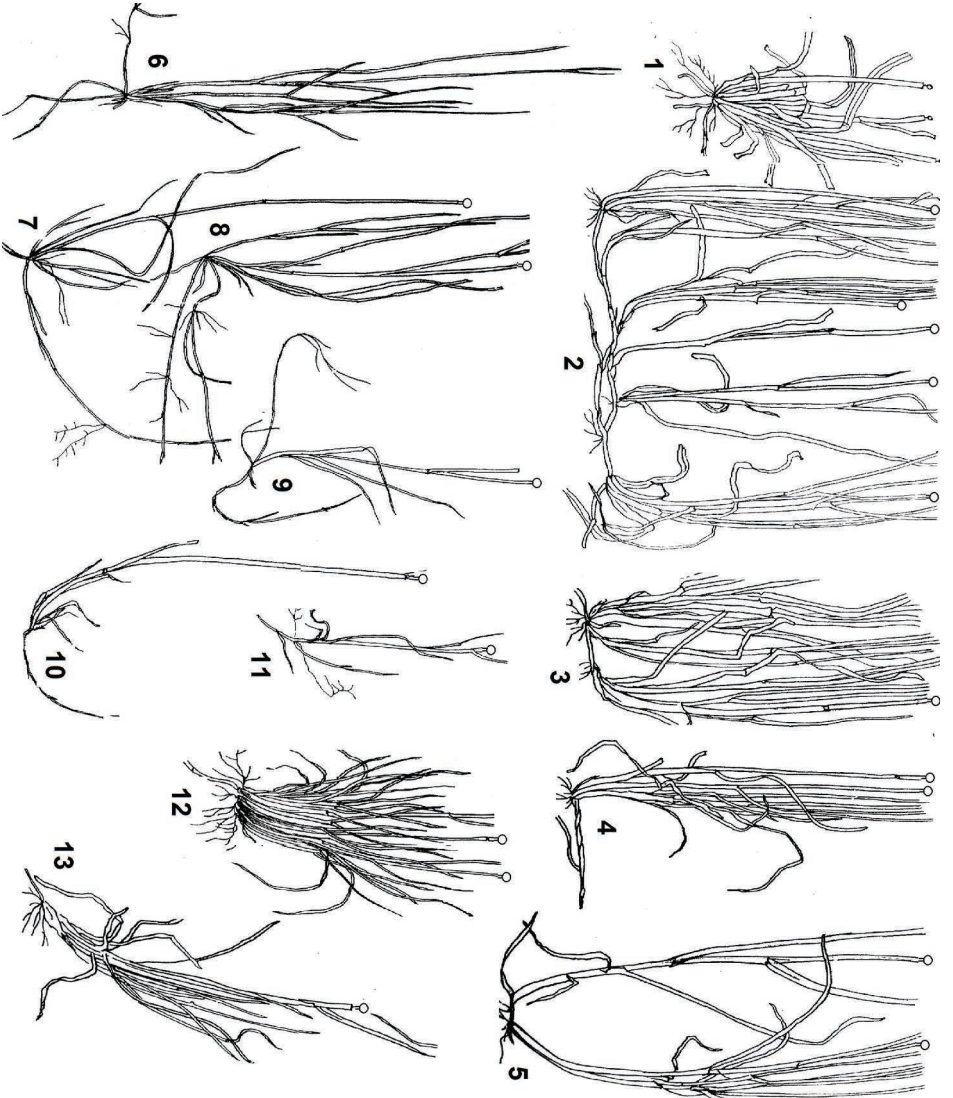
В лесной зоне проведенное исследование *P. pratensis* s.l. не выявило существенных различий по способу возобновления между особями из березового леса, суходольного луга и сравнительно хорошо увлажненных местообитаний (Рис. 1; Рис. 2). Во всех популяциях наряду с генеративными побегами





**Рис. 1.** Кущение *Poa pratensis* s.l. в различных сообществах Томской области: 1-3 – разнотравная лужайка; 4-6 – сырая опушка соснового леса; 7-11 – разнотравный березовый лес; 12 – песчаная гряда; 13 – берег озера; 14-17 – разнотравный суходольный луг.

**Fig. 1.** Tillering of *Poa pratensis* s.l. in different communities in Tomsk region: 1-3 – miscellaneous herbs lawn; 4-6 – wet edge of pine forest; 7-11 – birch forest with miscellaneous herbs; 12 – sandy crest; 13 – lakeshore; 14-17 – upland meadow with miscellaneous herbs.



**Рис. 2.** Кушение *Poa pratensis* s.l. в различных сообществах. Томской области, лесной зоны: 1 – дужайка на опушке леса; 2-5 – березовый лес; 6-9 – тлиновое болото в пойме Оби; 10-11 – сфагновое болото. Назаровско-Минусинской впадины, островных степей: 12-13 – закавказья степь.

**Fig. 2.** Tillering of *Poa pratensis* s.l. in different communities. In Tomsk region, forest zone: 1 – lawn on the forest edge; 2-5 – birch forest; 6-9 – hummock bog on floodplains of Ob river; 10-11 – sphagnum bog. In Nazarovsk-Minusinsk depression, island steppes: 12-13 – grain steppes.

отмечались ортотропные интравагинальные вегетативные побеги, а в парциальных кустах, сформированных на концах плагитропных побегов, в среднем по 2-3 вегетативных побега. На сфагновых болотах вегетативные побеги были одиночными. Для сравнения было исследовано несколько популяций *P. pratensis* s.l. из степной части Назаровско-Минусинской впадины, которые могут однозначно трактоваться как *P. angustifolia*. Все эти популяции принципиально отличались от томских только количеством побегов возобновления (интравагинальных и ортотропных) как при генеративных побегах, так и на концах плагитропных побегов. Среди них также встречались особи с 3-4 вегетативными побегами в пучке на конце плагитропного побега или при генеративном побеге, но при этом нередко были случаи, когда таких побегов было и 6, и 7, и даже 9. И сами побеги возобновления, и их листья при этом были значительно короче: во всех исследованных популяциях они не превышали 9 см (только у одной особи были отмечены побеги длиной 18 см), в среднем же их длина колебалась от 5 до 7 см. (Рис. 2).

В лесной зоне, где расположена Томская область, нахождение *P. angustifolia* должно быть скорее исключением, чем правилом, тем не менее, в большинстве случаев листья побегов возобновления у исследованных *P. pratensis* s.l. были довольно узкими. Часть этих образцов была определена как *P. sergievskajae*, часть – как *P. turfosa*, но многие образцы могли быть отнесены только к *P. pratensis* s.str. Просмотр более чем 200 гербарных образцов *P. pratensis* с Алтая, из Европы и Америки не выявил строгой зависимости между шириной листьев вегетативных побегов и числом побегов в пучках, а также наличием или отсутствием ортотропных интравагинальных побегов. Узколистная форма отмечалась и у особей с одиночными вегетативными побегами, и с собранными в пучки. Отмечались случаи, когда в одной популяции могли наблюдаться переходы от вполне типичной *P. pratensis* s.str. с разреженной дерновинкой и относительно широкими листьями

побегов возобновления до *P. angustifolia* с плотной дерновинкой и узкими свернутыми листьями. Тем не менее, общая тенденция проявлялась на всем исследованном материале – в целом у узколистных особей открытых сухих местообитаний дерновинки были гуще, а число побегов в пучках – выше. Это свидетельствует как о правомерности видового статуса *P. angustifolia*, так и о близости этого вида и *P. pratensis* s.str. Исследования также подтвердили экологические графики Е.П. Прокопьева (1990), из которых следовало, что узколистная форма *P. pratensis* s.l. произрастает в более широком диапазоне увлажнения, чем широколистная.

### Заключение

Исследования *aggr. P. pratensis* на территории Сибири в целом подтвердило мнение Н.Н. Цвелева (1976) о том, что между *P. pratensis*, *P. angustifolia* и *P. turfosa* действительно имеются некоторые различия в форме роста, причем *P. sergievskajae* по форме роста очень близка к *P. pratensis* s.str. Однако при детальном исследовании массового материала обнаружилось, что отдельные популяции сочетали признаки вышеназванных видов, что может свидетельствовать о том, что связи между ними, похоже, на самом деле теснее, чем принято считать. Ни ширина листьев вегетативных побегов, ни даже признаки жизненной формы не дают 100% успеха в их разграничении, отражая, скорее, эволюционные тенденции, поэтому следует присоединиться к мнению авторов, рассматривающих эти виды в пределах одного комплекса или агрегата. При определении материала, во избежание ошибок, которые могут привести к далеко идущим нежелательным последствиям, следует руководствоваться не только шириной листа, но принимать во внимание весь комплекс морфологических признаков и жизненной формы и учитывать экологическую приуроченность.

Автор выражает глубокую благодарность Dr. J. Danihelka (Брно), за предоставленные европейские и американские образцы.

Исследования поддержаны грантом РФФИ № 13-04-01715 А.

### Цитируемые источники

- ДЫМИНА Г.Д., ЕРШОВА Э.А. 2001.** Луговые степи и остепненные луга Сибири и использование для их различия экологических шкал Раменского. *Ботан. исследования Сибири и Казахстана* 7: 99–111.
- ЕГОРОВА В.Н. 1996.** Мятлик луговой. *Биологическая флора Московской области* 12: 22–38.
- ЗАУГОЛЬНОВА Л.Б., МИХАЙЛОВА Н.Ф. 1986.** Исследование структуры особей и ценопопуляций *Poa pratensis* subsp. *angustifolia* (Poaceae). *Ботан. журн.* 71 (3): 292–299.
- ПРОКОПЬЕВ Е.П. 1990.** Экологические формулы и экологические группы растений поймы Иртыша. Деп. ВИНТИГ 25.05.1990. № 2929-В90. Томск.
- РАМЕНСКИЙ Л.Г., ЦАЦЕНКИН И.А., ЧИЖИКОВ О.Н., АНТИПИН Н.А. 1956.** Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. Сельхозгиз, Москва.
- СЕРЕБРЯКОВА Т.И. 1969.** Ветвление и кушение в семействе Poaceae. *Ботан. журн.* 54 (6): 858–871.
- СМИРНОВ П.А. 1958.** Флора Приокско-Террасного государственного заповедника. *Труды Приокско-Террасного гос. запов.*: 3–246.
- ЦВЕЛЕВ Н.Н. 1976.** Злаки СССР. Наука, Ленинград.

### APPLICATION OF GROWTH HABIT FEATURES IN THE TAXONOMY OF PLAIN SPECIES FROM AGGR. *POA PRATENSIS* L.

M.V. OLONOVA

**Abstract.** In addition to typical meadow species, *Poa pratensis*, 4 other species are recognized within this aggregate. Only the leaf width is used often for their identification. These species are known to be satisfactorily distinguished in their growth habits, but detailed studies showed that growth habit is not a reliable discriminator and it seems to be only a reflection of general trends. Neither width of leaves, nor characters of growth habit are successful features in their identification. To avoid wrong identifications, which could lead undesirable consequences, all morphological characters and growth habit should be simultaneously taken into consideration.

**Key words:** *Poa pratensis*, growth habit, systematics

Tomsk State University, Lenin Avenue 36, 634050 Tomsk, Russia; olonova@list.ru





УДК 581.4

**К ХАРАКТЕРИСТИКЕ РАЗВИТИЯ  
ПРОРОСТКОВ И ИМАТУРНЫХ РАСТЕНИЙ  
ARAUCARIA ARAUCANA (MOLINA) K. KOCH  
(ARAUCARIACEAE) В ЕСТЕСТВЕННЫХ  
МЕСТООБИТАНИЯХ (АРГЕНТИНА, ШТАТ НЕУКИН)**

Н.Л. Казакова \* и И.С. Антонова

**Аннотация.** Проведено исследование араукариевых лесов, выделены и описаны соответствующие их типы в районе исследования. Сделана оценка восстановления подроста, и выживаемость семян *Araucaria araucana*. Проведено сравнение анатомического строения хвои иматурных и генеративных растений. Описано существование *A. araucana* от проростка до иматурного состояния. Выделены группы жизнеспособности иматурных растений в зависимости от экологических условий роста *A. araucana*.

**Ключевые слова:** *Araucaria araucana*, возрастные состояния, семя, проросток, побег, хвойные растения, жизнеспособность

Санкт-Петербургский Государственный Университет, Университетская наб., 7/9, Санкт-Петербург, 199034, Россия; \* nakazyalka@gmail.com, ulmaceae@mail.ru

**Введение**

В литературе имеется обширный материал по описанию лесных насаждений араукарии арауканы (SCHMIDT 1977; DONOSO 2006; DONOSO *et al.* 2008; DRAKE *et al.* 2012; HADAD *et al.* 2012). В последние годы обильны работы по популяционной изменчивости вида внутри ареала (CARDEMIL *et al.* 1984; RAFFI & DODD 1998; BEKESSY *et al.* 2002; RUIZ *et al.* 2007). Но в представленных работах обычно рассматривается общий возраст растений, в то время как работ по периодизации ростовых процессов *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch до сих пор не существует. Описывая разнообразие внешнего вида особей разного возраста в угнетенных и благоприятных условиях, авторы сталкиваются с фенотипической изменчивостью, которая затрудняет описание состояния растительного сообщества и возможности особей перейти на следующую стадию развития.

В русской школе морфобиологических исследований существует представление о периодизации большого жизненного цикла

древесных растений и выделении возрастных состояний онтогенеза растений (РАБОТНОВ 1950; Смирнова *и др.* 1976; Чистякова 1994; Савиных *и др.* 2008; Жукова 2012). Эта методика основана на подробном описании морфологических, экологических и ценологических свойств растений и позволяет предсказывать успешность развития особи и сообщества в разных ценологических состояниях.

Араукария араукана относится к весьма древнему семейству Araucariaceae. Мегастробилы *A. araucana* вызревают в течение двух лет. На зрелом дереве количество шишек достигает 20-30 шт. (SANGUINETTI 2004), содержащих 100-200 семян каждая (DONOSO & CABELLO 1978; VENÍTEZ 2005). По осени семена опадают, радиус их разбрасывания составляет до 11-15 м (MUNOS 1984; CARO 1995). Форма семени коническая, до 4 см в длину и 1-1,5 см в ширину, с треугольным выступом на вершине 1-1,5 см. Окраска покровов семени коричневая, блестящая. Вес одного семени от 3,5 до 5 г (МУРАВЬЕВА *и др.* 1974; RODRIGUES *et al.* 1983; MARTICORENA & RODRIGUEZ 1995).

*A. araucana* – эндемичный вид для Южной Америки, она занимает склоны Анд, со стороны Аргентины (штат Неукин) и Чили на широте от 37,4° до 40,2° с выраженным зимним периодом. Вид распространен на высоте от 800 до 2000 м н.у.м. (DONOSO 2006).

Распространение вида связывают с расселением племен Арауканов (MARINO DE LOVERA 1865; PASTORE 1939; МУРАВЬЕВА и др. 1974; GUNCKEL 1968; AAGESEN 1993). Для местного населения, плоды дерева с давних времен, являются важным продуктом питания. К настоящему времени естественные территории лесов сократились более чем в два раза и к 1999 году составляли 254 000 га. (LARA et al. 1999; DONOSO 2006). Следовательно, проблема сохранения и восстановления лесов *A. araucana* – актуальная задача современности.

В связи с этим, представляет интерес подробно охарактеризовать возрастные особенности *A. araucana* и подойти к выделению возрастных состояний. Для этого мы рассмотрели стадии онтогенеза от проростка до иматурных растений в различных типах леса. Поскольку известно, что *A. araucana* характеризуется разной степенью теневыносливости в молодом и зрелом возрасте, проведено сопоставление строения хвои на стадиях ювенильных и взрослых возрастных состояний.

### Материалы и методы исследований

Исследования проводились на территории Аргентины, штат Неукин, северный берег озера Мокэуэ, граница между Аргентиной и Чили. В районе исследования *A. araucana* встречается на средних и верхних участках гор, и отдельные экземпляры достигают высоты 40 м. Верхние участки гор покрыты практически чистыми араукарниками, с уменьшением высоты над уровнем моря, к ней примешиваются разные виды рода *Nothofagus* Blume.

Район относится к зоне умеренного климата. Среднегодовые температуры +8°C - +10°C, максимальные температуры летом +20°C градусов, минимальные зимой до

-15°C - -20°C (GIGANTI & DAROTO 1990). Среднегодовое количество осадков 1000-2000 мм (GIGANTI & DAROTO 1990; DONOSO 2006), большая часть из них выпадает в виде снега в середине осени либо начале зимы и лежит до середины весны. Летом возможен период засухи продолжительностью до двух месяцев.

Описаны три группы лесов, на разных высотах. У подножия гор на высоте 1200-1340 м н.у.м. *A. araucana* встречается совместно с *Nothofagus antarctica* (G. Forster) Oerst., подлесок в этих сообществах образован *Chusquea culeou* E. Desv. На склонах на высоте 1350-1450 м н.у.м. леса образованы *A. araucana* + *Nothofagus dombey* (Mirb.) Oerst, или *A. araucana* + *Nothofagus pumilio* (Poep. et Endl) Krasser, изредка встречается *A. araucana* с обоими видами и подлеском из *Chusquea culeou*, *Pernettya mucronata* (L.F.) Hook et Arn, *Escallonia myrtilloides* L.f. Верхние участки гор на высоте 1450-1600 м н.у.м. занимают леса из чистой *A. araucana*, или же здесь представлены *Nothofagus dombey* + *A. araucana* с подлеском *C. culeou*, *P. mucronata*, *E. myrtilloides*, *Maytenus disticha* (Hook. f.) J.B. Urban. Проективное покрытие подлеска варьирует сильно от участка к участку, от 5% до 90%. С высотой над уровнем моря уменьшается участие *C. culeou* в подлеске, возрастает участие *P. mucronata*, *E. myrtilloides*, *M. disticha*, единично встречается *Berberis montana* Gay.

Были заложены 9 экспериментальных геоботанических площадок, размером 20×20 м, сделаны общие описания леса (формула древостоя, ярусность, средние и максимальные высоты деревьев разных видов и ярусов, средний и максимальный диаметр деревьев разных видов и ярусов, форма и высота поднятия кроны, видовой состав подлеска, его проективное покрытие и высота, уклон, экспозиция, высоты над уровнем моря). Собраны и проанализированы почвенные образцы на приборе Лесо СНН628 (для определения С, Н, N и S). Описано восстановление подроста, в пределах каждой геоботанической площадки, взяты по 3 участка 3×3 м, произведен

подсчет подроста разных групп (ювенильные растения до 0,15 м; ранние иматурные – до 0,5 м, от 0,5 до 1,5 м, от 1,5 до 3 м, и более 3 м). Сделан пересчет семян на фрагментах 1×1 м в пределах каждой геоботанической площадки, отмечено общее количество опавших семян и количество прорастающих семян. Всего проанализировано 4940 семян, из них 760 проросших. Количество проанализированных растений подроста на различных стадиях составляет 307 единиц.

В соответствии с анализом полученных данных выделили типы леса:

- Араукарник кустарниковый, 2 площадки.
- Араукариево-нотофагусовый лес с преобладанием бамбука, 5 площадок.
- Нотофагусово-араукарный мертвопокровник, 2 площадки.

Собраны проростки (ювенильная стадия) для подробного описания, (высота, диаметр, длина корня, длины ежегодных приростов, число хвои в пределах одного года, форма хвои). Взяты и проанализированы образцы хвои с деревьев G2 (генеративные растения, активно плодоносящие) для сравнения с образцами ювенильных особей.

### Результаты исследований

**Араукарник кустарниковый:** (первая площадка – 9А.А.+1N.D.+N.P. (1560 м н.у.м.); вторая площадка – 10А.А.+N.D. (1600 м н.у.м.); Табл. 1). Они занимают самые высокие, пологие участки гор 12° и 5° соответственно, эти участки являются конечными высотными точками. Снег здесь лежит долго, и температура достаточно низкая – 0°С в начале лета в дневное время и до –5°С в ночное время. Эти участки с одной стороны (западной и северной) имеют очень крутые склоны с уклоном до 70-80°, с ручьями у подножия. Хорошо продуваемы. Здесь располагаются практически чистые араукарники, с небольшим участием *N. dombey* и *N. pumilio*. Сомкнутость крон – 0,7. Араукарии в верхнем ярусе до 25 м, средний диаметр стволов 94 см, с высоко поднятыми, зонтиковидными кронами, активно плодоносящие. Второй ярус образован также

*A. araucana*, 14 м, деревья угнетенные, не плодоносящие, с зонтиковидными кронами. Высота крон араукарий в верхнем ярусе – в среднем 5 м, высота крон араукарий во втором ярусе – в среднем 3 м. *N. dombey* и *N. pumilio* представлены во втором ярусе, кроны неправильной формы, с рассредоточенными по стволу ветвями. Третий ярус представлен равномерным пологом вечнозеленых кустарников *P. mucronata*, *E. myrtilloides*, *M. disticha* в среднем до 0,6 м, единично встречается *C. culeou* (до 1,5 м) и *V. montana* (до 1 м). Их проективное покрытие 50-70%.

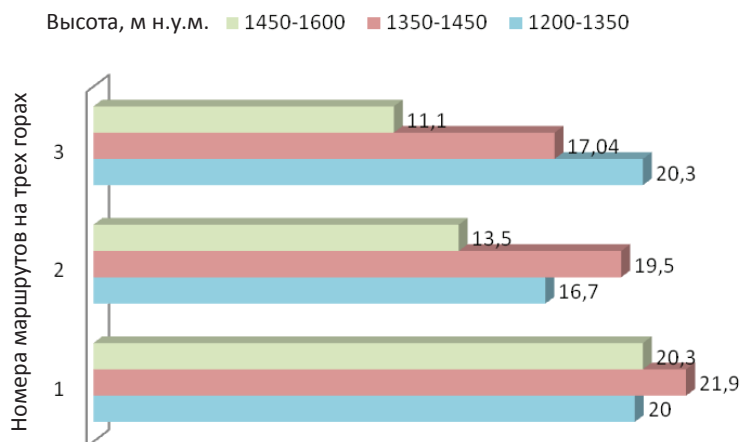
Опад состоит из хвои и ветвей араукарий. На этих участках количество семян, лежащих на земле, в среднем составляет 975 тыс.шт/га. При этом прорастают, в среднем, 12,3% семян. Малое количество проросших семян может быть связано с низкими температурами этих участков и существенным колебанием температур вызванных продуваемостью участка. Влажность воздуха в таких лесах большая, и ежедневный густой туман в начале летнего периода рассеивается после 10 часов утра. Следовательно, почвы влажные. Для *A. araucana* характерно подземное прорастание, поскольку на этих пологих участках, в отсутствии поверхностного сноса, все семена попадают на мощную подстилку (2,5-3 см) из опада хвои, там и остаются. Процент выживаемости семян на первой площадке – 6,02%, а на второй площадке – 2,5% (рассчитан из семян с хорошо выраженным проклюнувшимся корнем, срок подсчета – начало лета). Больше количество проросших семян на стадии укоренения сталкиваются с условиями не подходящими для выживания и отмирают. Было рассчитано количество укорененных особей, большая их часть приходится на ювенильные и ранние иматурные особи (Рис. 1, верхние площадки).

В дальнейшем развитие молодых особей сталкивается с проблемой нехватки света и питательных веществ. Большая часть деревьев отмирает на ювенильной стадии и стадии ранней иматурной. Только 22% растений продолжают существовать в иматурной стадии в разной степени выраженности

**Table 1.** Некоторые характеристики подлеска и подроста на исследованных маршрутах: **АН** – Аржакриево-нотофагусовый лес с преобладанием бамбука; **НА** – нотофагусово-аржакриный мертвопопоявник; **АК** – Аржакриный кустарничковый; **А.А.** – *Агацария агацария*; **Н.Д.** – *Нотхофигус домбей*; **Н.Р.** – *Нотхофигус риний*; **Н.А.** – *Нотхофигус антигиса*. **Table 1.** Some characteristics of undergrowth and regrowth found along itineraries: **АН** – *Агацария* and *Нотхофигус* forests rich in bamboo; **НА** – *Нотхофигус* and *Агацария* litterfall forest; **АК** – suffrutescose *Агацария* forest; **А.А.** – *Агацария агацария*; **Н.Д.** – *Нотхофигус домбей*; **Н.Р.** – *Нотхофигус риний*; **Н.А.** – *Нотхофигус антигиса*.

Тип леса	Высота, м н.у.м.	Формула древостоя	Сомкнутость древостоя	Проективное покрытие подлеска и его состав	Σ кол-во подроста (тыс./га)	К-во ювенильных растений (тыс./га)	К-во растений до 0,5 м (тыс./га)	К-во растений 0,5-1,5 м (тыс./га)	К-во растений 1,5-3 м (тыс./га)	К-во растений более 3 м (тыс./га)	Кол-во семян (тыс./га)	Кол-во прорастающих семян (тыс./га)
<b>1 гора</b>												
1 АН	1200	3А.А. + 7Н.А.	0,5	<i>Спигуеа айлеои</i>	11,1	8,1	1,9	1,1	0	0	150	30
2 АН	1350	7Н.Р. + 3А.А. + Н.Д.	0,6	<i>Спигуеа айлеои</i>	41,75	13,3	12,2	5,55	7,4	3,3	170	40
3 АН	1460	4Н.Д. + 4А.А. + 2Н.Р.	0,7	<i>Спигуеа айлеои</i> , <i>Регнеуа миссоната</i>	36,64	26,6	6,7	2,6	0	0,74	260	40
<b>2 гора</b>												
1 АН	1340	8А.А. + 2Н.Р. + Н.Д.	0,6	<i>Спигуеа айлеои</i> , <i>Регнеуа миссоната</i>	37,77	25,2	6,7	3,7	1,8	0,37	780	130
2 НА	1440	8А.А. + 2Н.Д. + Н.Р.	0,7	<i>Спигуеа айлеои</i>	26,72	17,41	5,2	3	0,74	0,37	420	60
3 АК	1580	9А.А. + ИН.Д. + Н.Р.	0,7	<i>Спигуеа айлеои</i> , <i>Регнеуа миссоната</i> , <i>Ескаллиона муртиллоидес</i> , <i>Мугетенис дистиха</i>	57,8	34,4	10,4	12,6	0	0,37	960	130
<b>3 гора</b>												
1 АН	1230	8А.А. + 2 Н.Р.	0,8	<i>Спигуеа айлеои</i>	1,6	1,6	0	0	0	0	810	140
2 НА	1370	8А.А. + ИН.Р. + ИН.Д.	0,6	<i>Спигуеа айлеои</i> , <i>Регнеуа миссоната</i>	16,34	11,5	4,1	0,74	0	0	400	80
3 АК	1600	10 А.А. + Н.Д.	0,7	<i>Спигуеа айлеои</i> , <i>Регнеуа миссоната</i> , <i>Ескаллиона муртиллоидес</i> , <i>Мугетенис дистиха</i>	23,9	11,8	6,7	4,07	0,74	0,37	990	110





**Рис.1** Процент прорастания от общего количества семян *Araucaria araucana* на исследуемых площадках, в зависимости от высоты над уровнем моря.

**Fig. 1.** Percent of seed germination from total seeds count of *Araucaria araucana* in study parcels depending on their altitude above sea level.

(Табл. 1; Рис. 2; Рис. 3).

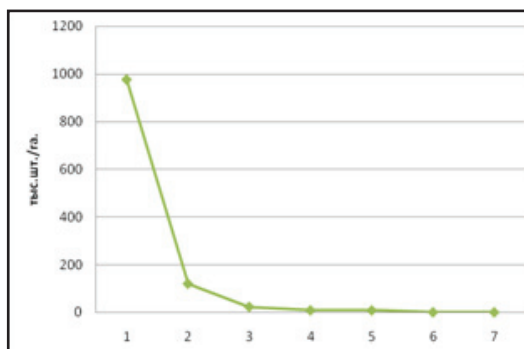
Если не сложатся благоприятные условия, такие как вывал верхнего дерева, эти растения умирают. Существование в этих условиях чистых араукарников не встречает проблем, появление других пород здесь лимитируется высотой и низкими температурами.

**Араукариево-нотофагусовый тип леса** с участием бамбука в напочвенном покрове был отмечен на 5 площадках, занимающих разные высоты от 1200 до 1460 м н.у.м. (первая – 3А.А.+7N.А.; вторая – 7N.Р.+3А.А.+N.Д.; третья – 4N.Д.+4А.А.+2N.Р.; четвертая – 8А.А.+2N.Р.+N.Д.; пятая – 8А.А.+2 N.Р.; Табл. 1).

Здесь отмечено разное участие *A. araucana* в составе древостоя от 3 до 8 единиц. Сопутствующими породами являются *N. antarctica*, *N. pumilio*, *N. dombey*, а участие этих пород в составе древостоя варьирует в зависимости от высоты над уровнем моря (Табл. 1). Уклон местности для этого типа леса варьирует от 6° до 37°, тип рельефа относительно равномерный, без заметных понижений или возвышений. Данный тип леса встречается в предгорьях. Здесь часто встречаются коровьи тропы, а все пологие и солнечные участки вытоптаны. Сомкнутость

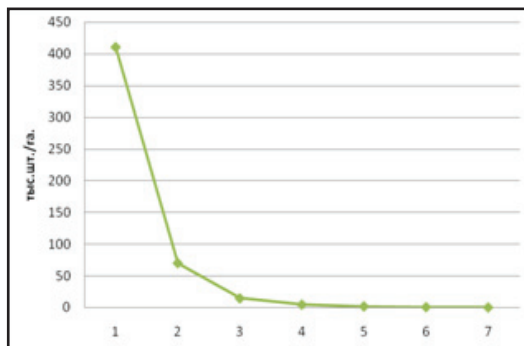
крон варьирует от 0,5 до 0,8. Древостой *A. araucana* верхнего яруса – в среднем 22 м. Высота поднятия их крон составляет 16,4 м, средний диаметр их стволов – 87,3 см; кроны шаровидные или зонтиковидные, активно плодоносящие. Второй ярус образован *N. pumilio*, *N. dombey* и *A. araucana*. Средняя высота *A. araucana* второго яруса – 13,7 м, высота поднятия кроны – 7,8 м, крона зонтиковидная в стадии G1 или виргинильной. Кроны *Nothofagus* ssp. неправильной формы, с рассредоточенными по стволу ветвями. Третий ярус представлен *C. culeou*, средние его высоты – до 1,5 м. Отмечено также незначительное участие вечнозеленых кустарничков на средних высотах (Табл. 1). Проективное покрытие от 35% до 90%. Подстилка 0,5-2 см, образована опадом хвои араукарии, листьями и веточками нотофагуса и бамбука. Много валежа *Nothofagus* ssp.

Количество семян варьирует, в зависимости от участия *A. araucana* в составе древостоя, от 150 до 810 тыс. шт./га. Для этого типа леса отмечен достаточно схожий процент прорастания семян, в среднем – 18,48%. Количественная оценка выживаемости семян сильно различается, от 0,2% до 13%, хотя большая часть приходится также на ювенильные и ранние иматурные



**Рис. 2.** Выживаемость семян в араукарнике кустарничковом: 1 – количество упавших семян; 2 – количество прорастающих семян; 3 – количество ювенильных растений; 4 – количество растений до 0,5 м в высоту; 5 – количество растений от 0,5 до 1,5 м в высоту; 6 – количество растений от 1,5 до 3 м в высоту; 7 – количество растений более 3 м в высоту.

**Fig. 2.** Seed survival in the suffruticose araucaria forest (thousands of counts per hectare): 1 – dropped seeds; 2 – germinating seeds; 3 – juvenile plants; 4 – plants having heights below 0.5 m; 5 – plants having heights from 0.5 to 1.5 m; 6 – plants having heights from 1.5 to 3 m; 7 – plants having heights equal to or above 3 m.

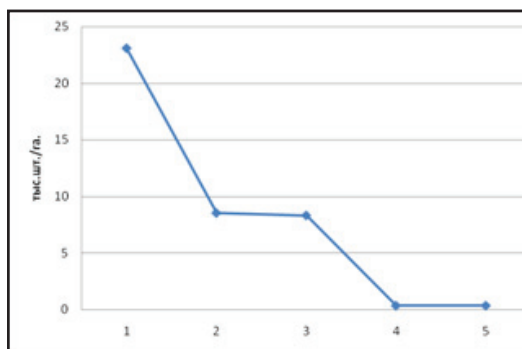


**Рис. 4.** Выживаемость семян в нотофагусово-араукарно-бамбуковом лесу. Обозначения – см. Рис. 2.

**Fig. 4.** Seed survival in the araucaria, nothofagus and bamboo forest (thousands of counts per hectare): Explanations – see Fig. 2.

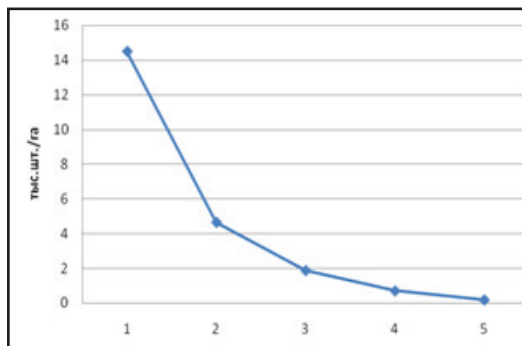
растения. Оценка дальнейшего развития растений сильно отличается от участка к участку, на одной из площадок процент перехода на следующую стадию онтогенеза равен 0, а на другой площадке он составляет 38,9%. (Табл. 1, Рис. 4; Рис.5).

В этом типе леса проростки и подрост испытывают сильную конкуренцию за место,



**Рис. 3.** Выживаемость подроста в нотофагусово-араукарниевом-кустарничковом лесу: 1 – количество ювенильных растений; 2 – количество растений до 0,5 м в высоту; 3 – количество растений от 0,5 до 1,5 м в высоту; 4 – количество растений от 1,5 до 3 м в высоту; 5 – количество растений более 3 м в высоту.

**Fig. 3.** Regrowth survival in the suffruticose araucaria and nothofagus forest (thousands of counts per hectare): 1 – juvenile plants; 2 – plants having heights below 0.5 m; 3 – plants having heights from 0.5 to 1.5 m; 4 – plants having heights from 1.5 to 3 m; 5 – plants having heights equal to or above 3 m.



**Рис. 5.** Выживаемость подроста в нотофагусово-араукарно-бамбуковом лесу. Обозначения – см. Рис. 3.

**Fig. 5.** Regrowth survival in the araucaria, nothofagus and bamboo forest (thousands of counts per hectare): Explanations – see Fig. 3.

воду, и питательные вещества с бамбуком, но здесь, же формируются условия достаточного прогрева, что и способствует большему, по сравнению с кустарничковым типом леса, выживанию и прорастанию араукарии. Все опушечные участки пологие и хорошо освещенные вытоптаны скотом, поэтому возобновление здесь невозможно.

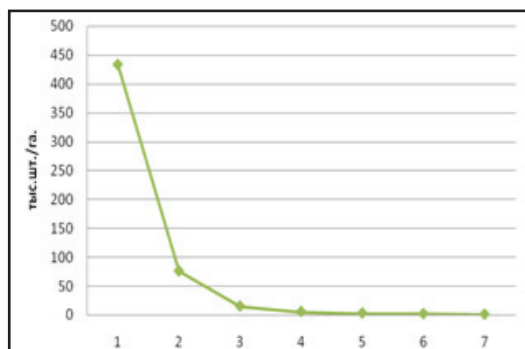


Рис. 6. Выживаемость семян в нотофагусово-араукарном мертвопокровнике. Обозначения – см. Рис. 2.

Fig. 6. Seed survival in the araucaria and nothofagus litterdrop forest (thousands of counts per hectare): Explanations – see Fig. 2.

**Нотофагусово-араукариевый мертвопокровник** был отмечен на двух площадках (первая площадка – 8A.A.+2N.D+N.P.; вторая площадка – 8A.A.+1N.P+1N.D.) на средних высотах (Табл. 1; Рис. 8). Занимает участки склонов с уклоном 40° и 20° соответственно.

В древостое преобладает араукария с 8 единицами участия. Верхний ярус на первой площадке представлен *A. araucana*, средняя высота которых составляет 25 м, средняя высота поднятия кроны – 19,5 м, а средний диаметр стволов – 95,8 см. Растения имеют зонтиковидные или шаровидные кроны, активно плодоносят. Второй ярус на этом участке слагает *N. pumilio* и *N. dombey*, их средние высоты – 23 м, кроны рассредоточены по стволам. Третий ярус образован *A. araucana*, *N. pumilio* и *N. dombey* средняя высота – 15 м, высота поднятия кроны араукарии – до 11 м; кроны зонтиковидные, не плодоносят. Сомкнутость кроны – 0,6-0,7.

Проективное покрытие меньше 5%, представлено единичными экземплярами *S. culeou*, *P. mucronata* высотой до 0,5 м. Отмечены коровьи тропы, пологие участки сильно вытоптаны, присутствует в массе помет. Подстилка 1-1,5 см, представлена опадом хвои араукарии, а также веточек и листьев нотофагуса, много его же валежа. Количество семян – в среднем 410 тыс. шт./га, из них прорастающих – 17,15%.

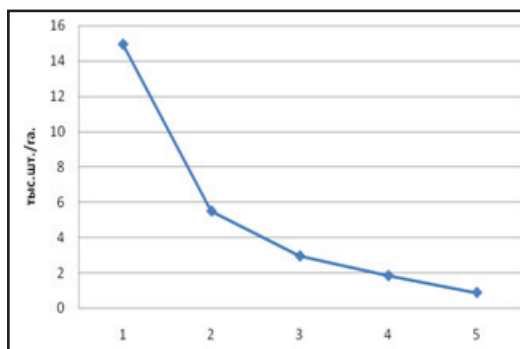


Рис. 7. Выживаемость подроста в нотофагусово-араукарном мертвопокровнике. Обозначения – см. Рис. 3.

Fig. 7. Regrowth survival in the araucaria and nothofagus litterdrop forest (thousands of counts per hectare): Explanations – see Fig. 3.

Количественная оценка выживаемости семян на первой площадке – 6,3% (1440 м н.у.м.), а на второй площадке – 4% (1370 м н.у.м.); большая часть приходится на ювенильные и ранние иматурные растения. Дальнейшее развитие растений показывает 18,1% и 4,7% соответственно (Табл. 1; Рис. 6; Рис. 7).

В этом типе леса достаточно активно выражен снеговой сток, подстилка местами отсутствует, подрост находится в конкурентных отношениях с родительскими особями за питательные ресурсы. Активный сток, вероятно, обедняет почвы, и меняет направления ветвления (ветви подроста направлены вниз по склону). Частый веткопад, вывал и снос деревьев, повреждают подрост, в частности его корневые системы.

Материал для подробного анализа иматурных растений собран на склоне 20° уклона восточной экспозиции, в срединном поясе на высоте 1340 м н.у.м., в нотофагусово-араукариевом лесу с преобладанием в нижнем ярусе бамбука (до 2,5 м в высоту) и отдельно встречающимися экземплярами *P. mucronata* (до 0,6 м в высоту). Формула – 8 *A. araucana* + 2 *N. pumilio* + *N. dombey*. Проективное покрытие 80%. Средняя высота древостоя 20 м, окружность ствола – 185 см. Среднее расстояние между деревьями – 8,58 м, средний диаметр кроны верхнего яруса – 5,5-6 м (для деревьев второго яруса), а для араукарии и



**Рис. 8.** Восстановление в нотофагусово-араукариевом мертвопокровнике, на участке с разреженным верхним древесным ярусом.

**Fig. 8.** Regrowth in the araucaria and nothofagus litterdrop forest with a sparse upper arboreal layer.

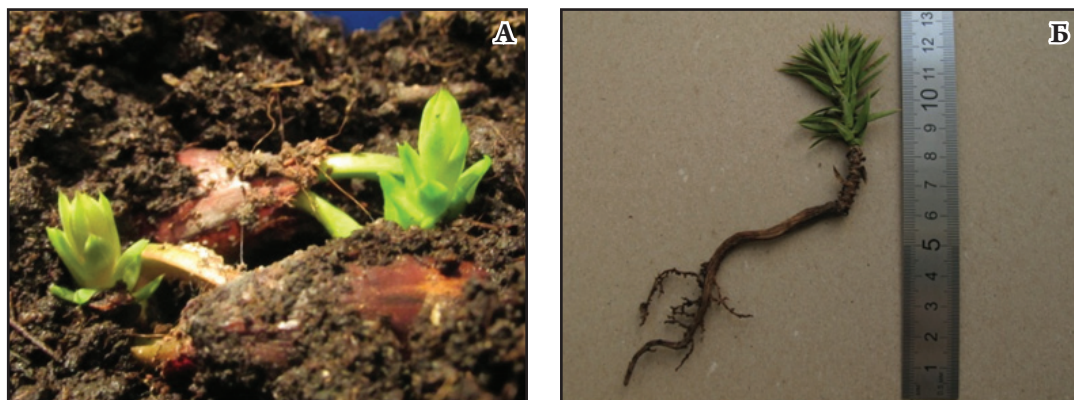
нотифагуса – 3,2-3,5 м. Много сухостоя и валежа нотифагуса. Почва влажная, рН 5,8, верхние горизонты насыщены органическим веществом. С глубины от 0,5 до 1,2 м залегают тупокопная порода вулканического происхождения. Подстилка 1,5-2 см, состоит из опада хвои *A. araucana*, а также веток и листьев нотифагусов и бамбука. Количество семян – около 780 тыс. шт./га, из них проросших – 16,7%, выживших – 4,8%. Общее количество возобновления (от ювенильных до иматурных особей) – 37,77 тыс. шт./га. Количество ювенильных особей до 15 см без ветвления – 25,2 тыс. шт./га, до 0,5 м – 6,7 тыс. шт./га, от 0,5 до 1,5 м – 3,7 тыс. шт./га, от 1,5 до 3 м – 1,8 тыс. шт./га, более 3 м – 0,37 тыс. шт./га. Образцы G2, были взяты с упавших деревьев в верхней части кроны.

По форме и размеру хвои иматурные растения значительно отличаются от зрелых деревьев, что отражает условия существования. Иматурные растения характеризуются теневой хвоей с тонкими листовыми пластинками и мелкими, по сравнению с взрослыми растениями, клетками. Тогда как хвоя зрелого дерева,

отличается значительным количеством механических тяжей, подстилающих эпидерму и более мощным развитием крупноклеточных слоев паранхиматической ткани в центре хвоинки. Проводящие пучки очень мелкоклеточные. Устьица расположены в эпидерме густыми рядами. Плотность расположения устьиц зависит от участка на хвоинке, в срединной части листовой пластинки ряды устьиц отстоят дальше друг от друга, чем у ее окончания. Кроме того, у иматурных растений плотность расположения устьиц меньше. Отличием хвои взрослых растений от хвои иматурных растений, является присутствие большого количества астеросклерид. Часть смоляных ходов чередуется с проводящими пучками, а часть расположена ниже. Существенное различие отмечено в толщине верхней эпидермы, у взрослых особей она мощнее.

Известно, что *A. araucana* характеризуется подземным прорастанием (Муравьева и др. 1974; URRUTIA 1986; DONOSO 2006). Весной при увеличении дневных температур, из почвы появляется росток, представляющий собой развитие заложенного в семени





**Рис. 9.** Внешний вид 10- и 12-дневных проростков (А), а также 4-летней особи во время перехода к иматурной стадии (Б) *Araucaria araucana*.

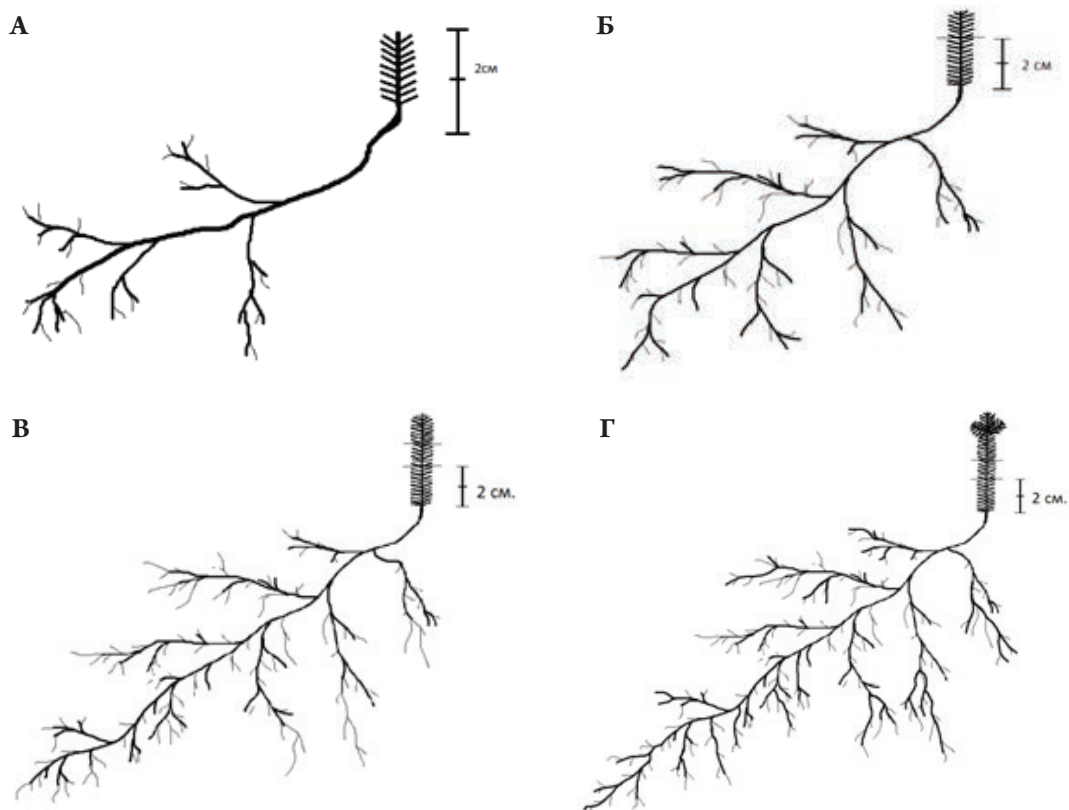
**Fig. 9.** Common view of 10- and 12-days seedlings (А), as well as four-year plant passing to the immature stage (Б) in *Araucaria araucana*.

ростового побега, и имеющий на первом этапе 9, а затем – 12 листочков. Сначала все листочки прижаты к оси, но по мере роста распускаются и проросток вытягивается (Рис. 9).

Количество хвоинок у проростка первого дня жизни 7 шт., у пятидневного – 9 шт., у десятидневного – 15 шт., у двенадцатидневного – 21 шт. Закончивший развертывание заложенных в почке хвоинок проросток имеет, по нашим наблюдениям, 21 хвоинку, и, по видимому, столько же их заложено в семени (Рис. 9). В дальнейшем у проростка происходит растягивание междоузлий, и побег достигает окончательной величины. Гипокотиль, и по нашим наблюдениям, и по литературным данным утолщен (Муравьева и др. 1974; URRUTIA 1986), его длина составляет  $41 \pm 4$  мм, а диаметр –  $8 \pm 1$  мм. Высота растения в возрасте трех лет составляет  $58 \pm 22$  мм. В основании стебля хорошо видны остатки черешков семядольных листьев. Длина корня  $230 \pm 30$  мм, на нем развиты корневые клубеньки, а на главном корне много боковых корешков. Длина побега первого года –  $13 \pm 1,5$  мм. Размер листьев первого года –  $10 \pm 1$  мм в длину и  $2,02 \pm 0,25$  мм в ширину. Расстояние между листовыми пластинками 1-1,5 мм. В первый год из семени развивается  $21 \pm 3$  лист. Прирост второго года составляет  $10 \pm 2$  мм. Меньшие размеры прироста второго года связаны с

необходимостью получения питательных веществ за счет работы корневой системы, а не запасов семени, из которых строится побег первого года. Количество образующихся на второй год листьев  $15 \pm 2$  шт. Длина листа второго года  $11 \pm 1$  мм, ширина –  $3 \pm 0,3$  мм. Расстояние между листовыми пластинками мало вариабельно. Прирост третьего года обычно характеризуется большим размером, т.к. корневая система к этому моменту более развита, и составляет в среднем  $35 \pm 5$  мм, хотя в благоприятных условиях может быть существенно больше. Длина листовой пластинки третьего года варьирует по побегу от 18 до  $24 \pm 4$  мм, ширина –  $3,5 \pm 0,5$  мм. У листьев третьего года, хорошо выражена килеватость, отчетливо сформирован шипик на конце листа. Листовая пластинка имеет короткую низбегающую часть. В верхней части побега третьего года пластинка имеет более вытянутую форму. Первые листья побега короткие и имеют серповидно замкнутые листовые пластинки. Наиболее крупные листья характерны для нижней части верхней трети побега. На вершине побега третьего года закладываются 3 почки – одна верхушечная, и две боковых, развитие которых означает начало ветвления и переход в иматурное состояние.

В иматурном состоянии растения сильно отличаются по высоте и степени ветвления.



**Рис. 10.** Развитие проростка *Araucaria araucana* 1-4 годов: **А** – проросток в первый год жизни; **Б** – проросток во второй год жизни; **В** – проросток в третий год жизни; **Г** – проросток в начале 4 года жизни.

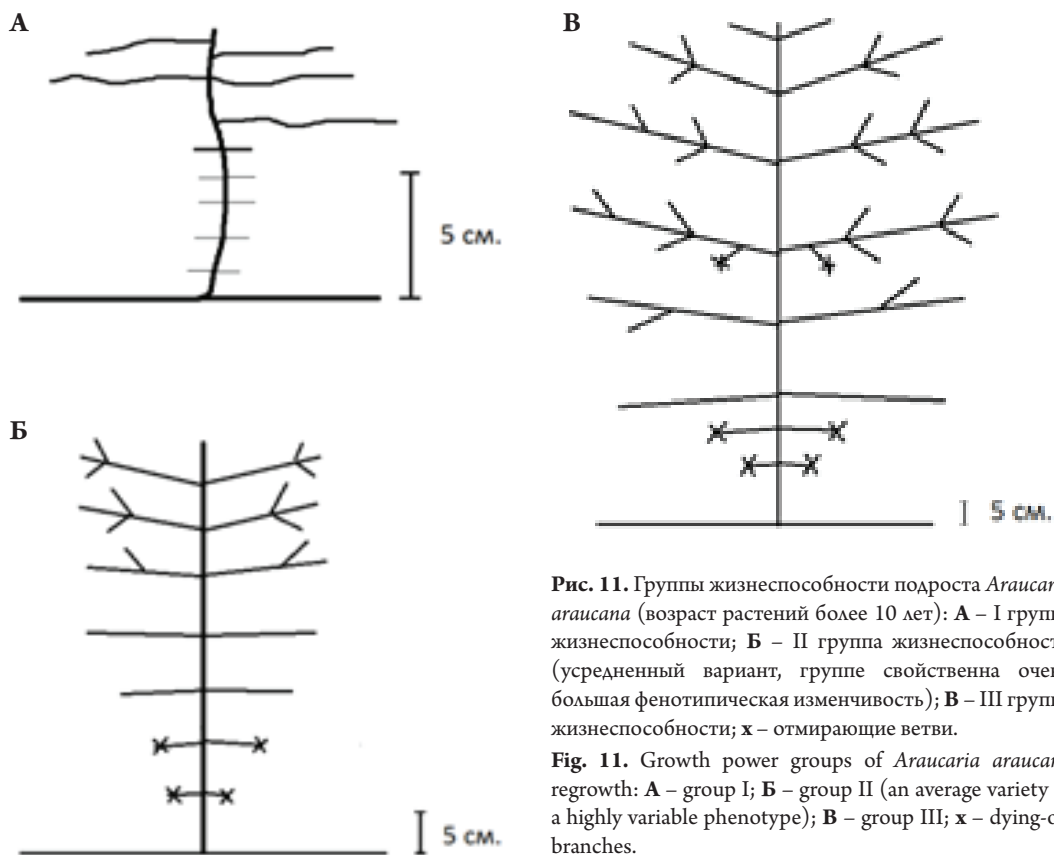
**Fig. 10.** *Araucaria araucana* seedling development in 1-4 years of life: **A** – the first year; **B** – the second year; **B** – the third year; **Г** – the beginning of the fourth year.

Это напрямую связано с экологическими условиями, в которые попадает растение. С самого момента прорастания, молодое растение бурно развивает корневую систему, состоящую из мощного главного корня, и значительного количества боковых корешков, и энергично проникает вглубь почвы. Развитие корневой системы в несколько раз превышает развитие надземной части растений (Рис. 10). На корнях разных порядков уже у трехлетнего проростка отмечено множество клубеньков.

На основании анализа проведенного по всем площадкам, были выделены три группы жизнеспособности иматурных растений:

**I группа.** При нехватке освещения, воды, места или питательных веществ, проросток

отмирает, не переходя в иматурное состояние. Если условия позволяют перейти в иматурное состояние, то происходит образование одного-двух боковых побегов. Переход к иматурному состоянию происходит на 4-8(10) году жизни растения. При этом хвоя первого года жизни усыхает и частично опадает. Успешность развития иматурного растения целиком зависит от окружения проростка и поступления к нему света. В условиях затенения рост в высоту подавляется, тогда как, боковые ветви вытягиваются, прирастая год от года. В таком состоянии растение может существовать до 100 лет, достигая при этом высоты 1,5 м. Оно имеет искривленный ствол и крону на самой вершине, состоящую из трех-четырёх «мутовок» по две-три ветви каждая.



**Рис. 11.** Группы жизнеспособности подростка *Araucaria araucana* (возраст растений более 10 лет): **А** – I группа жизнеспособности; **Б** – II группа жизнеспособности (усредненный вариант, группе свойственна очень большая фенотипическая изменчивость); **В** – III группа жизнеспособности; **х** – отмирающие ветви.

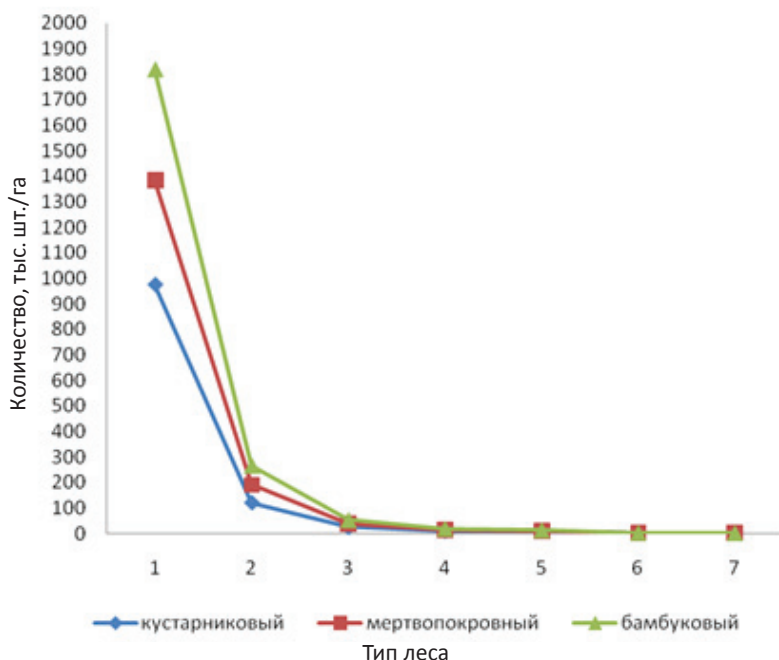
**Fig. 11.** Growth power groups of *Araucaria araucana* regrowth: **A** – group I; **Б** – group II (an average variety of a highly variable phenotype); **В** – group III; **x** – dying-off branches.

Приросты боковых ветвей составляет от 1 до 3 см. При этом растение имеет не более двух порядков ветвления (Рис. 11 А).

**II группа.** В условиях среднего снабжения водой, питательными веществами и светом, растение переходит в иматурное состояние на 3-4 год жизни, образуя в первом ветвлении две боковые почки. В последующем развитии растение вытягивается вверх, а образование «мутовок» происходит более или менее регулярно. Нижние ветви постепенно частично или полностью отмирают, сбрасывая хвою, но на уровне 3-4 «мутовок» ветви сохраняют жизнеспособность и хвою. На уровне 4 и 5 «мутовок» могут образовываться одна или две симметричные ветви третьего порядка; следовательно, крона становится более наполненной побегами. В возрасте 10-15 лет дерево имеет высоту от 0,7-0,8 м до 1,5 м. В этих условиях достаточно сильно выражена фенотипическая

изменчивость, зависящая от конкретных условий среды (Рис. 11 Б).

**III группа.** В условиях хорошего освещения, и достатка питательных веществ, а также воды, на 3-4 годы закладываются две боковые почки, а растение имеет хороший прирост. На второй «мутовке» образуется третий порядок ветвления за счет почти симметричного образования двух боковых побегов на осях второго порядка. Третья «мутовка» может иметь уже четыре ветви второго порядка. Такие особи наиболее жизнеспособны и образуют ежегодный прирост в 20-45 см. К 15 годам растения могут достигать высоты в 3-3,8 м. Нижние 3-4 «мутовки» второго порядка в этом возрасте часто отмирают. Последовательно развивающиеся «мутовки» второго порядка обогащаются новыми направлениями роста, и количество веток в них достигает (4)5-6(7). Преобладающими среди успешно



**Рис. 12.** Выживаемость семян в различных типах леса: 1 – количество упавших семян; 2 – количество прорастающих семян; 3 – количество ювенильных растений; 4 – количество растений до 0,5 м в высоту; 5 – количество растений от 0,5 до 1,5 м в высоту; 6 – количество растений от 1,5 до 3 м в высоту; 7 – количество растений более 3 м в высоту.

**Fig. 12.** Seed survival in different forest types (thousands of counts per hectare): 1 – dropped seeds; 2 – germinating seeds; 3 – juvenile plants; 4 – plants having heights below 0.5 m; 5 – plants having heights from 0.5 to 1.5 m; 6 – plants having heights from 1.5 to 3 m; 7 – plants having heights equal to or above 3 m.

развивающихся растений являются шести-веточные «мутовки». Побеги третьего порядка хорошо представлены в кроне и позволяют успешно заселять захваченное пространство (Рис. 11 В). Характерной особенностью кроны в этом состоянии является ее симметричность.

### Обсуждение и заключение

Выявлена отчетливая зависимость между формулой древостоя и количеством семян на метровой площадке. Чем больше араукарий в составе древостоя, тем больше количество семян. Что говорит о более или менее успешном плодоношении на всех исследованных высотных площадках. Наибольшее количество семян на площадку выявляется в практически чистых кустарниковых араукарниках (Табл. 1).

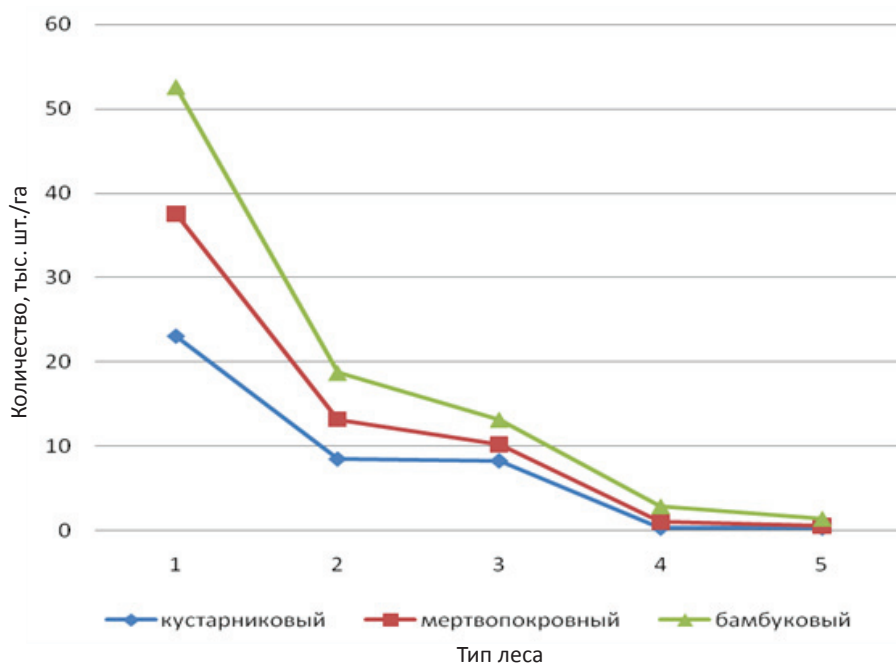
При одинаковом количестве араукарий в сообществах с нотофагусами разных видов в

мертвопокровных араукарниках наблюдается меньшее количество семян, на площадку, по сравнению с сообществами, где в нижнем ярусе присутствует бамбук и вечнозеленые кустарники. Возможно, это связано с рельефом участков и большим сносом (снеговым и дождевым) упавших семян. Другой причиной этого явления, может быть меньшее плодоношение араукарий в этих условиях, что требует дальнейших исследований.

Соотношение количества проросших семян, с общим числом семян на площадке в зависимости от высоты над уровнем моря и имеет тенденцию к увеличению на меньших высотах; чем ниже расположено лесное сообщество, тем больше проросших семян (Табл. 1; Рис. 12).

Несмотря на то, что варьирование количества проросших семян в пределах лесных сообществ с бамбуком в подлеске довольно велико, именно такие





**Рис. 13.** Выживаемость подроста в различных типах леса: **1** – количество ювенильных растений; **2** – количество растений до 0,5 м в высоту; **3** – количество растений от 0,5 до 1,5 м в высоту; **4** – количество растений от 1,5 до 3 м в высоту; **5** – количество растений более 3 м в высоту.

**Fig. 13.** Regrowth survival in different forest types (thousands of counts per hectare): **1** – juvenile plants; **2** – plants having heights below 0.5 m; **3** – plants having heights from 0.5 to 1.5 m; **4** – plants having heights from 1.5 to 3 m; **5** – plants having heights equal to or above 3 m.

сообщества имеют наибольшее количество укоренившихся и развивающихся растений (Табл. 1; Рис. 13). А наименьшее число укоренившихся и развивающихся особей наблюдается в араукарнике кустарниковом. Возможно, это связано с более низкими температурами на этих участках.

Результаты исследования по прорастанию семян *A. araucana* в обследованных нами типах араукариевых лесов показали большой процент прорастания в лесах араукариево-нотифагусовых с участием бамбука в подлеске. Вероятно, это связано с преобладанием данного типа леса на более низких высотах над уровнем моря. Такие сообщества располагаются в более теплых, прогреваемых местообитаниях. Показатели выживаемости подроста, и их переход в следующее возрастное состояние в этих же условиях оказывается более успешным. Большинство растений, обнаруженных на площадках в таких лесах, могут быть отнесены ко второй

группе жизнеспособности подроста, изредка встречаются растения третьей группы (Рис. 12; Рис. 13). Можно предполагать, что на первых годах жизни ювенильные и ранние иматурные особи не испытывают сильного подавляющего влияния со стороны *S. culeuo*. В последствие, эти отношения становятся более конкурентными.

В араукарнике мертвопокровном подрост относится в большей части ко II, и в меньшей части – к I группе жизнеспособности подроста, и имеет средний показатель приживаемости среди изученных типов леса. Несмотря на то, что араукария имеет прозрачную на первый взгляд крону, тем не менее, по нашим наблюдениям, этот тип леса создает большее затенение в нижних ярусах, где развивается подрост. Опад представлен хвоей взрослых деревьев араукарии, и т.к. данные участки расположены на склонах, здесь присутствует снос опада и семян, а также частично подстилка нарушается валежом деревьев.

В араукарнике кустарниковом отмечено наименьшее количество подроста разных возрастных групп, практически все присутствующие здесь особи относятся к первой группе жизнеспособности. Подстилка на данном участке представлена опадом хвои взрослых особей *A. araucana* и препятствует укоренению семян в почве.

Таким образом, наилучшая жизнеспособность подроста араукарии наблюдается в нотофагусово-араукарном типе леса с преобладанием бамбука в подлеске, а наименьшая – в араукарнике кустарничковом.

Для растений в ювенильном и иматурном возрастных состояниях характерно мощное развитие корневой системы, с выраженным главным корнем и активным боковым ветвлением. Кроме того на корнях отмечено присутствие большого количества клубеньков (Рис. 9 Б). Мощное развитие корневой системы молодых растений характерно для всех типов исследованных лесов.

Хвоя молодых растений имеет черты анатомического строения, отражающие приспособленность к существованию в затененных условиях, что существенно отличает ее от хвои взрослых растений.

### Цитируемые источники

- Жукова Л.А. 2012.** Значение биоморфологии для популяционно-онтогенетических исследований. В сб.: Савиных Н.П. (ред.), Актуальные проблемы биоморфологии. Радуга-ПРЕСС, Киров.
- Муравьева О.А., Борхвард В.С., Жилин С.Г. 1974.** Семейство араукариевые (Araucariaceae). В кн.: Тахтаджян А.Л. (ред.), Жизнь растений. Т. 4: 335–350. Просвещение, Москва.
- Работнов Т.А. 1950.** Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. *Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Геоботаника. Сер. 3* 6: 7–204.
- Савиных Н.П., Боброва Ю.А. 2008.** Современные подходы к описанию структуры растений. Лобань, Киров.
- Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Торопова Н.А., Фаликов Л.Д. 1976.** Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф. *Ценопопуляции растений (основные понятия и структура)*: 14–44. Наука, Москва.
- Чистякова А.А. 1979.** Большой жизненный цикл *Tilia cordata* Mill. *Бюл. МОИП. Отд. биол.* 84 (1): 85–97.
- AAGESEN D. 1993.** The natural and social geography of *Araucaria araucana*. MSc. Thesis, University of Minnesota, Minneapolis.
- BEKESSY S.A., ALLNUT T.R., PREMOLI A.C., LARA A., ENNOS R.A., BURGMAN M.A., CORTES M., NEWTON A.C. 2002.** Genetic variation in the vulnerable and endemic monkey puzzle tree, detected using RAPDs. *Heredity* 88: 243–249.
- BENÍTEZ C. 2005.** Viabilidad de las semillas y crecimiento inicial de plántulas de *Araucaria araucana* (Mol.) K. Koch. de la Cordillera de Nahuelbuta en la IX región de Chile. Tesis presentada a la facultad de Ciencias Agropecuarias y Forestales de la Universidad de la Frontera.
- CARDEMIL L., SALAS E., GODOY M. 1984.** Comparative study of the karyotypes of South American species of *Araucaria*. *Heredity* 75: 121–125.
- CARO M. 1995.** Producción y dispersión de semillas de *Araucaria araucana* en Lonquimay, Memoria para optar al título de Ing. Forestal. Fac. de Cs. Agr. y Forestales. Universidad de Chile.
- DONOSO C. 2006.** Las especies arbóreas de los bosques templados de Chile y Argentina. Autoecología. Marisa Cuneo Ediciones, Valdivia, Chile.
- DONOSO C., CABELLO A. 1978.** Antecedentes fenológicos y de germinación de especies lenosas chilenas. *Ciencias Forestales* 1 (2): 31–41.
- DONOSO C., GONZÁLES M.E., CORTÉS M., GONZÁLES C., DONOSO P., HERNÁNDEZ M. 2008.** Poblaciones de *Araucaria erana* (*Araucaria araucana*) en la Cordillera de Nahuelbuta, Chile. *Bosque* 29 (2): 170–175.
- DRAKE F., MOLINA H.R., HERRERA M.A. 2012.** An ecophysiological approach for *Araucaria araucana* regeneration management. *Cien. Inv. Agr.* 39 (1): 159–176.
- GIGANTI H., DAPOTO G. 1990.** Coleópteros de los bosques nativos del Depto. Aluminé (Neuquén-Argentina). *Bosque* 11 (2): 37–44.
- GUNCKEL H. 1968.** Nombres vernáculos de plantas endémicas de Juan. Fernández. *Revista Universitaria* 31: 3–26.
- HADAD M.A., AMOROSO M.M., JUNENT F.A.R. 2012.** Frost ring distribution in *Araucaria araucana* trees from the xeric forests of Patagonia, Argentina. *Bosque* 33 (3): 309–312.
- LARA A., SOLARI M.E., RUTHERFORD P., THIERS O., THECAMAN R., PRIETO R., MONTORY C. 1999.** Cobertura de la vegetación original de la ecoregión de los bosques valdivianos en Chile hacia 1550. Valdivia, Chile. Proyecto FB49 WWF-UACH. Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

- MARINO DE LOVERA P. 1865.** Crónica del reino de Chile por el capitán, en Colección de Historiadores de Chile y documentos relativos a la historia nacional, Santiago, Chile.
- MARTICORENA C.Y., RODRIGUEZ R. 1995.** Flora de Chile. Vol. I. Pteridophyta – Gymnospermae. Universidad de Concepción. Editorial Aníbal Pinto. Concepción, Chile.
- MUNOS R. 1984.** Análisis de la productividad de semillas de *Araucaria araucana* (Mol.) Koch en el área de Lonquimay, IX Región. Tesis. Fac. Cs. Agrarias, Veterinarias y Forestales, Universidad de Chile.
- PASTORE A. 1939.** Las reservas nutritivas de los piñones: de las araucarias argentinas. *Darwiniana* 3: 470–479.
- RAFFI Z., DODD R. 1998.** Genetic diversity among coastal and Andean natural populations of *Araucaria araucana* (Molina) K. Koch. *Biochem. Syst. Ecol.* 26: 441–451.
- RODRIGUEZ R., MATTHEI O., QUEZADA M. 1983.** Flora arbórea de Chile. Editorial de la Universidad de Concepción, Concepción.
- RUIZ E., GONZALEZ F., TORRES-DIAZ C., FUENTES G., MARDONES M., STUCESSY T., SAMUEL R., BECERRA J., SILVA M. 2007.** Genetic diversity and differentiation within and among Chilean population of *Araucaria araucana* (Araucariaceae) based on allozyme variability. *Taxon* 56 (4): 1221–1228.
- SANGUINETTI J. 2004.** Producción y consumo de semilla de araucaria. Impacto en la fauna exótica silvestre, doméstica y del hombre sobre la comunidad de fauna nativa y sobre la regeneración de la especie. Informe Inédito, Administración de Parques Nacionales/Parque Nacional Lanín.
- SCHMIDT H. 1977.** Dinámica de un bosque virgen de *Araucaria-Lenga*. *Bosque* 2: 3–11.
- URRUTIA J. 1986.** Análisis bibliográfico y pictórico de semillas y sus procesos germinativos para 32 especies forestales nativas. Universidad Austral de Chile. Facultad de Ingeniería Forestal Valdivia.

**TOWARD THE CHARACTERISTICS OF THE DEVELOPMENT OF THE SEEDLINGS AND IMMATURE PLANTS OF *ARAUCARIA ARAUCANA* (MOLINA) K. KOCH (ARAUCARIACEAE) IN ITS NATURAL HABITATS (NEUQUÉN PROVINCE, ARGENTINA)**

N.L. KAZAKOVA \* & I.S. ANTONOVA

**Abstract.** *Araucaria* forests were studied and their types were distinguished. Descriptive characteristics of defined forest types were established. *Araucaria araucana* regrowth rate and seed survival expressed as thousands per hectare were estimated in the natural habitats of araucaria. The anatomical features of needles of immature and generative plants were compared. *A. araucana* life cycle from the seedling to the immature developmental stage was described. Growth power classes of immature plants were defined according to the environmental conditions of *A. araucana* growth.

**Key words:** *Araucaria araucana*, developmental stages, seed, seedling, conifer plant, growth rate

St. Petersburg State University, Universitetskaya nab. 7-9, 199034 St. Petersburg, Russia; \* nakazyalka@gmail.com, ulmaceae@mail.ru







## СЕЗОННЫЙ ПОЛИМОРФИЗМ ЧЕРНОМОРСКИХ ДИНОФИТОВЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ РОДА *CERATIUM*: *C. FURCA*, *C. FUSUS*, *C. TRIPOS* (DINOPHYCEAE)

Антон М. Лях\* и Юлия В. Брянцева\*\*

**Аннотация.** В работе описан сезонный полиморфизм трех видов черноморских динофитовых рода *Ceratium*. Сезонные формы выделены по значениям размеров, объемов, площадей поверхностей и морфометрических индексов. У всех видов ширина, объемы и площади поверхности теки были выше в холодное время года. Длины рогов зависели от сезона: у *C. fusus* и *C. tripos* длина рогов увеличивались в 1,3-1,5 раза к зиме, в то время как у *C. furca* – в 1,5 раза к лету. К гидрологической зиме отнесен период с температурой поверхностного слоя моря менее 12°, к лету – более 20°. Подтверждено существование «летних» и «зимних» форм видов рода, которые являются адаптацией организмов к сезонным изменениям гидрологических условий.

**Ключевые слова:** *Ceratium*, сезонные морфотипы, одноклеточные водоросли, фитопланктон, Черное море

Институт биологии южных морей НАН Украины, пр. Нахимова 2, 99011, Севастополь, Украина;  
\* antonyakh@yahoo.com, \*\* brekall5@gmail.com

### Введение

Динофитовые водоросли рода *Ceratium* Shrank относятся к группе полиморфных организмов – изменения размеров и форм оболочек представителей рода связаны с вариациями температуры и солености воды. В работах (KOFROID 1909; HASLE & NORDLI 1951; LÓPES 1955, 1966; NIELSEN 1956; КИСЕЛЕВ 1969; DOWIDAR 1972; DOTNE-LINDGREN & ЕКВОНМ 1975; НЕЗЛИН 1981; KIMMEL & HOLT 1988; HANSEN & LARSEN 1992; LINDSTRÖM 1992; DEL CASTILLO *et al.* 2003; GLIGORA 2003) приводятся данные о сезонной изменчивости некоторых размеров (ширины, высоты, длин рогов) и объемов динофитовых, тогда как данные о других размерах, их соотношениях, площадях поверхностей и связанных с ними морфометрических индексах отсутствуют. Недостающая информация важна для понимания стратегий адаптации динофитовых водорослей к термогалинным изменениям и для проверки гипотезы о существовании «летних» и «зимних» морфотипов динофитовых (Незлин 1981), о которых многие отечественные

исследователи забыли (устные сообщения).

Цель работы – на основе новых морфометрических данных выявить сезонные закономерности изменения форм панцирей трех видов динофитовых рода *Ceratium*.

### Материалы и методы исследований

Данные о динофитовых водорослях собраны в ходе экологического мониторинга побережья Севастополя (Черное море). Пробы фитопланктона отбирали ежемесячно в период с ноября 2008 г. по ноябрь 2011 г. в открытых водах в двух милях от берега. Пробы отобраны 5 литровым батометром с приповерхностного горизонта и слоя максимальной интенсивности биолюминесценции (МИБ). Положения слоя МИБ и профиль температуры определяли вертикальным зондированием толщи воды прибором «Salpa M» (Токарев и др. 2013). Обработка проб выполнена по модифицированной методике (Брянцева и др. 2009). Исследовано три вида динофитовых, встречающихся у Севастополя на протяжении года: *Ceratium furca* (Ehr.) Clap. & Lachm., *C. fusus* (Ehr.) Dujard. и *C. tripos* (O.F. Müll.) Nitzsch.

Для измерения микроводорослей использованы фотографии, полученные при помощи фотоаппарата Canon PowerShot A630 соединенного с тубусом микроскопа. Каждый организм был промерен в 10 (*C. fusus*, *C. tripos*) или 12 местах (*C. furca*) в программе ImageJ (СИНЕОКОВ 2014). При помощи геометрических моделей в программе «3D-Динофлагеллята» (3d-microalgae.org) были вычислены объемы ( $V$ ,  $\text{мкм}^3$ ) и площади поверхностей ( $A$ ,  $\text{мкм}^2$ ) панцирей динофитовых. Схемы измерений и геометрические модели приведены в работе (ЛЯХ и БРЯНЦЕВА 2011). По значениям объемов и поверхностей были рассчитаны индексы удельной поверхности  $A/V$  ( $\text{мкм}^{-1}$ ) и сферичности формы клеток:  $\omega = \pi^{1/3} (6V)^{2/3} / A$  (БРЯНЦЕВА 2005).

Сезонные формы динофитовых выделены на основе значений морфометрических признаков, сгруппированных по гидрологическим сезонам. Гидрологические сезоны разделены по величине температуры в приповерхностном горизонте моря. Для группировки данных использованы периоды, когда в водной толще термоклин стабилен («лето») или отсутствует («зима»). Для проверки гипотезы о различии морфохарактеристик в зимний и летний сезоны использован критерий Манна-Уитни с уровнем значимости  $p < 0,01$ . Распределения значений морфохарактеристик в оба сезона проиллюстрированы расщепленными скрипичными диаграммами (MAXWELL 2013). Проверка гипотез и визуализация данных выполнены на языке R.

### Результаты исследований

Изменение температуры приповерхностного горизонта моря за исследованный период представлено на Рис. 1 Г. К гидрологической зиме отнесен период с приповерхностной температурой менее  $12^\circ\text{C}$ , к лету – выше  $20^\circ\text{C}$ . При таких температурах происходит перестройка термогалинной структуры вод Черного моря: при прогреве воды формируется сезонный термоклин, который при выхолаживании разрушается и наступает зимняя гомотермия (СЕРИКОВА и др. 2013). Показано, что в зимний и летний

гидрологические сезоны изменяется форма и значения морфометрических характеристик рассматриваемых видов (Рис. 1 и 2).

Приведенные ниже результаты проверены статистически с уровнем значимости  $p < 0,01$ , поэтому далее по тексту при сравнении морфохарактеристик в разные сезоны выражение «достоверно (не) различаются» опускается, но подразумевается. Выражение «не меняются» означает «не меняются в среднем», т.е. различия между средними величинами в теплый и холодный периоды достоверно друг от друга не отличались.

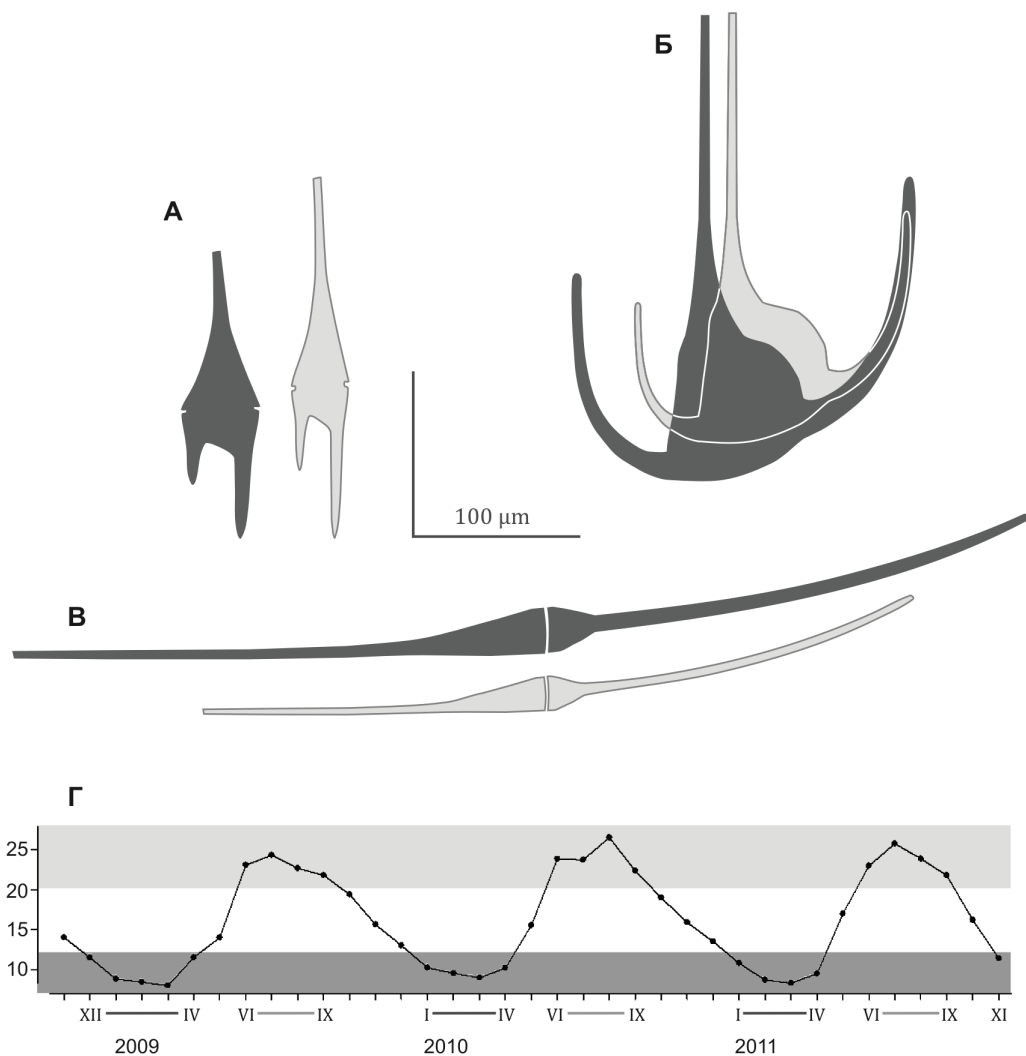
***Ceratium tripos* (O.F. Müll.) Nitzsch.** (Рис. 1 Б). *Высота и ширина тела* стабильны, по сезонам не изменяются, *пропорции тела* тоже. Все *три рога* зимой длиннее, чем летом, поэтому, *суммарная длина нижних рогов и высота тела* больше зимой. *Основания рогов* зимой шире. В течение одного сезона размеры боковых рогов варьируют. *Объемы и поверхности* из-за различия в размерах рогов больше в холодный период года. *Удельные поверхности* достоверно не отличаются. *Индекс сферичности формы* отражает реакцию микроводорослей на сезонные изменения условий и в холодный период ниже, чем в теплый.

*Адаптация к изменению температуры:* наблюдается сезонная вариабельность формы оболочек микроводорослей, которая выражается в изменении размеров рогов – зимой рога становятся длиннее и шире, летом короче и уже. Размеры и пропорция тела в теплый и холодный сезоны не различаются. Изменение длины рогов приводит к аналогичным изменениям объемов и поверхностей панцирей клеток.

*Индикаторы сезонных изменений:* длина рогов.

***Ceratium fusus* (Ehr.) Dujard.** (Рис. 1 В). *Высота и ширина тела* в холодный период больше, чем в теплый; *пропорции тела* постоянные. Оба *сезона* нижний рог преимущественно длиннее верхнего. *Объемы и поверхности* больше в холодный период года. *Удельные поверхности* различаются, выше в теплый период. *Индексы сферичности формы* не отличаются.

*Адаптация к изменению температуры:*



**Рис. 1.** Сезонные формы динофитовых водорослей в зимний (темный) и летний (светлый) периоды: А – *Ceratium furca*; Б – *C. tripos*; В – *C. fusus*. Г – изменение температуры в поверхностном горизонте моря; цветом выделены гидрологические сезоны.

**Fig. 1.** Seasonal forms of dinoflagellata in winter (dark) and summer (white): А – *Ceratium furca*; Б – *C. tripos*; В – *C. fusus*. Г – Temperature in sea surface layer; color indicates winter and summer hydrological seasons.

ярко выражена сезонная вариабельность формы панцирей – в холодное время года клетки длиннее и шире, чем в теплое, поэтому зимой объемы и поверхности клеток больше, чем летом. Изменение общей длины вызвано изменением длины рогов и тела.

Индикаторы сезонных изменений: длина и ширина клетки.

***Ceratium furca* (Ehr.) Clap. & Lachm.** (Рис. 1 А). Длина эпитеки в холодный период меньше, а ширина тела больше, поэтому пропорции тела по сезонам различаются. Нижние рога в холодный период короче и шире. Максимальная длина клетки и удельные поверхности больше в теплый период года, тогда как объемы, площади поверхностей и индексы сферичности формы больше зимой.

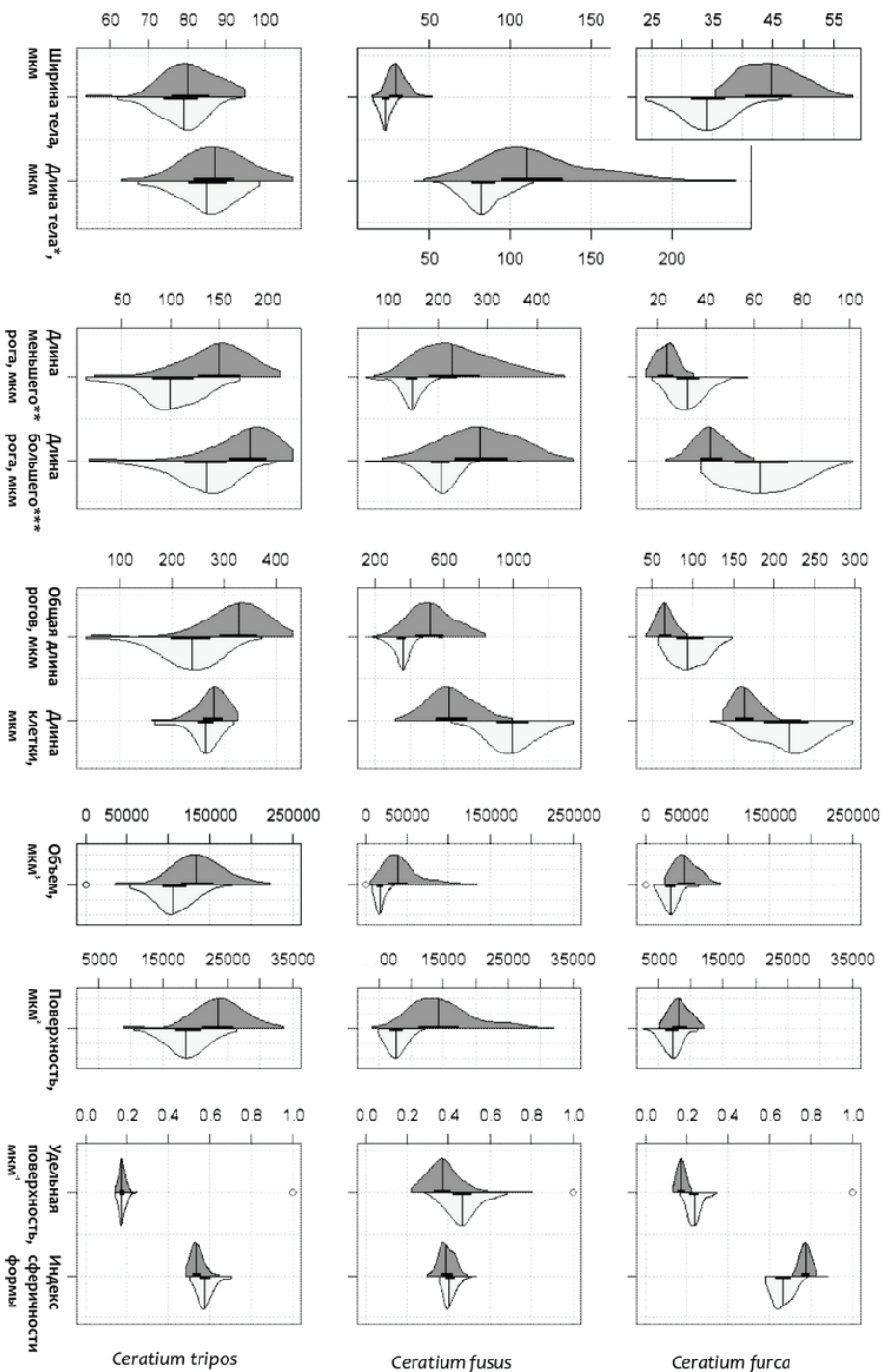


Рис. 2. Значения морфометрических характеристик трех видов инфузорных в зимний (темный) и летний (светлый) периоды. Графики показывают форму распределения данных; горизонтальная линия – медиана; черная вертикальная полоса – интерквартильный размах. У violin plots are used to display data distribution; horizontal line indicates median; dark vertical strip indicates interquartile range.



**Адаптации к изменению температуры:** выраженная сезонная вариабельность формы оболочек микроводорослей – общая длина и ширина клетки меняются противоположным образом, из-за чего в холодный период года микроводоросли становятся шире и короче, в теплый – уже и длиннее. Длина нижних рогов меняется однотипно с общей длиной клетки. Объемы и поверхности в большей степени зависят от ширины, из-за чего в холодное время года они выше, чем в теплое.

**Индикаторы сезонных изменений:** длина и ширина клетки, длина нижних рогов и верхней части тела. Эти изменения можно выразить значением индекса сферичности.

**Общие закономерности.** У всех указанных видов ширина клеток, объемы и площади поверхностей клеточных оболочек были выше в холодное время года.

**Межвидовые различия.** Представители *C.fusus* и *C.tripos* имели схожие адаптационные стратегии – у них в зимний период длина рогов увеличивалась в 1,3-1,5 раза. У *C.fusus*, наоборот, длина рогов к зиме уменьшалась, а к лету возрастала в 1,5 раза.

### Обсуждение

Анализ показал, что стратегии адаптации динофитовых водорослей к сезонным изменениям температуры видоспецифичны. Выделены участки клеточных оболочек, реагирующие на подобные изменения – их размер служит хорошим индикатором реакции микроводорослей на внешние температурные воздействия.

Главными факторами, определяющими сезонный полиморфизм динофитовых, являются температура и связанная с ней и соленостью плотность воды. Температура влияет на интенсивность обмена (GILLOOLY *et al.* 2001) и скорость роста микроводорослей (GILLOOLY *et al.* 2002; HUMPHRIES 2013), при низкой температуре динофитовые перестают делиться (ВАЕК *et al.* 2008). Корреляция размеров и объемов рассматриваемых видов с приповерхностной температурой моря была высокой и достоверной (Незлин 1981; Лях и др. 2011). Плотность воды определяет условия для плавучести микроводорослей – клетка парит в слое воды до тех пор, пока ее

форма способна противостоять погружению. С ростом клетки и увеличением ее веса (при старении и изменении химического состава цитоплазмы) сопротивление формы погружению оказывается недостаточным, баланс нарушается, клетка опускается в холодные глубины, где перестает делиться и погибает. Зимой, при высокой плотности воды преобладают стареющие относительно крупные формы динофитовых, которые распределены в верхнем перемешанном слое более менее равномерно. Летом интенсификация процессов деления приводит к уменьшению размеров микроводорослей.

Наиболее ярко сезонный полиморфизм выражен у теплолюбивого вида *C.furca*, который имеет самые короткие рога среди рассмотренных видов и в большей степени зависит от условий для плавучести. Летом в верхнем фотическом слое количественно преобладают те представители вида, у которых форма панциря эффективно противостоит погружению – она более вытянутая, соответственно, с меньшим значением индекса сферичности.

На изменение формы панцирей также влияют другие факторы: наличие биогенов, вертикальные миграции, степень выедания зоопланктоном и т.д. Все они слабо заметны на фоне сезонной изменчивости и требуют дополнительных исследований.

### Цитируемые источники

- БРЯНЦЕВА Ю.В. 2005. Индекс формы одноклеточных водорослей как новый морфометрический критерий. *Экология моря* 67: 27–31.
- БРЯНЦЕВА Ю.В., СИЛАКОВ М.И., ЛЯХ А.М., ГЕОРГИЕВА Е.Ю. 2009. Использование новых методик обработки данных по фитопланктону при проведении биофизического мониторинга. *Рыбное хозяйство Украины* 63 (4): 26–27.
- КИСЕЛЕВ И.А. 1969. Планктон морей и континентальных водоемов. Т. 1. Вводные и общие вопросы планктологии. Наука, Ленингр. отд., Ленинград.
- ЛЯХ А.М., БРЯНЦЕВА Ю.В. 2011. Оптимизация измерений представителей трех видов динофитовых водорослей рода *Neoceratium* (Dinophyceae). *Морской экологический журнал* 10 (2): 66–72.
- ЛЯХ А.М., БРЯНЦЕВА Ю.В., ГЕОРГИЕВА Е.Ю., СИЛАКОВ М.И. 2011. Сезонная изменчивость значений морфохарактеристик черноморских динофлагеллят рода *Ceratium* Shrank (Dinoflagellata).

- Ботаніка та мікологія: проблеми і перспективи на 2011-2020 роки (Матеріали Всеукраїнської наукової конференції, Київ, 6-8 квітня 2011 року): 197-198. Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного, Київ.
- НЕЗЛИН Н.П. 1981.** Сезонные изменения размеров и формы клеток массовых видов планктонных водорослей Черного моря. *Океанический планктон и первичная продукция*: 83-92. Наука, Москва.
- СЕРИКОВА И.М., БРЯНЦЕВА Ю.В., ВАСИЛЕНКО В.И. 2013.** Особенности сезонной динамики структуры поля биолюминесценции и её сопряжённость с параметрами динофлагеллят. *Морской экологический журнал* 12 (4): 87-95.
- СИНЕОКОВ И. 2014.** Измеряем микроводоросль в программе ИмеждДжей (ImageJ). <http://3d-microalgae.org/blog/?go=all/izmeryaem-mikrovodorosl-v-programme-imagej/>
- ТОКАРЕВ Ю.Н., МЕЛЬНИКОВ В.В., ЖУК В.Ф., ВАСИЛЕНКО В.И. 2013.** Новый метод экспрессной обработки и анализа данных гидробиологических съёмок в экспедиционных условиях. *Морской экологический журнал* 12 (2): 63-68.
- БАЕК S.H., SHIMODE S., KIKUCHI T. 2008.** Growth of dinoflagellates, *Ceratium furca* and *Ceratium fusus* in Sagami Bay, Japan: The role of temperature, light intensity and photoperiod. *Harmful Algae* 7 (2): 163-173.
- DEL CASTILLO M.E.M., RESENDIZ M.E.Z., OKOLODKOV Y.B., UGARTE I.H.S. 2003.** *Ceratium balechii* sp. nov. (Dinophyceae: Gonyaulacales) from the Mexican Pacific. *Hidrobiológica* 13 (1): 75-91.
- DOTNE-LINDGREN A., ЕКБОМ G. 1975.** *Ceratium hirundinella* in lake Erken: horizontal distribution and form variation. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.* 60 (1): 115-144.
- DOWIDAR N.M. 1972.** Morphological variations in *Ceratium egyptiacum* in different natural habitats. *Mar. Biol.* 16 (2): 138-149.
- GILLOOLY J.F., BROWN J.H., WEST G.B., SAVAGE V.M., CHARNOV E.L. 2001.** Effects of size and temperature on metabolic rate. *Science* 293: 2248-2251.
- GILLOOLY J.F., CHARNOV E.L., WEST G.B., SAVAGE V.M., BROWN J.H. 2002.** Effects of size and temperature on developmental time. *Nature* 417: 70-73.
- GLIGORA M., PLENKOVIĆ-MORAJ A., TERNJEJ I. 2003.** Seasonal distribution and morphological changes of *Ceratium hirundinella* in two Mediterranean shallow lakes. *Hydrobiologia* 506-509 (1-3): 213-220.
- HASLE G.R., NORDLI E. 1951.** Form variation in *Ceratium fusus* and tripos populations in cultures and from the sea. *Mat. Naturv. Klasse* 4: 1-25.
- HANSEN G., LARSEN J. 1992.** Dinoflagellater i danske farvande. In: THOMSEN H.A. (ed.), Plankton i de indre danske farvande. Havforskning fra Miljøstyrelsen: 45-155. Copenhagen.
- HUMPHRIES S. 2013.** A physical explanation of the temperature dependence of physiological processes mediated by cilia and flagella. *PNAS* 110 (36): 14693-14698.
- KIMMEL B.L., HOLT J.R. 1988.** Nutrient availability and patterns of polymorphism in the freshwater dinoflagellate *Ceratium hirundinella*. *Arch. Hydrobiol.* 113 (4): 577-592
- KOFOID C.A. 1909.** Mutations in *Ceratium*. *Bull. Mus. Comp. Zool.* 52 (13): 213-253.
- LINDSTRÖM K. 1992.** *Ceratium* in Lake Erken: vertical distribution, migration and form variation. *Nordic J. Bot.* 12: 541-556.
- LÓPES J. 1955.** Variación alométrica en *Ceratium tripos*. *Invest. Pesq.* 2: 131-160.
- LÓPES J. 1966.** Variación y regulación de la forma en el género *Ceratium*. *Invest. Pesq.* 30: 325-427.
- MAXWELL B.J. 2013.** Split violin plots. <http://mbjoseph.github.io/blog/2013/06/24/violin/>
- NIELSEN J. 1956.** Temporary variations in certain marine *Ceratia*. *Oikos* 7: 256-272.

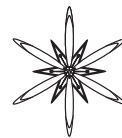
#### SEASONAL POLYMORPHISM OF THE BLACK SEA DINOFLAGELLATES FROM GENUS *CERATIUM*: *C. FURCA*, *C. FUSUS*, *C. TRIPOS* (DINOPHYCEAE)

ANTON M. LYAKH\* & YULIA V. BRYANTSEVA\*\*

**Abstract.** The seasonal polymorphism of the three species from genus *Ceratium* were described in the paper. The seasonal forms were distinguished by the sizes, biovolumes and surface areas of cells theca, and values of morphometric indexes. The breadth, biovolumes and surface areas of all species were higher in cold period. The length of the horns of *C. fusus* and *C. tripos* was 1.3-1.5 times higher in winter while the length of the horns of *C. furca* was 1.5 times higher in summer. The winter and summer periods were distinguished by the sea surface temperature: in winter the temperate was lower 12°, and in summer it was higher 20°. It is confirmed that species of the genus *Ceratium* has "summer" and "winter" forms which are the adaptations to seasonal changes of hydrological conditions.

**Key words:** *Ceratium*, seasonal forms, unicellular algae, phytoplankton, Black Sea

Institute of Biology of the Southern Seas, Nakhimov av. 2, 99011 Sevastopol, Ukraine; \* antonlyakh@yahoo.com, \*\* brekall5@gmail.com



УДК 581.1/8

## СТРУКТУРА И ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ СОСТОЯНИЕ ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОГО АППАРАТА *EQUISETUM ARVENSE* L.

ДЕНИС М. СЫТНИКОВ<sup>1,2\*</sup>, ЛИДИЯ М. БАБЕНКО<sup>1</sup>, НИКОЛАЙ Н. ЩЕРБАТЮК<sup>1</sup>

**Аннотация.** Изучены ультраструктурные особенности фотосинтезирующих тканей и динамика содержания хлоропластных пигментов в различных органах хвоща полевого (*Equisetum arvense* L.). В клетках хлоренхимы нижних ветвей вегетативных побегов идентифицировано скопление дифференцированных хлоропластов. Установлена ведущая роль хлоренхимы нижних ветвей в накоплении максимального количества хлорофилла *a* и *b* в онтогенезе.

**Ключевые слова:** *Equisetum arvense*, ультраструктура тканей, хлорофилл

<sup>1</sup> Институт ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины, ул. Терещенковская, 2, Киев, 01601, Украина

<sup>2</sup> Одесский национальный университет имени И.И. Мечникова, Биотехнологический научно-учебный центр, ул. Дворянская, 2, Одесса, 65082, Украина; \* [sytnikov@list.ru](mailto:sytnikov@list.ru)

### Введение

Хвощ полевой (*Equisetum arvense* L.), как дикий вид, обладает высокой биологической эффективностью в распределении продуктов фотосинтеза, характеризуется способностью накапливать запасные вещества в наземной части растения, корневище и клубнях за короткий период активного роста побегов (MARSHALL 1986). Хлорофилл и его интермедиаты играют важную роль в функционировании растительных организмов, обеспечивая протекание в клетках световых реакций фотосинтеза. Содержание фотосинтетических пигментов и динамика их изменений в ходе вегетации зависят от соотношения многих факторов. Эти показатели характеризуют физиологическое состояние и адаптационные возможности растений, связаны как с их продукционным процессом, так и с накоплением различных биологически активных веществ (Киризий 2004; Коломиец и Калинин 2010). Несмотря на общую биологическую изученность и актуальность некоторых практических аспектов применения хвоща полевого, не до конца выясненными остаются вопросы

физиологии, относящиеся, в частности, к особенностям его онтогенеза (РЕЙВН и др. 1990; MARSHALL 1986; STERN *et al.* 2003).

Целью настоящей работы явилось изучение особенностей ультраструктуры фотосинтезирующих тканей, а также содержания хлорофиллов в различных органах хвоща полевого в онтогенезе.

### Материалы и методы исследований

В работе использовали генеративные (спороносные) и вегетативные (ассимилирующие) побеги хвоща полевого (*E. arvense*), произрастающего на научно-производственной базе Института ботаники имени Н.Г. Холодного НАН Украины “Феофания” (г. Киев) в условиях Северной Лесостепи Украины.

Для исследования ультраструктуры клеток побегов хвоща отбирали фрагменты тканей размером 1×2 мм, которые фиксировали 3%-ным раствором глутарового альдегида (“Serva”, США) на фосфатном буфере (pH 7,2) в течение 2 ч. Постфиксацию осуществляли 1%-ным раствором тетроксид осмия при комнатной температуре в течение 3 ч. Материал обезвоживали восходящими

концентрациями этилового спирта по общепринятой методике (Фурст 1979) и заливали смесью (эпон и араалдит) эпоксидных смол ("Serva", США). Ультратонкие срезы получали на ультрамикротоме LKB-3 (LKB, Швеция) и контрастировали цитратом свинца по Рейнольдсу (Гайер 1974) в течение 7 минут. Срезы тканей исследовали на трансмиссионном электронном микроскопе JEM-1230 (JEOL, Япония). Размеры органелл и клеток рассчитывали на электронных микрофотографиях при помощи программы UTHSCSA Image Tool 3.0.

Изучение структурных особенностей поверхностных тканей проводили на сканирующем микроскопе JSM-6060 LA (JEOL, Япония). Замороженные при температуре жидкого азота образцы высушивали при температуре  $-40^{\circ}\text{C}$ , в вакууме, затем покрывали слоем золота в ионном напылителе ION Sputer JFC-1100 (JEOL, Япония).

Определение содержания фотосинтетических пигментов производили путем предварительного экстрагирования хлорофилла 96% этиловым спиртом в течение суток с последующим определением оптической плотности полученных экстрактов на спектрофотометре ПЭ 5400УФ (Россия) при 665 и 649 нм (Мусиенко *та ин.* 2001). Для измерений отбирали средние пробы измельченного растительного материала соответствующего органа нескольких рендомизированных растений. Измерения проводили в трехкратной повторности. Полученные результаты обрабатывали статистически, в таблице (Табл. 1) и тексте представлены средние арифметические и их стандартные ошибки.

### Результаты и их обсуждение

В ходе цитологических исследований ассимилирующих побегов хвоща полевого (40 см), в клетках хлоренхимы нижних ветвей первого порядка (площадь клетки  $401,87 \pm 17,45$  мкм<sup>2</sup>), нами были идентифицированы скопления высокодифференцированных хлоропластов,

**Табл. 1.** Содержание хлоропластных пигментов в вегетативных побегах хвоща полевого (*Equisetum arvense*), мг/г сырой массы. *a* – хлорофилл *a*; *b* – хлорофилл *b*.  
**Table 1.** Content of chloroplast's pigments in vegetative shoots of horsetail (*Equisetum arvense*). In mg/g of raw weight. *a* – chlorophyll *a*; *b* – chlorophyll *b*.

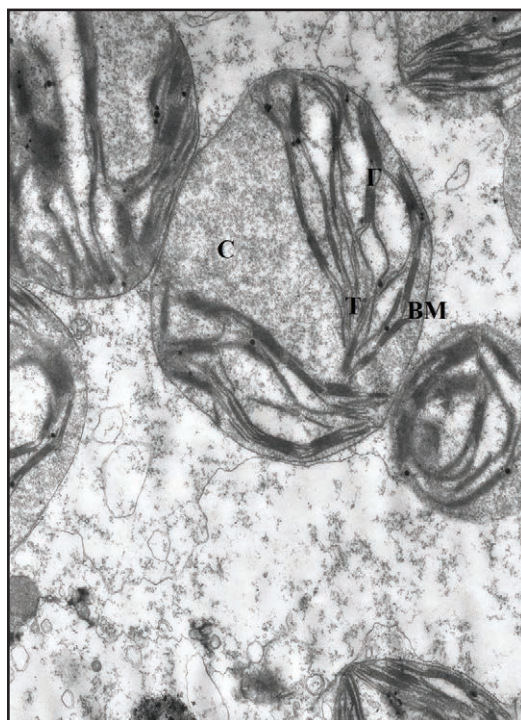
Алина побега, см	Нижняя часть растения (1-6 междоузлье)				Верхняя часть растения (11-15 междоузлье)							
	Междоузья		Ветви		Междоузья		Ветви					
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a/b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a/b</i>	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>a/b</i>			
15	0,33±0,018	0,12±0,007	2,75	0,67±0,035	0,26±0,013	2,58	0,22±0,009	0,08±0,003	2,75	0,43±0,019	0,17±0,007	2,53
30	0,45±0,024	0,15±0,006	3,00	1,76±0,091	0,62±0,028	2,83	0,38±0,017	0,12±0,01	3,16	1,19±0,069	0,41±0,019	2,90
40	0,38±0,018	0,14±0,005	2,71	2,00±0,112	0,69±0,031	2,90	0,25±0,009	0,09±0,005	2,78	1,49±0,071	0,47±0,024	3,17



в которых отчётливо прослеживается хорошо развитая система тилакоидных мембран, мелкозернистая строма и чётко очерченный электронноплотный матрикс (Рис. 1). На представленной микрофотографии хлоропласты имеют округлую, слегка сдавленную по боковым сторонам форму, внутренняя мембранная система хлоропластов расположена в периферических слоях стромы. Тилакоиды гран здесь имеют специфическую структуру, отличающуюся от гранальных систем высших растений (Лотова 2001; Evert 2007). На профиль изученных клеток хлоренхимы приходится  $6,31 \pm 0,87$  хлоропласта, площадь одного хлоропласта при этом составляет  $13,50 \pm 1,08$  мкм<sup>2</sup>.

Исследование фотосинтетических пигментов показало, что максимальное количество хлорофилла *a* и *b* содержится в ветвях и междоузлиях нижней части ассимилирующих побегов (1–6 междоузлие) хвоща полевого (Табл. 1). При этом прослеживается тенденция увеличения содержания пигментов в ветвях при последовательном развитии от побегов 15 см до побегов 40 см. Содержание пигментов в междоузлиях изменялось менее выражено, достигая своего максимума у побегов 30 см.

Известно, что основная функциональная роль в фотосистемах принадлежит хлорофиллу *a*, в то время как хлорофилл *b* и каротиноиды выполняют вспомогательную (расширяют поглощение) и защитную функции. Максимальная эффективность фотосинтетического аппарата нормально развитых растений достигается при соотношении хлорофиллов (*a/b*) на уровне 2,5–3,0 (Шлык 1971). В нашем случае соотношение *a/b* междоузлий и ветвей ассимилирующего побега хвоща было стабильным в различных фазах его развития и находилось в пределах 2,53–3,17 (см. Табл. 1), что свидетельствует об отсутствии влияния на растения неблагоприятных факторов. Увеличение соотношения *a/b* в междоузлиях и в ветвях указывает на снижение роли хлорофилла *b* с наступлением более поздних этапов развития хвоща полевого.

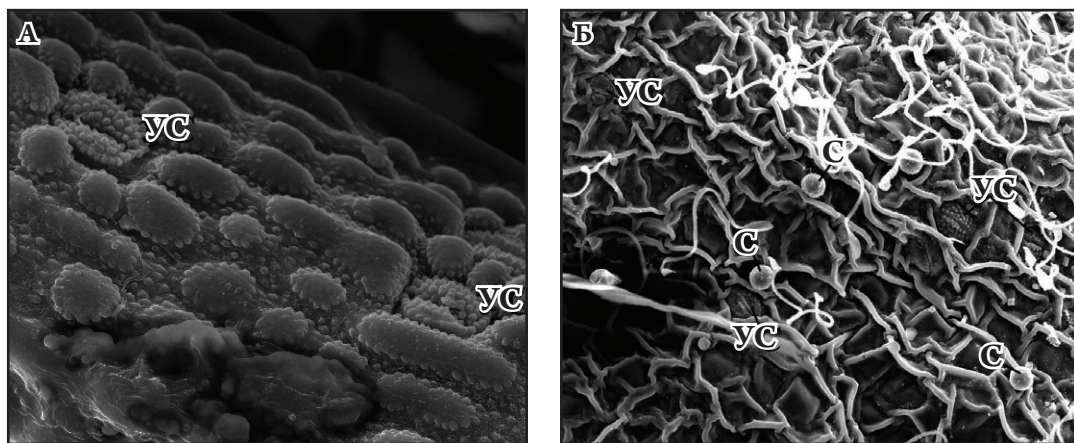


**Рис. 1.** Группа хлоропластов в клетке хлоренхимы нижней ветви хвоща полевого (*Equisetum arvense*): **ВМ** – внешняя мембрана хлоропласта; **Г** – грана; **С** – строма; **Т** – тилакоиды (увеличение –  $\times 8000$ ).

**Fig. 1.** Group of chloroplasts in chlorenchima cell of the lower branch of horsetail (*Equisetum arvense*): **Г** – grana; **ВМ** – outer membrane of the chloroplast; **С** – stroma; **Т** – thylakoids (magnification –  $\times 8000$ ).

Принято считать, что спороносный побег, как правило, не содержит хлорофилла и поэтому не участвует в процессе фотосинтеза (Тахтаджян и др. 1978). Так, в стробиле, междоузлиях и листьях (на всех фазах развития спороносного побега) нами были обнаружены незначительные количества хлорофилла. Очевидно, что для активного протекания фотосинтетических реакций в различных органах спороносного побега этого было не достаточно.

Известно, что фотосинтезирующая ткань, или хлоренхима стебля, подстигает в первую очередь те участки эпидермы, в которых находятся устьица, но хлоренхима может также находиться под гребнями или располагаться сплошным кольцом



**Рис. 2.** Фрагменты поверхности спороносного побега хвоща полевого (*Equisetum arvense*): А – поверхность междуузлия (увеличение –  $\times 230$ ); Б – поверхность стробила (увеличение –  $\times 150$ ). УС – устьице; С – спора.

**Fig. 2.** Fragments of the surface of spore-bearing shoot of horsetail (*Equisetum arvense*): А – surface of interstice (magnification –  $\times 230$ ); Б – surface of strobile (magnification –  $\times 150$ ). УС – stoma; С – spore.

(Тахтаджян и др. 1978). Показано, что внешняя поверхность эпидермы ассимилирующих побегов хвоща плотно усеяна устьицами, которые анатомически находятся над хлоренхимой (Стахів та ін. 2013). Обращает на себя внимание тот факт, что у спороносных побегов, не содержащих необходимого количества фотосинтетических пигментов, организация устьичного аппарата значительно отличается (Рис. 2). При исследовании междуузлий и стробила спороносного побега на их поверхности идентифицировались лишь единичные устьица, что указывает на отсутствие активно функционирующей фотосинтезирующей ткани.

### Заключение

Таким образом, относительно высокое содержание фотосинтетических пигментов в нижних ветвях ассимилирующих побегов хвоща полевого обусловлено наличием полностью сформированного фотосинтетического аппарата и свидетельствует об их максимальной ассимиляционной способности в онтогенезе.

### Цитируемые источники

- ГАЙЕР Г. 1974.** Электронная гистохимия. Мир, Москва.
- КИРИЗИЙ Д.А. 2004.** Фотосинтез и рост растений в аспекте донорно-акцепторных отношений. Логос, Киев.
- КОЛОМИЕЦ Н.Э., КАЛИНКИНА Г.И. 2010.** Сравнительное исследование химического состава видов рода хвощ флоры Сибири. *Химия растительного сырья* 1: 149–154.
- ЛОТОВА А.И. 2001.** Морфология и анатомия высших растений. Эдитореал УРСР, Москва.
- МУСЛЕНКО М.М., ПАРШИКОВА Т.В., СЛАВНИЙ П.С. 2001.** Спектрофотометричні методи в практиці фізіології, біохімії та екології рослин. Фітосоціоцентр, Київ.
- РЕЙВН П., ЭВЕРТ Р., АЙКХОРН С. 1990.** Современная ботаника. Т. 2. Мир, Москва.
- СТАХІВ М., ЩЕРБАТЮК М., ВОЙТЕНКО А. та ін. 2013.** Ультраструктурні особливості поверхні хвоща польового (*Equisetum arvense* L.). *Mod. Phytomorphol.* 4: 355–358.
- ТАХТАДЖЯН А.А., ЛАЗАРЕНКО А.С., ГРУШВИЦКИЙ И.В. и др. 1978.** Мхи. Плауны. Хвощи. Папоротники. Голосеменные растения. В кн.: ФЕДОРОВ А.А. (ред.), Жизнь растений. Т. 4. Просвещение, Москва.
- ФУРСТ Г.Г. 1979.** Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей. Наука, Москва.
- ШЛЯК А.А. 1971.** Определение хлорофиллов и каротиноидов в экстрактах зеленых листьев. В сб.: ПАВЛИНОВА О.А. (ред.), Биохимические методы в физиологии растений: 154–170. Наука, Москва.

- EVERT R.F. 2007.** Esau's plant anatomy. Third edition. Wiley Interscience, Hoboken (New Jersey).
- STERN K.R., JANSKY S., BIDLACK J.E. 2003.** Introductory Plant Biology. McGraw-Hill, New York.
- MARSHALL G. 1986.** Growth and development of field horsetail (*Equisetum arvense* L.). *Weed Sci.* **34**: 271–275.

**STRUCTURE AND PHYSIOLOGICAL STATE OF PHOTOSYNTHETIC APPARATUS OF  
*EQUISETUM ARVENSE* L.**

DENIS M. SYTNIKOV <sup>1,2\*</sup>, LIDIA M. BABENKO <sup>1</sup>, MYKOLA M. SHCHERBATYUK <sup>1</sup>

**Abstract.** The ultrastructure characteristics of photosynthetic tissues and dynamic of content of chloroplast pigments from different organs of horsetail (*Equisetum arvense* L.) were studied. In chlorenchyma cells of lower branches from vegetative shoots the clusters of chloroplasts with differentiated structure have been identified. The key role of lower branches chlorenchyma in chlorophyll accumulation during ontogenesis was ascertained.

**Key words:** *Equisetum arvense*, tissue ultrastructure, chlorophyll

<sup>1</sup> N.G. Kholodnyi Institute of Botany, National Academy of Science of Ukraine, 2 Tereschenkovskaya str., Kiev 01601, Ukraine;

<sup>2</sup> I.I. Mechnikov Odessa National University, Biotechnology Research and Training Center, 2 Dvoryanskaya str., Odessa 65082, Ukraine; \* sytnikov@list.ru







УДК 582.52.581.461

## ВЕРТИКАЛЬНА ЗОНАЛЬНІСТЬ ГІНЕЦЕЮ У ПРЕДСТАВНИКІВ РОДІВ *SANSEVERIA* THUNB. ТА *DRACAENA* VAND. EX L. (*ASPARAGACEAE*)

ОКСАНА С. ФІЩУК<sup>1</sup> ТА АНАСТАСІЯ В. ОДІНЦОВА<sup>2</sup>

**Анотація.** У 10 видів роду *Sansevieria* та двох видів роду *Dracaena* вивчено вертикальну зональність гінецею за В. Ляйфельнером, а також структуру септального нектарника відповідно до концепції його вертикальної зональності. Встановлено, що у *S. hyacinthoides*, *S. spicata*, *S. aetheopica*, *S. grandis*, *S. suffruticosa*, *D. fragrans* та *D. surculosa* наявні чотири вертикальні зони гінецею (синасцидіатна, гемісинасцидіатна, гемісимплікатна та асимплікатна), а у *S. grandicuspis*, *S. fernwood*, *S. parva*, *S. trifasciata*, *S. doonery* гемісимплікатна зона відсутня. Септальний нектарник у видів роду *Sansevieria* (крім *S. suffruticosa*) та у *D. fragrans* містить зону роздільного нектарника, зону об'єднаного нектарника та зону зовнішнього нектарника (нектарну щілину), у *D. surculosa* та *S. suffruticosa* зона роздільного нектарника відсутня. У всіх досліджених видів висота септального нектарника перевищує висоту гнізд зав'язі, причому, найбільша вона у видів з найбільшими розмірами зав'язі (*S. hyacinthoides*, *S. grandis*). У досліджених видів виділено п'ять типів вертикального зонування зав'язі і септального нектарника. У видів роду *Dracaena* виявлено найменші відносні розміри септального нектарника.

**Ключові слова:** *Sansevieria*, *Dracaena*, гінецей, септальний нектарник, вертикальна зональність

<sup>1</sup> Східноєвропейський національний університет імені Лесі Українки, пр. Волі, 13, Луцьк, 43025, Україна; dracaenaok@ukr.net

<sup>2</sup> Львівський національний університет імені Івана Франка, вул. Грушевського 4, Львів, 79005, Україна; amorpha@ukr.net

### Вступ

Представники родів *Sansevieria* Thunb і *Dracaena* Vand. ex L. поширені у культурі як декоративні рослини. Види роду *Sansevieria* – це кореневищні трави зі шкірястими або сукулентними листками і поширені переважно в Африці (Boss 1998), а представники близького роду *Dracaena* – це деревні розеткові рослини з атипичним вторинним потовщенням стебла, поширені у тропічній та субтропічній Африці, Азії, на островах Тихого та Індійського океанів, а також у Центральній Америці (Іванина 1982; Boss 1998). Морфологія квітки досліджуваних видів є типовою для однодольних рослин; оцвітина і андроцей в основі об'єднані і формують квіткову трубку, гінецей тричленний, у кожному гнізді зав'язі є по одному медіанному насінному зачатку

(Boss 1998; Такнтажан 2009). Попередні дослідження загальної структури та розвитку гінецею окремих представників родів *Sansevieria* і *Dracaena* (Wunderlich 1950; Van Heel 1988; Rudall et al. 2000) підтвердили велику схожість двох родів і не виявили для них діагностичних ознак у структурі гінецею. Дослідження повних серій поперечних зрізів квітки для цих родів не проводились, проте саме вони можуть допомогти виявити особливості внутрішньої структури гінецею і септального нектарника окрема.

### Матеріали і методи досліджень

Мета нашого дослідження полягала в аналізі внутрішньої структури гінецею та виявленні його вертикальної зональності у видів, що належать до родів *Sansevieria*

та *Dracaena*. Об'єкт дослідження – квіткі *S. grandicuspis* Haw., *S. grandis* N.E. Br., *S. fernwood* Gr., *S. hyacinthoides* (L.) Druce, *S. aetheopica* Thunb., *S. spicata* (Cav.) How., *S. parva* N.E. Br., *S. suffruticosa* N.E. Br., *S. trifasciata* Prain, *S. doonery* N.E. Br., *D. fragrans* (L.) Ker Gawl., *D. surculosa* Lindl. на стадії бутону і розкритої квіткі. Матеріал збирали у ботанічному саду імені академіка О.В. Фоміна Київського національного університету імені Тараса Шевченка, НБС ім. М.М.Гришка, кафедрі ботаніки СХУ імені Лесі Українки і фіксували у 70% етанолі. З фіксованого матеріалу виготовляли препарати серій поперечних зрізів квіткі завтовшки 20 мкм згідно стандартної методики (Барыкина и др. 2004), зрізи зафарбовували розчинами астра-блау та сафраніну. Вивчали п'ять квіток кожного виду. Для вивчення препаратів використовували оптичний мікроскоп марки Laboval 4 фірми Carl Zeiss (Jena) та бінокляр марки МБС-10. Висоту зон гінцея обраховували за кількістю поперечних зрізів.

### Результати та їх обговорення

#### Вертикальна зональність зав'язі

Маточка у досліджених видів дещо зигоморфна. Зав'язь оберненояцеподібна, у деяких видів зморшкувата. Від основи зав'язі на радіусах її перегородок помітні незалозисті борозенки, по яких стікає нектар. Стовпчик розміщений посередині або дещо збоку від верхівки зав'язі, прямий або колінчасто зігнутий у верхній частині. Лопаті приймочки півокруглі.

У всіх досліджених представників родів *Sansevieria* та *Dracaena* ми виявили три структурно-функціональні зони зав'язі: основу, гнізда та дах (Фіщук та Одінцева 2013а, 2013б; Odintsova et al. 2013). Основа зав'язі – паренхімна частина зав'язі нижче гнізд. Септальні нектарники наявні у верхній її частині у *S. parva*, *S. trifasciata*, *S. grandicuspis*, *S. fernwood*, *S. hyacinthoides*, *S. aetheopica*, *S. spicata*, *S. doonery*, *S. grandis*. Найкоротша основа зав'язі (180-200 мкм) виявлена у *S. spicata* та

*S. aetheopica*, а найдовша (540-680 мкм) – у *S. grandis* та *S. hyacinthoides* (Табл. 1).

Зона гнізд зав'язі – це основна частина зав'язі, в якій розміщені три однонасінні гнізда; у перегородках між гніздами продовжуються септальні нектарники. Насінний зачаток прикріплюється в середній частині гнізда, з висхідним фунікулюсом та мікропіле, обернутим донизу. Висота гнізд зав'язі коливається від 600 мкм у *S. doonery* та *S. fernwood* (Табл. 1) до 1000-1460 мкм у *S. hyacinthoides* та *D. fragrans* (Табл. 1). У цілому, висота гнізд зав'язі становить близько половини (41-62 %) загальної висоти зав'язі.

Дах зав'язі – це верхня частина зав'язі від верхньої поверхні гнізд до зникнення септальних нектарників. В даху зав'язі розміщені порожнини септальних нектарників та вивідні отвори нектару – нектарні щілини, а також тут формуються канали стовпчика. Вони формуються з гнізд зав'язі переважно апікально, крім *S. grandicuspis*, *S. fernwood*, *S. parva*, *D. surculosa*, в яких вони дещо зсунуті на проксимальний бік гнізд.

Найкоротший дах зав'язі (180-280 мкм) є у *S. parva*, *S. fernwood*, *S. grandicuspis* (Табл. 1), а найдовший (700-760 мкм) – у *S. hyacinthoides*, *S. grandis*, *S. trifasciata* (Табл. 1). У досліджених видів максимальна висота основи і даху зав'язі є у *S. trifasciata* (500 мкм і 700 мкм відповідно) та у *S. hyacinthoides* (680 мкм та 760 мкм відповідно). Відносна висота основи зав'язі коливається в межах 12-33 %, а даху зав'язі – у межах 12-37 % від загальної висоти зав'язі.

У гінцеї *D. fragrans*, *D. surculosa*, *S. hyacinthoides*, *S. spicata*, *S. aetheopica*, *S. grandis* та *S. suffruticosa* (Табл. 1) ми встановили наявність чотирьох вертикальних зон за LEINFELLNER (1950): короткої стерильної синасцидіатної (60-180 мкм), фертильної гемісинасцидіатної (середня частина зав'язі висотою 400-900 мкм), стерильної гемісмплікатної (верхня чверть гнізд та дах зав'язі – 260-680 мкм) та асимплікатної, яка у зав'язі займає 100-760 мкм, а також формує стовпчик та приймочку. У *S. grandicuspis*, *S. fernwood*, *S. parva*, *S. trifasciata*, *S. doonery*

гемісимплекатна зона відсутня (Табл. 1).

Асимплекатна зона у досліджених видів починається від місця виведення назовні септальних нектарників. Як правило, ця зона починається на рівні формування каналів стовпчика і займає весь дах зав'язі, але у *S. grandicuspis* та *S. parva* вона простягається й нижче, у верхній частині гнізд зав'язі, а у *D. fragrans* вона починається лише у верхній частині даху зав'язі. Вище зникнення нектарних щілин зовнішні поверхні плодолистків постгенітально злиті, таким чином стовпчик та приймочка формуються у результаті функціонального об'єднання плодолистків.

Ми визначаємо гінецей досліджених видів як гемісинкарпний, оскільки він містить гемісинасцидіатну та гемісимплекатну зони, але також він містить і синасцидіатну зону, яка характерна для евіскарпного типу гінецея (LEINFELLNER 1950). Постгенітальне зростання між плодолистками зумовлює формування цілісного стовпчика та приймочки на основі асимплекатної (апокарпної) зони гінецея.

### **Вертикальна зональність септального нектарника**

Септальний нектарник у досліджених видів розміщений вздовж цілої зав'язі: від її основи, нижче гнізд (у більшості видів) або вище гнізд (*D. fragrans*, *D. surculosa*, *S. suffruticosa*) до її даху (Фіщук та Одінцева 2013а, 2013б, 2014; ODINTSOVA et al. 2013). Найбільша висота септального нектарника виявлена в *S. hyacinthoides* (2700 мкм), а найменша – у *S. fernwood* (980 мкм), *S. parva* (1100 мкм), *D. surculosa* (1140 мкм) (Табл. 1). Спостерігається пряма залежність між висотою зав'язі і висотою септального нектарника. Загальна висота септального нектарника перевищує середню висоту гнізд зав'язі і об'єднує: висоту тіла нектарника (внутрішнього септального нектарника в сенсі DAUMANN 1970), а також висоту нектарної щілини, яка не має зовнішньої стінки і відкривається у зовнішнє середовище (зовнішнього нектарника в сенсі DAUMANN 1970). Стінки нектарної щілини на

всій довжині мають секреторні властивості, як і стінки тіла нектарника. Довжина нектарної щілини у радіальному напрямку досягає більше половини довжини радіуса зав'язі у *Sansevieria*, і лише близько 1/3 радіуса – у *Dracaena*. У представників роду *Sansevieria* нектарні щілини в перерізі є звивистими, слабо лабіринтними, а у *Dracaena* вони є прямими.

Співвідношення загальної висоти септального нектарника до висоти зав'язі є більше 70% у видів роду *Sansevieria*, і менше 70% у видів роду *Dracaena* (Табл. 1). Найбільшим воно є у *S. hyacinthoides* (98%). Співвідношення висоти септального нектарника до висоти гнізд найбільше у *S. hyacinthoides*, *S. grandis*, *S. trifasciata* – 1,8-2,35, а найменше у видів роду *Dracaena* та *S. parva* – 1,0-1,4. Співвідношення висоти тіла септального нектарника до нектарної щілини коливається від 8-16% у *S. hyacinthoides*, *S. spicata* і *D. fragrans* до 41-46% у *S. trifasciata* і *S. doonery*.

Порівняльний аналіз структури септального нектарника ми проводили відповідно до концепції його вертикальної зональності (Одінцева 2013а, 2013б). У нектарнику досліджених видів можна виділити такі зони, які відповідають різним описовим типам нектарників за DAUMANN (1970) і SCHMID (1985): зона роздільного нектарника з конгенітально замкнутими порожнинами нектарника на рівні основи зав'язі та синасцидіатної зони (60-560 мкм); зона «ліліюїдного» об'єданого нектарника з постгенітально замкнутою центральною частиною (860-1100 мкм) та зона зовнішнього нектарника (нектарна щілина – 100-700 мкм).

У *S. grandicuspis* наявні квіткі, у яких в основі зони «ліліюїдного» об'єданого нектарника (нижче гнізд зав'язі) його епідерміси в центрі квіткі роз'єднуються, формуючи центральну секреторну порожнину, з'єдану з порожнинами в перегородках зав'язі, яка вище замикається постгенітально. У нектарнику *S. suffruticosa* та *D. surculosa* замість зони роздільного нектарника наявна коротка, нефункціональна зона трипроменевого об'єданого нектарника

Табл. 1. Висота зон гілецея та септального нектарника у видів родів *Sanssevieria* та *Dracaena*.  
 Табл. 1. Height of the glupecium and septal nectary zones in *Sanssevieria* and *Dracaena* species.

Зона, мкм	<i>S. trifasciata</i>					<i>S. parva</i>					<i>S. grandicuspis</i>					<i>S. dooneri</i>					<i>S. fernwood</i>					<i>S. hyacinthoides</i>					<i>S. grandis</i>					<i>S. aethiopica</i>					<i>S. spicata</i>					<i>S. suffruticosa</i>					<i>D. fragrans</i>					<i>D. surculosa</i>																																																																															
Гнізда зав'язі	720-800	800	840-940	620-820	600-820	1180-1460	800-960	820	740-800	840-940	1000-1250	800-860	680	540	200	180	320	340	260	760	740	360	560	620	420	580	160	180	140	160	60	180	100	660	660	540	560	740	520-880	680	680	420	260	440	360	360	360	700	400	400	500	280	760	740	360	560	620	100	580	1530	1100	1320	1220	980	2700	1880	1300	1340	1440	1250	1140	700	385	280	500	280	400	440	240	200	400	100	280	Нектарна шийка / септальний нектарник загально *, %	46	35	21	41	29	15	23	18	15	28	8	25	Основа-гнізда-дах зав'язі, %	26-42-32	33-55-12	19-62-19	26-44-30	30-50-20	25-48-27	25-41-34	15-59-26	12-51-37	17-49-34	19-57-24	16-50-34	Септальний нектарник загально * / зав'язь, %	76	75	91	74	70	98	87	94	89	77	62-71	68	Септальний нектарник загально *	1,9-2,1	1,4	1,6	1,5-2	1,2-1,6	1,8-2,3	2-2,35	1,7	1,7-1,8	1,5-1,7	1,0-1,2	1,3-1,4

\* Септальний нектарник загально – це сумарна висота нектарної порожнини (внутрішнього нектарника) та нектарної шийки (зовнішнього нектарника).  
 \* Septal nectary in total comprises both the height of the nectary cavity and the nectary split.



близько 60 мкм висотою. У видів роду *Dracaena* та *S. suffruticosa* септальний нектарник розміщений на рівні гемісинасцидіатної, гемісимпактної та асимпактної зон гінецею, а в усіх інших видів роду *Sansevieria* – ще також на рівні синасцидіатної зони.

У цілому, у досліджених видів можна виділити п'ять типів вертикальної зональності зав'язі та септального нектарника:

1 тип – чотири структурні зони гінецею і три зони септального нектарника (зони роздільного, «ліліюїдного» об'єднаного та зовнішнього нектарника), який з'являється нижче дна гнізда зав'язі (*S. hyacinthoides*, *S. spicata*, *S. aetheopica*, *S. grandis*);

2 тип – три структурні зони гінецею і три зони септального нектарника (зони роздільного, «ліліюїдного» об'єднаного та зовнішнього нектарника), який з'являється нижче дна гнізда зав'язі (*S. grandicuspis*, *S. fernwood*, *S. parva*, *S. trifasciata*, *S. doonery*);

3 тип – три структурні зони гінецею і чотири зони септального нектарника (зони роздільного, трипроменевого об'єднаного, «ліліюїдного» об'єднаного та зовнішнього нектарника), який з'являється нижче дна гнізда зав'язі (*S. grandicuspis*);

4 тип – чотири структурні зони гінецею і три зони септального нектарника (зони трипроменевого об'єднаного, «ліліюїдного» об'єднаного та зовнішнього нектарника), який з'являється вище дна гнізда зав'язі (*S. suffruticosa*, *D. surculosa*);

5 тип – чотири структурні зони гінецею і три зони септального нектарника (зони роздільного, «ліліюїдного» об'єднаного та зовнішнього нектарника), який з'являється вище дна гнізда зав'язі (*D. fragrans*).

Загалом, для видів роду *Dracaena* характерні менші абсолютні й відносні розміри септального нектарника і нектарної щілини зокрема, порівняно з видами роду *Sansevieria*, що може свідчити про меншу продукцію нектару в досліджених драцен. *D. surculosa* і *D. fragrans* виявляють різну вертикальну зональність гінецею і септального нектарника, відмінну від видів роду *Sansevieria*, крім *S. suffruticosa*.

## Висновки

Таким чином, у всіх досліджених представників родів *Sansevieria* та *Dracaena* ми виявили наявність синасцидіатної, гемісинасцидіатної та асимпактної зони, а в частини видів – ще і гемісимпактної зони. Наявність у зав'язі досліджених видів потовщених основи і даху зав'язі є передумовою для збільшення висоти септального нектарника, порівняно з висотою гнізда зав'язі. Встановлено п'ять типів гінецею за зональністю зав'язі і септального нектарника.

## Використані джерела

- БАРЫКИНА Р.П., ВЕСЕЛОВА Т.Д., ДЕВЯТОВ А.Г., ДЖАЛИЛОВА Х.Х., ИЛЬИНА Г.М., ЧУБАТОВА Н.В. 2004.** Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. Изд-во Моск. ун-та, Москва.
- ИВАНИНА А.И. 1982.** Семейство драценовые (*Dracaenaceae*). В кн.: ТАХТАДЖЯН А.А. (ред.), Жизнь растений. Т. 6. Цветковые растения. Просвещение, Москва – Ленинград.
- ОДИНЦОВА А.В. 2013а.** Вертикальна зональність септальних нектарників однодольних. *Mod. Phytomorphol.* 4: 317–318.
- ОДИНЦОВА А.В. 2013б.** Два основних типи септальних нектарників однодольних. *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біол.* 61: 41–50.
- ФІЩУК О.С., ОДИНЦОВА А.В. 2013а.** Мікроморфологія та васкулатура гінецею *Sansevieria hyacinthoides* (L.) Druce (*Asparagaceae* Juss.). *Mod. Phytomorphol.* 3: 245–248.
- ФІЩУК О.С., ОДИНЦОВА А.В. 2013б.** Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Sansevieria suffruticosa* N.E. Br. (*Asparagaceae* Juss.). *Біологічні Студії* 7 (1): 139–148.
- ФІЩУК О.С., ОДИНЦОВА А.В. 2014.** Морфологія та васкулярна анатомія квітки *Dracaena surculosa* Lindl. та *Sansevieria aethiopica* Thunb. (*Asparagaceae* Juss.). *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біол.* 64: у друці.
- BOSS J.J. 1998.** *Dracaenaceae* In: КУВИТЗКИ К. et al. (ed.), The families and genera of vascular plants. III. Flowering plants: Monocotyledons: Liliaceae (except Orchidaceae): 238–241. Springer.
- DAUMANN E. 1970.** Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. *Feddes Repert.* 80: 463–590.
- LEINFELLNER W. 1950.** Der Bauplan des synkarpen Gynözeums. *Österr. Bot. Zeitschr.* 97: 403–436.

- ODINTSOVA A., FISHCHUK O., SULBORSKA A. 2013.** The gynoecium structure in *Dracaena fragrans* (L.) Ker Gawl., *Sansevieria parva* N.E. Brown and *Sansevieria trifasciata* Prain (Asparagaceae s.l.) with special emphasis on the structure of the septal nectary. *Acta Agrobot.* **66** (4): 55–64.
- RUDALL P.J., CONRAN J.G., CHASE M.W. 2000.** Systematics of Ruscaceae / Convallariaceae: a combined morphological and molecular investigation. *Bot. J. Linn. Soc.* **134**: 73–92.
- SCHMID R. 1985.** Functional interpretations of the morphology and anatomy of septal nectaries. *Acta Bot. Neerl.* **34** (1): 125–128.
- TAKHTAJAN A. 2009.** Flowering Plants. 2<sup>nd</sup> ed. Springer.
- VAN HEEL W.A. 1988.** On the development of some gynoecia with septal nectaries. *Blumea* **33** (2): 477–504.
- WUNDERLICH R. 1950.** Die Agavaceae Hutchinsons im Lichte ihrer Embryologie, ihres Gynozeum-, Staubblatt- und Blattbaues. *Österr. Bot. Zeitschr.* **97** (3-5): 437–502.

### VERTICAL ZONALITY OF THE GYNOECIUM IN SANSEVIERIA THUNB. AND DRACAENA VAND. EXL. SPECIES (ASPARAGACEAE)

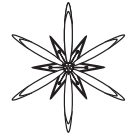
OKSANA FISHCHUK<sup>1</sup> & ANASTASIYA ODINTSOVA<sup>2</sup>

**Abstract.** In ten *Sansevieria* and two *Dracaena* species the vertical zonality of the gynoecium after W. LEINFELLNER (1950), as well as the structure of the septal nectary after the concept of its vertical zonality were studied. It was revealed four vertical zones in the gynoecium of *S. hyacinthoides*, *S. spicata*, *S. aetheopica*, *S. grandis*, *S. suffruticosa*, *D. fragrans* and *D. surculosa* (synascidiate, hemisynascidiate, hemisympligate and asymplicate) while in the gynoecium of *S. grandicuspis*, *S. fernwood*, *S. parva*, *S. trifasciata* and *S. doonery* hemisympligate zone is absent. Septal nectary in the studied *Sansevieria* species (except *S. suffruticosa*) and in *D. fragrans* is divided into the zones of distinct, common and external nectary (nectary split), while in *D. surculosa* and *S. suffruticosa* the zone of distinct nectary is absent. In all studied species septal nectary height is more than the locules height, moreover the most height of the septal nectary is in the species with the greatest height of the ovary (*S. hyacinthoides* and *S. grandis*). In the studied species five types of the vertical zonality of the ovary and septal nectary were detected. In *Dracaena* species septal nectary has relatively smallest height.

**Key words:** *Sansevieria*, *Dracaena*, gynoecium, septal nectary, vertical zonality

<sup>1</sup> Lesya Ukrainka Eastern European National University, Pr. Voli 13, 43025 Lutsk, Ukraine; dracaenaok@ukr.net

<sup>2</sup> Ivan Franko National University of Lviv, Grushevskogo str. 4, 79005 Lviv, Ukraine; amorpha@ukr.net



УДК 581.471:581.84:581.134.3

## МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПОВЕРХНІ НАСІНИН ВИДІВ СЕКЦІЇ *ANODONTAE* (BUNGE) MAXIM. РОДУ *PEDICULARIS* L. ФЛОРИ ЄВРОПИ

ОЛЕНА ПЕРЕГРИМ

**Анотація.** Проаналізовані мікроморфологічні особливості поверхні насінин 14 видів секції *Anodontae* (Bunge) Maxim. роду *Pedicularis* флори Європи. Було виявлено, що насінини цих видів дуже різноманітні за розміром, особливостями антиклінальних та периклінальних стінок клітин. Встановлено, що для насінин досліджених видів секції *Anodontae* характерні наступні типи ультраструктури поверхні: регулярно сітчаста, сітчасто-мембранна, сітчасто-комірчаста, сітчасто-гребінчаста, східчаста та зморшкувата.

**Ключові слова:** *Pedicularis*, *Anodontae*, поверхня насінин, флора Європи

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська, 2, м. Київ, 01601, Україна; operegrym@gmail.com

### Вступ

*Pedicularis* L. – один з найчисельніших родів напівпаразитних рослин, що входить до складу родини Orobanchaceae Vent. У світовій флорі рід нараховує 600-800 видів, у флорі Європи – 54 види. До сьогодні немає єдиного погляду на систему роду, а питання побудови системи залишається актуальним та дискусійним (Li 1948, 1949; ВВЕДЕНСКИЙ 1955; МАУЕР 1978; ІВАНІНА 1981; БЕЛЯЕВА 1986; WANG *et al.* 2003).

Секція *Anodontae* (Bunge) Maxim. у флорі Європи включає 17 видів (МАУЕР 1978). Види об'єднані у вищезгадану секцію за ознаками квітки, а саме: верхня губа віночка шароподібна, на верхівці без дзьобу та зубчиків (МАУЕР 1978).

Ознаки насінин все частіше використовуються у сучасній систематиці, так як вони є стабільними, консервативними та майже не піддаються впливу факторів навколишнього середовища, що надає їм особливого таксономічного значення (ВАРТНЛОТТ 1981, 1984; YILDIZ & CIRPICI 1998; YILDIZ 2002; Гончарова 2006; CHEN *et al.* 2007; LIU *et al.* 2013).

Ця стаття є продовженням наших досліджень морфологічних особливостей поверхні насінин видів роду *Pedicularis* (ПЕРЕГРИМ і ФУТОРНА 2013; PEREGRYM 2013).

Метою даного дослідження було виявити морфологічні особливості поверхні насінин видів роду *Pedicularis* секції *Anodontae* флори та подальшому використанні їх у систематиці роду *Pedicularis*.

### Матеріали і методи досліджень

Матеріал для дослідження відібрано з гербарних зразків, що зберігаються в Гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW), Ботанічного Інституту ім. В.А. Комарова РАН (LW), Field Museum of Natural History (F) та Missouri Botanical Garden (MO). Мікроморфологічні ознаки досліджували використовуючи електронний скануючий мікроскоп (JSM-6060LA). Матеріал попередньо фіксували на латунних столиках і напiliaвали тонким шаром золота у вакуумній камері. Досліджено насінини 14 видів (20 зразків), що належать до секції *Anodontae* роду *Pedicularis* флори

Європи. Фактичний матеріал викладається за системою, прийнятою Е. Маєр у *Flora Europae* (МАґЕР 1978).

Насінини описували, використовуючи загальноприйняту термінологію (АРТЮШЕНКО 1990; СТЕРН 1992). Із зовнішніх ознак насінин ми звертали увагу на форму, розмір, характер поверхні насінневої шкірки, розміщення рубчика, наявність специфічних структур, що сприяють поширенню (РАУ 2007). За ВАРТНЛОТТ (1981, 1984) ми розрізняємо первинну і вторинну скульптури насінневої шкірки. Первинна структура визначається: 1) загальними обрисами клітин в парадермальній площині (ізодіаметричні) або витягнуті; 2) формою зовнішньої периклінальної стінки (випукла, увігнута, пласка); 3) формою антиклінальних стінок (прямі, звивисті, потовщені, не потовщені); 4) обриси видимих на поверхні клітинних меж. Вторинна структура визначається, головним чином, морфологічними особливостями кутикули (ВАРТНЛОТТ 1981; ГОНЧАРОВА 2006). Згідно з загальноприйнятою у ботаніці термінологією (АРТЮШЕНКО 1990; СТЕРН 1992), у клітин видовженої форми антиклінальні стінки, максимально віддалені від центра клітини, ми називаємо дистальні, а приближені до центру клітини і перпендикулярні дистальним – проксимальні.

### Результати та їх обговорення

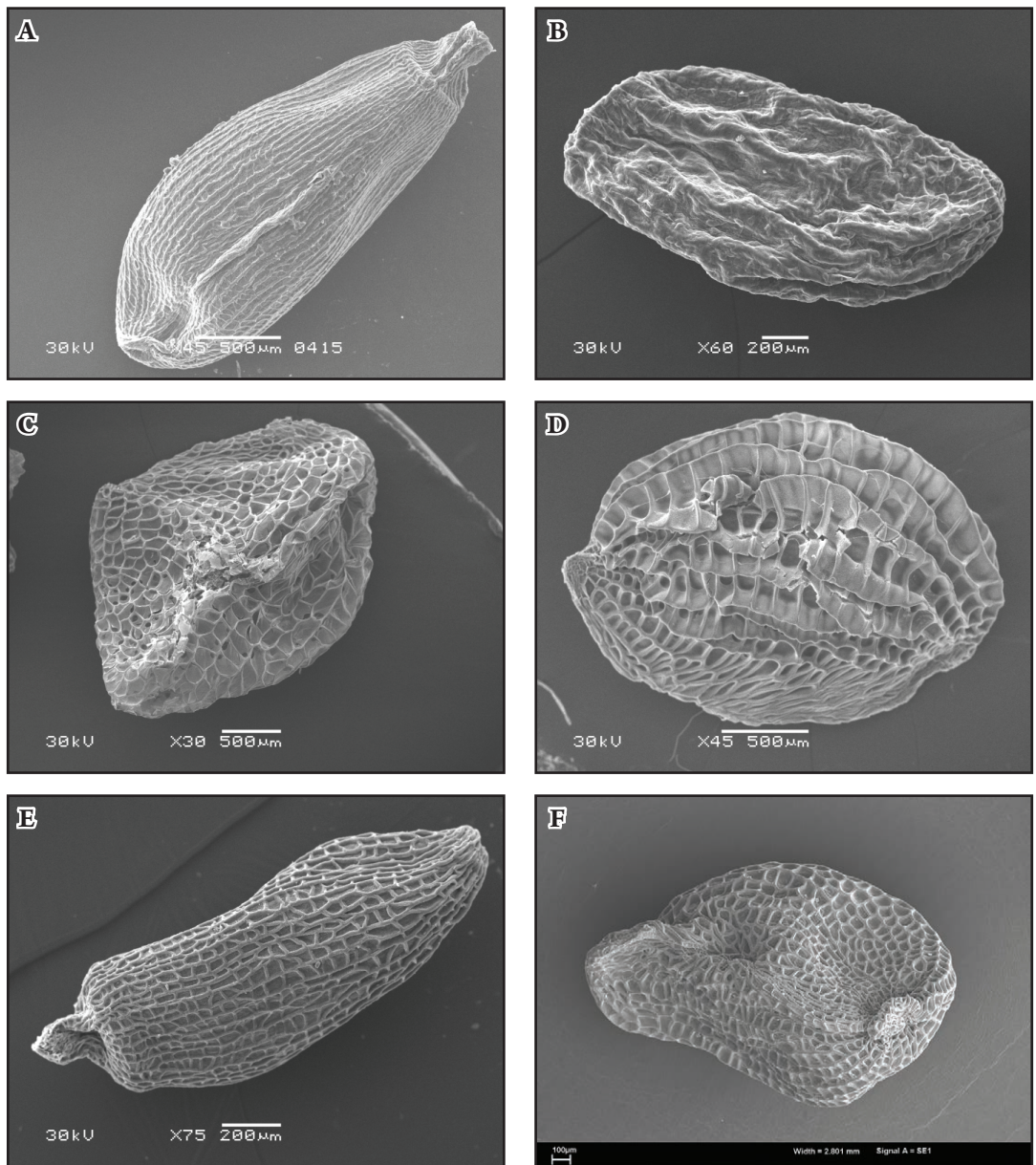
У результаті дослідження представників секції *Anodontae* роду *Pedicularis* флори Європи нами була описана морфологічна будова поверхні насінин цих видів (Табл. 1; Рис. 1). Встановлено, що насінини досліджених видів різноманітні. Нами було відмічено, що для досліджених видів характерна яйцеподібна (*P. acaulis* Scop., *P. arguteserrata* Vved., *P. exaltata* Besser, *P. hacquetii* Graf., *P. hirsuta* L., *P. oederi* Vahl., *P. recutita* L.), ланцетна (*P. hirsuta*, *P. foliosa* L., *P. oederi* Vahl.), ланцетнояйцеподібна (*P. foliosa*), веретеноподібна (*P. acaulis*, *P. exaltata*, *P. hacquetii*, *P. foliosa*, *P. recutita*), еліпсоїдна (*P. amoena* Adam ex Stev., *P. arguteserrata*,

*P. flammea* L., *P. foliosa*, *P. limnogenae* A. Kern., *P. verticillata* L.) та неправильна форма, інколи пласка або сферична (*P. dasyantha* Noda, *P. sceptrum-carolinum* L.).

Розмір насінин видів цієї секції варіює від 1,25 до 3,4 мм, найменші за розміром насінини у *P. hirsuta*, найбільші – у *P. sceptrum-carolinum*. У всіх досліджених видів насінини мають лінійний рубчик. Рафе насінин має вигляд гребня у *P. amoena*, *P. arguteserrata*, *P. exaltata*, *P. hacquetii*, *P. hirsuta*, *P. flammea*, *P. recutita*, *P. verticillata*. Увігнуте рафе – у *P. foliosa*, *P. limnogenae*. У насінин видів *P. acaulis* та *P. oederi* рафе інколи має вигляд гребня, інколи увігнуте. У насінин видів *P. dasyantha* та *P. sceptrum-carolinum* рафе невиразне. У всіх досліджених видів, крім *P. limnogenae* та *P. oederi*, клітини спермодерми насінин полігональні (4-6-кутні) з прямими потовщеними антиклінальними стінками клітин. У насінин видів *P. oederi* та *P. limnogenae* клітини спермодерми невиражені. У *P. oederi* антиклінальні стінки мають різне потовщення, так, проксимальні потовщені, а дистальні інколи не проглядаються або зовсім тонкі. Периклінальні стінки клітин спермодерми увігнуті (*P. dasyantha*, *P. exaltata*, *P. foliosa*, *P. recutita*, *P. sceptrum-carolinum*) або пласкі (*P. acaulis*, *P. amoena*, *P. arguteserrata*, *P. flammea*, *P. hacquetii*, *P. hirsuta*, *P. oederi*). Ультраструктура периклінальних клітин різноманітна, найхарактернішою є гранулярна (*P. amoena*, *P. acaulis*, *P. arguteserrata*, *P. exaltata*, *P. foliosa*, *P. flammea*, *P. hacquetii*, *P. hirsuta*, *P. oederi*, *P. recutita*, *P. verticillata*), також для досліджених видів характерна струменяста (*P. dasyantha*, *P. sceptrum-carolinum*), зморшкувата (*P. limnogenae*) та дрібно-сітчаста (*P. verticillata*) ультраструктура периклінальних стінок клітин.

На основі виявлених морфологічних особливостей насінин та попередніх досліджень (LIU *et al.* 2013), нами були виділені наступні типи ультраструктури поверхні насінин, що характерні для досліджених видів: регулярно-сітчастий (*P. acaulis*, *P. hacquetii*, *P. hirsuta*, *P. flammea*, *P. verticillata*), сітчасто-мембранний (*P. dasyantha* Noda, *P. sceptrum-carolinum*), сітчасто-комірчастий





**Рис. 1.** Типи ультраструктури поверхні насінин (загальний вигляд насінин): **A** – східчастий (*Pedicularis oederi*); **B** – зморшкуватий (*P. limnogenae*); **C** – сітчасто-мембранний (*P. dasyantha*); **D** – сітчасто-гребінчастий (*P. amoena*); **E** – регулярно-сітчастий (*P. flammea*); **F** – сітчасто-комірчастий (*P. foliosa*).

**Fig. 1.** Types of seed surface (overview of seeds): **A** – ladder-like (*Pedicularis oederi*); **B** – rugose (*P. limnogenae*); **C** – reticulate-membranous (*P. dasyantha*); **D** – reticular-cristate (*P. amoena*); **E** – regular reticular (*P. flammea*); **F** – reticular-foveate (*P. foliosa*).

(*P. exaltata*, *P. foliosa*, *P. recutita*), сітчасто-гребінчастий (*P. amoena*, *P. arguteserrata*), східчастий (*P. oederi*), зморшкуватий (*P. limnogenae*). Але у деяких насінин виду

*P. limnogenae* на халазальній та мікропілярній частинах насінин інколи спермодерма має сітчасту ультраскульптуру з дуже тонкими антиклінальними стінками клітин.

**Табл. 1.** Морфологічні ознаки насінин видів секції *Anodontae* роду *Pedicularis* флори Європи.**Table 1.** Morphological features of seeds of *Pedicularis* species from the section *Anodontae* in European flora.

Вид	Довжина × ширина (мм)	Форма насінин	Форма рубчика	Рафе	Клітини спермодерми
<i>P. acaulis</i> Scop.	1,791-2,295 × 0,995-1,295	яйцеподібна, веретеноподібна	лінійна	невиражене або гребінчасте	3-4-5-кутні
<i>P. amoena</i> Adam ex Stev.	2,40-2,500 × 1,30-1,80	еліпсоїдна	лінійна	гребінчасте	4-кутні
<i>P. arguteserrata</i> Vved.	2,087-2,523 × 0,977-1,225	еліпсоїдна	лінійна	гребінчасте	4-кутні
<i>P. dasyantha</i> Hada	3,10-3,17 × 2,25-2,31	неправильної форми, сферична, пласка	лінійна	невиражене	4-5-кутні
<i>P. exaltata</i> Besser.	2,25-2,80 × 1,10-1,50	яйцеподібна, веретеноподібна	лінійна	гребінчасте	5-6-кутні
<i>P. flammea</i> L.	1,612-1,677 × 0,549-0,563	еліпсоїдна	лінійна	гребінчасте	4-5-кутні
<i>P. foliosa</i> L.	2,036-2,884 × 1,17-1,25	еліпсоїдна, ланцетнояйцеподібна, веретеноподібна	лінійна	увігнуте	3-4-5-кутні
<i>P. hacquetii</i> Graf.	2,25-2,80 × 1,10-1,50	яйцеподібна, веретеноподібна	лінійна	гребінчасте	4-5-6-кутні
<i>P. hirsuta</i> L.	1,25-1,74 × 0,63-0,75	ланцетоїбна	лінійна	гребінчасте	4-5-кутні
<i>P. limnogenae</i> A. Kern.	1,858-2,172 × 0,822-0,967	еліпсоїдна	лінійна	увігнуте	не проглядаються
<i>P. oederi</i> Vahl.	2,77-2,78 × 0,762-1,076	ланцетоїбна	лінійна	увігнуте (інколи гребінчасте)	не проглядаються
<i>P. recutita</i> L.	1,56-1,99 × 587-672	яйцеподібна, веретеноподібна	лінійна	гребінчасте	3-4-5-кутні
<i>P. sceptrum-carolinum</i> L.	3,30-3,40 × 2,10-2,80	неправильної форми, сферична, пласка	лінійна	невиражене	4-5-6-кутні
<i>P. verticillata</i> L.	1,73-2,70 × 0,85-1,12	еліпсоїдна	лінійна	гребінчасте	3-4-кутні

Ультроструктура поверхні насінин	Характеристика антиклінальних стінок клітин	Товщина антиклінальних стінок	Характеристика периклінальних стінок клітин	Ультраскульптура поверхні периклінальних клітин
регулярно-сітчаста	прямі	тонкі	пласкі	гранулярна
сітчасто-гребінчаста	прямі	потовщені	пласкі	гранулярна
сітчасто-гребінчаста	прямі	потовщені	пласкі	гранулярна
сітчасто-мембранна	прямі	тонкі	увігнуті	струменяста
сітчасто-комірчаста	прямі	потовщені	увігнуті	гранулярна
регулярно- сітчаста	прямі	потовщені	пласкі	гранулярна
сітчасто-комірчаста	прямі	потовщені	увігнуті	гранулярна
регулярно-сітчаста	прямі	потовщені	пласкі	гранулярна
регулярно-сітчаста	прямі	потовщені проксимальні, дистальні – тонкі або потовщені	пласкі	гранулярна
зморшкувата (іноді нечітко проглядається на кінчиках насінин сітчаста ультроструктура)	не проглядаються або прямі	не проглядаються або тонкі	пласкі, випуклий,увігнуті	зморшкувата
східчаста	прямі	різний ступень потовщення (проксимальні кліт. стінки товщі (нерівномірно) за дистальні, які часто не проглядаються	пласкі	гранулярна
сітчасто-комірчаста	прямі	потовщені	увігнуті	гранулярна
сітчасто-мембранна	прямі	тонкі	увігнуті	струменястий
регулярно-сітчаста	прямі	потовщені	пласкі	дрібно-сітчастий

Для **регулярно-сітчастої** ультраструктури характерні полігональні клітини, з прямими тонкими або потовщеними антиклінальними клітинними стінками та пласкими периклінальними стінками клітин спермодерми.

**Сітчасто-мембранна** ультраструктура насінин характеризується полігональними клітинами спермодерми, з прямими тонкими антиклінальними стінками та увігнутими периклінальними стінками. Екзотеста насінин більша за розміром від інших шарів, тонка, має вигляд плівки (мембрани).

**Сітчасто-комірчаста** ультраструктура характеризується полігональними клітинами спермодерми, з прямими потовщеними антиклінальними клітинними стінками та увігнутими периклінальними стінками.

**Сітчасто-гребінчаста** ультраструктура характеризується полігональними клітинами спермодерми, з прямими потовщеними антиклінальними клітинними стінками, що високо підняті над рівнем насінини, часто лише проксимальні антиклінальні стінки клітин, утворюють «гребні» та пласкими периклінальними стінками.

**Східчаста ультраструктура** характеризується зазвичай чотирикутними клітинами, де проксимальні та дистальні стінки мають різне потовщення, проксимальні стінки клітин потовщені, дистальні не проглядаються або дуже тонкі.

**Зморшкувата** ультраструктура характеризується невираженими клітинами спермодерми, антиклінальні стінки клітин не прилягають, периклінальні стінки клітин спермодерми увігнуті, випуклі або пласкі, що формує зморшкувату структуру.

### Висновки

У результаті дослідження нами було встановлено, що насінини видів секції *Anodontae* роду *Pedicularis* флори Європи є дуже різноманітними. Встановлено спільні та відмінні ознаки насінин цих видів. До спільних ознак відноситься форма рубчика, форма клітин та характер антиклінальних стінок клітин. Виключенням є насінини

видів *P. limnogeneta* та *P. oederi*, у яких антиклінальні стінки не проглядаються або нечітко проглядаються. Відмінними ознаками насінин є характеристика рафе, ультраструктура поверхні насінин, характер потовщення антиклінальних та характеристика периклінальних клітинних стінок та ультраскульптура периклінальних стінок. На нашу думку, такі ознаки, як характеристика рафе та ультраскульптура периклінальних стінок є варіабельними, але це потребує уточнення. Інші ознаки, а саме, ультраструктура поверхні насінин, характер потовщення антиклінальних та периклінальних клітинних стінок можуть бути використані як додаткові діагностичні.

### Використані джерела

- АРТЮШЕНКО З.Т. 1990.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Семья. Наука, Ленинград.
- БЕЛЯЕВА Т.Н. 1986.** Род *Pedicularis* L. в горах Южной Сибири (систематика, география, биология): Автореф. дис... канд. биол. наук: спец. 03.00.05 – Ботаника. Томск.
- ВВЕДЕНСКИЙ А.Н. 1955.** *Pedicularis* L. Флора СССР. Т. 22: 687–795. Академия Наук СССР, Москва – Ленинград.
- ГОНЧАРОВА С.Б. 2006.** Очитковые (Sedoideae, Crassulaceae) флоры Российского Дальнего Востока. Дальнаука, Владивосток.
- ИВАНИНА Л.И. 1981.** Род Мытник – *Pedicularis* L. В кн.: ФЕДОРОВ А.А. (ред.), Флора Европейской части СССР. Т. 5: 288–300. Наука, Ленинград.
- ПЕРЕГРИМ О.М., ФУТОРНА О.А. 2013.** Морфология насінин видів роду *Pedicularis* L. секції *Edentulae* Benth. (Orobanchaceae Vent.) Східної Європи. *Mod. Phytomorphol.* 3: 249–254.
- BARTHLOTT W. 1981.** Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects. *Nordic. J. Bot.* 1 (3): 345–355.
- BARTHLOTT W. 1984.** Microstructural features of seed surfaces. In: HEYWOOD V.H., MOREE D.M. (eds), Current concepts in plant taxonomy: 95–105. Academic Press, London.
- CHEN X.-L., JING G.-H., GUO H. 2007.** Ornamentation characteristics of seed coats in nineteen plants of *Pedicularis* from alpine meadow in east Qinghai-Xizang plateau and its ecological significance. *Acta Prataculturae Sinica* 16: 60–68.
- LI H.-L. 1948.** A revision of the genus *Pedicularis* in China. Part I. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* 100: 205–378.



- LI H.-L. 1949.** A revision of the genus *Pedicularis* in China. Part II. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia* **101**: 1–214.
- LIU M.-L., YU W.-B., LI D.-Z., MILL RR., WANG H. 2013.** Seed morphological diversity of *Pedicularis* (Orobanchaceae) and its taxonomical significance. *Plant Syst. Evol.* **299** (9): 1645–1657.
- MAYER E. 1978.** *Pedicularis* In: TUTIN T.G., HEYWOOD V.H., BURGESS N.A. (eds), *Flora Europaea*. Vol. 3: 269–276. Cambridge University Press, Cambridge.
- PEREGRYM O. 2013.** Seed morphology of species of the genus *Pedicularis* L. (Orobanchaceae Vent.) of the Eastern European flora. 3<sup>rd</sup> *Symposium on the Biology of Non-Weedy Parasitic Plants (Namur, Belgium, 12-15 September 2013)*: 19.
- RAY F.E. 2007.** Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of plant body: their structure, function, and development. 3<sup>rd</sup> ed. John Wiley & Sons, New Jersey, Hoboken.
- STERN W.T. 1992.** *Botanical Latin*. Oxford, London.
- WANG H., MILL R., BLACKMORE S. 2003.** Pollen morphology and infrageneric evolutionary relationships in some Chinese species of *Pedicularis* (Scrophulariaceae). *Plant Syst. Evol.* **237**: 1–17.
- YILDIZ K. 2002.** Seed morphology Caryophyllaceae species from Turkey (North Anatolia). *Pak. J. Bot.* **34** (2): 161–171.
- YILDIZ K., CIRPICI A. 1998.** Seed morphological studied of *Silene* L. from Turkey. *Pak. J. Bot.* **30** (2): 173–188.

**MORPHOLOGICAL FEATURES OF SEED SURFACE OF THE SECTION  
ANODONTAE (BUNGE) MAXIM OF PEDICULARIS L. IN EUROPEAN FLORA**

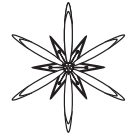
OLENA PEREGRYM

**Abstract.** Morphological features of seed surface of 14 *Pedicularis* species from the section *Anodontae* (Bunge) Maxim of European flora were studied. Seeds of studied species diverse by size, and character of anticlinal and periclinal cell walls. It was ascertained that the investigated species are characterized by several types of ultrastructure of seed surface: regular reticulate, reticular-membranous, reticular-foveate, reticular-cristate, ladder-like and rugose.

**Key words:** *Pedicularis*, *Anodontae*, seed surface, flora of Europe

*M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, 2 Tereshchenkivska str., Kyiv 01601, Ukraine; operegrym@gmail.com*





УДК 581.8

**МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ  
ASPLENIUM SEPTENTRIONALE (L.) HOFFM.,  
A. TRICHOMANES L. ТА ЇХНІХ ГІБРИДІВ  
ПРИРОДНОЇ ФЛОРИ УКРАЇНИ**

Олеся О. БЕЗСМЕРТНА<sup>1</sup>, Олена В. ВАШЕКА<sup>2</sup>, Юлія Р. КАЩ<sup>2</sup>

**Анотація.** Розглянуто морфологічні особливості видів *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm., *A. trichomanes* L., *A. xalternifolium* Wulfen ex Jacq., а також *A. xheufleri* Reichardt. Проведено порівняльний аналіз особливостей будови окремих морфологічних структур цих видів у зв'язку з їхньою систематикою.

**Ключові слова:** *Asplenium*, папоротеподобні, гібридогенні види, природна флора України, СЕМ дослідження, морфологія

<sup>1</sup> Науково-дослідна лабораторія «Ботанічний сад» ННЦ «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка, вул. Симона Петлюри, 1, м. Київ, 01032, Україна; olesya.bezsmertna@gmail.com

<sup>2</sup> Кафедра ботаніки, ННЦ «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка

**Вступ**

Для флори України наводилася різна кількість видів (від 10 до 13) роду *Asplenium* L. (КНАРР 1872; ФЕДЧЕНКО и ФЛЕРОВ 1910; КОМАРОВ 1934; ФОМІН 1938; ФЕДОРОВ 1974; ФОДОР 1974; БАРБАРІЧ *и др.* 1986; ДОБРОЧАЕВА *и др.* 1987; ШМАЛЬГАУЗЕН 1987; ГОЛУБЕВ 1996; САЗОНОВ 1997; МОСЯКІН & ФЕДОРОНСЬУК 1999; ДІДУХ *та ін.* 2000; МОСЯКІН і Тищенко 2010). Відповідно до останньої ревізії (БЕЗСМЕРТНА *та ін.* 2012) встановлено, що для вказаної території характерна наявність 14 видів, зокрема, чотирьох гібридогенних видів (*Asplenium xalternifolium* Wulfen ex Jacq., *A. xheufleri* Reichardt, *A. xprotoadulterinum* Lovis et Reichstein та *A. xsouchei* Litardt.). Найбільше спірних питань виникало під час досліджень *A. xalternifolium* та *A. xheufleri*, що пов'язано з значними труднощами при їхньому визначенні (БЕЗСМЕРТНА *та ін.* 2012).

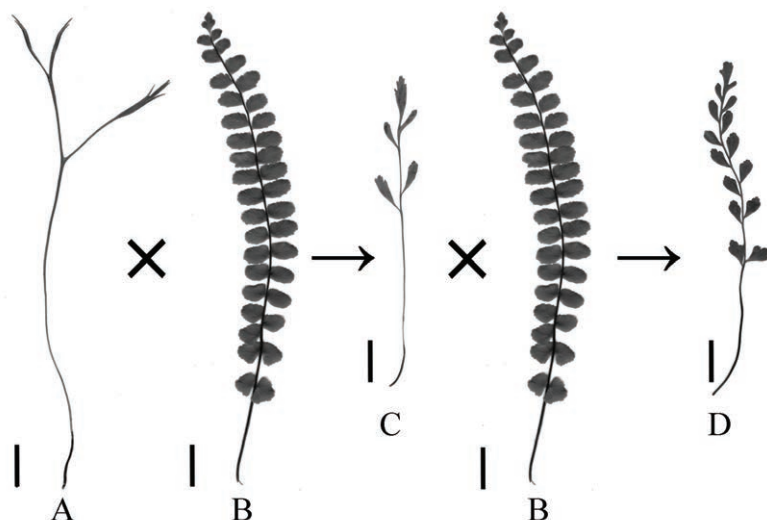
Метою нашої роботи була деталізація морфологічних особливостей цих гібридів та їхніх батьківських форм (а саме *A. septentrionale*

(L.) Hoffm. та *A. trichomanes* L.,) для подальших досліджень і полегшення ідентифікації.

**Матеріали і методи досліджень**

Для досягнення поставленої мети було проведено морфологічні дослідження будови епідерми, індузіїв, спорангіїв, спор та порівняльний аналіз цих структур чотирьох вище зазначених видів роду *Asplenium*.

Будову епідерми досліджували за допомогою реплік, виготовлених з використанням методу Г.Х. Молотковського з модифікаціями (Молотковский 1935; ВЕКІРЧИК 1984). Отримані препарати досліджували за допомогою мікроскопа Carl Zeiss Primo Star на збільшенні  $\times 40$ ,  $\times 100$  та  $\times 400$ , вимірювання проводили за допомогою програми ScorePhoto. Мікрофотографії були зроблені камерою Score Tek E DCM 510 за допомогою програми ScorePhoto. Цифрова обробка фотографій проводилася за допомогою програм Axiovision Rel. 4.8 та Autorano Giga v2.02. Статистична обробка результатів вимірювання проводилася у



**Рис. 1.** Схема природної гібридизації деяких видів роду *Asplenium*: **A** – *A. septentrionale*; **B** – *A. trichomanes*; **C** – *A. xalternifolium*; **D** – *A. xheufleri*. Ціна поділки – 1 см.

**Fig. 1.** Scheme of natural hybridization of some *Asplenium* species: **A** – *A. septentrionale*; **B** – *A. trichomanes*; **C** – *A. xalternifolium*; **D** – *A. xheufleri*. Bar – 1 cm.

програмі Microsoft Excel за рекомендаціями Г.Ф. Лакіна (ЛАКИН 1990). Опис епідерми проводили відповідно до загальноприйнятої методики (ЗАХАРЕВИЧ 1954; ФЕДОРОВ *и др.* 1956).

Мікроморфологічні ознаки спор досліджували з використанням електронного скануючого мікроскопа JSM-6060LA. Для цього матеріал попередньо фіксували на латунних столиках і напилювали тонким шаром золота у вакуумній камері.

Впродовж 2003-2013 років було опрацьовано зразки зазначених видів з гербарних фондів ряду наукових установ України, Росії і Румунії (загалом 33): BUC, CHER, CWU, DNZ, DSU, I, IAGB, IASI, KW, KWHA, KWU, KWHU, LE, LW, LWKS, LWS, MELIT, MSUD, PWU, SOF, YALT, UU, Волинського краєзнавчого музею, Волинського національного університету ім. Лесі Українки, Кам'янець-Подільського університету ім. Івана Огієнка, Прикарпатського університету ім. Василя Стефаника, Рівненського національного університету водного господарства та природокористування, Рівненського природознавчого музею, Криворізького

ботанічного саду, Тернопільського педагогічного університету ім. Володимира Гнатюка, Чернігівського державного педагогічного університету ім. Т.Г. Шевченка, Музею історії природи у м. Ясси. Також опрацьовано літературні джерела та використані результати власних польових досліджень з території України. Окрім того, досліджувались оригінальні збори, зокрема зразки видів із Автономної республіки Крим.

### Результати та їх обговорення

У природній флорі України види *A. septentrionale* та *A. trichomanes* досить поширені, а два їхні гібриди трапляються спорадично та, інколи, невірно ідентифікуються дослідниками (Гринь та Кузнецова 1954; Остапко 2001; Дідух 2009; БЕЗСМЕРТНА *та ін.* 2012 та ін.). Необхідно відзначити особливості походження цих гібридогенних видів – відповідно до протологів *A. xalternifolium* – це гібрид між *A. septentrionale* та *A. trichomanes*, а *A. xheufleri* – між *A. xalternifolium* та *A. trichomanes* (REICHARDT 1859; JACQUIN 1762). Як видно на Рис. 1, ці види



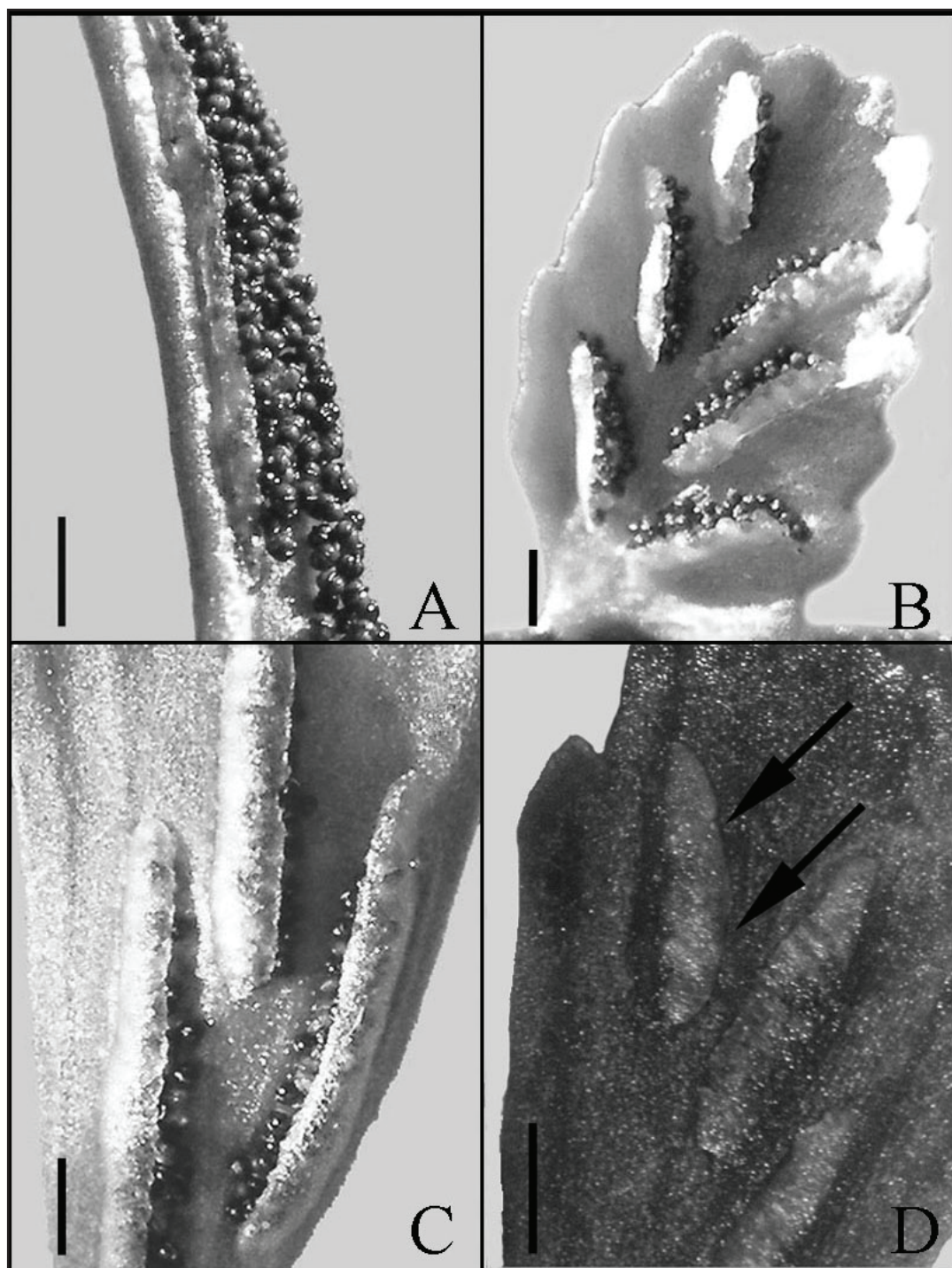
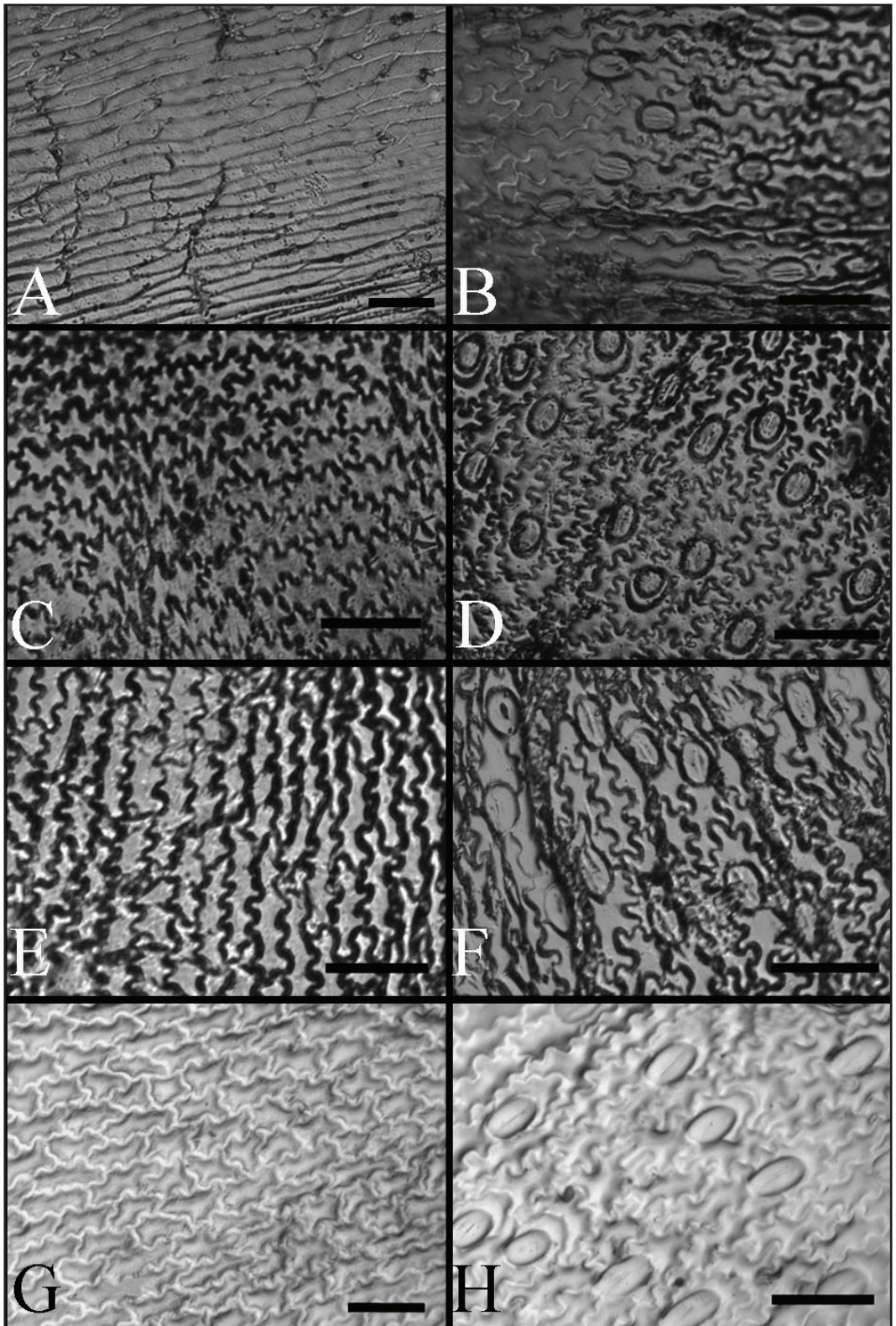


Рис. 2. БУДОВА ІНДУЗІЇВ ВИДІВ РОДУ *Asplenium*: А – *A. septentrionale*; В – *A. trichomanes*; С – *A. xalternifolium*; D – *A. xheufleri*. Ціна поділки – 1 мм.

Fig. 2. Indusium of some *Asplenium* species: А – *A. septentrionale*; В – *A. trichomanes*; С – *A. xalternifolium*; D – *A. xheufleri*. Bar – 1 mm.





досить чітко розрізняються за морфологією вай: форма базальних сегментів першого порядку у *A. xalternifolium* з клиноподібної основи вузькооберненояцеподібна, на верхівці надрізанозубчаста, в той час як у *A. xheufleri* вона оберненотрикутна з нерівнозрубчастою апікальною частиною (ВАШЕКА І БЕЗСМЕРТНА 2012).

Однією із ознак, що використовують для розрізнення видів цієї групи є будова індузіїв. Як вказано у протокозі, *A. xheufleri* вирізняється від інших видів роду наявністю зарубчастого індузію (REICHARDT 1859). Згідно наших досліджень (Рис. 2), індузії в усіх видів мають як спільні, так і відмінні риси будови. Індузії прикріплені латеральною частиною, що є характерною ознакою для роду загалом, у всіх досліджених видів вони голі, незалозисті та з невійчастим краєм. У *A. septentrionale* індузії стрічкоподібні, розміщені по краю сегменту, що несе соруси та можуть сягати до 1 см завдовжки, завжди цілокраї. Подібна будова характерна для *A. xalternifolium*, однак тут індузії менші за довжиною та розміщуються вздовж жилок сегментів. У *A. trichomanes* і *A. xheufleri* соруси менші за розмірами (до 3 мм), напівовальні за формою, а їхні краї є виїмчастими у першого виду та майже рівними або зарубчастими (див. стрілки Рис. 2) в останнього. Однак, нами не було відмічено виражено зарубчастого краю у всіх зразках сорусів рослин цього виду.

Можна відзначити більшу подібність в будові сорусів між *A. septentrionale* та *A. xalternifolium*, а також *A. trichomanes* і *A. xheufleri*.

Стосовно будови епідерми, у всіх досліджуваних видів пластинки вай були гіпостоматичними, що є типовим для папоротей. Переважав полощитний тип продихового апарату, хоча траплялись також аномозитні продихи (Рис. 3).

Абаксіальна та адаксіальна поверхні різнилися за формою та характером

розміщення клітин (Рис. 3; Табл. 1). Серед досліджених видів особливо виділявся *A. septentrionale*, що мав найбільші за розмірами клітини (288,74×26,36 мкм), яким були притаманні найрівніші обриси клітинних стінок. Найменшими за розмірами виявились клітини епідерми у *A. trichomanes* з крупно- та звивистохвилястими стінками.

Загалом, можна відмітити більшу подібність будови епідерми *A. xheufleri* до *A. trichomanes*, а також *A. xalternifolium* до *A. septentrionale*.

Також нами було досліджено будову спорангіїв двох гібридогенних видів *A. xheufleri* та *A. xalternifolium*. Як видно на Рис. 4 С, спорангії *A. xalternifolium* цілком сформовані, мають добре виражене кільце. Всередині також помітні сформовані великі спори, що може свідчити про репродуктивну здатність цього гібридогенного виду. Спорангії ж *A. xheufleri* не мали сформованого кільця, були сплюснені з латеральних боків, а у середині них помітні лише поодинокі спори, про що свідчать результати як світлової (Рис. 4 А), так і електронної скануючої мікроскопії (Рис. 4 В). Отже, будова спорангіїв хоча й має систематичне значення лише для ідентифікації таксонів вище видового рангу, однак може свідчити про репродуктивну здатність виду.

Будова спор нами була досліджена за допомогою світлової та електронної мікроскопії. У більшості літературних джерел, що стосуються палінології папоротеподібних (Гричук та Моносзон 1971 та ін.) наводяться дані, отримані саме з використанням світлової мікроскопії. Однак, для розв'язання систематичних суперечностей щодо видів роду *Asplenium* морфологія спор на рівні світлової мікроскопії сьогодні виявляється малоінформативною. За типом периспорию спори досліджуваних видів чітко відрізняються від інших папоротеподібних, що дозволяє відокремити їх на родовому

◀ Рис. 3. Будова адаксіальної (А, С, Е, Г) та абаксіальної (В, Д, Ф, Н) епідерми видів роду *Asplenium*: А, В – *A. septentrionale*; С, Д – *A. trichomanes*; Е, Ф – *A. xalternifolium*; Г, Н – *A. xheufleri*. Ціна поділки – 100 мкм.

◀ Fig. 3. Structure of adaxial (A, C, E, G) end abaxial (B, D, F, H) epiderma of some *Asplenium* species: A, B – *A. septentrionale*; C, D – *A. trichomanes*; E, F – *A. xalternifolium*; G, H – *A. xheufleri*. Bar – 100 μm.



**Табл. 1.** Характеристика будови епідерми досліджених видів роду *Asplenium*.**Table 1.** The characteristic of epidermal structure of studied species from genus *Asplenium*.

Вид	Тип епідерми	Проекція клітин	Форма клітинних стінок	Довжина, мкм	Ширина, мкм
<i>A. xalternifolium</i>	Ad	Прямокутна	Дрібнохвилясті, крупнохвилясті	97,44±3,68	32,08±1,49
	Ab	Прямокутна, квадратна	Крупнохвилясті	90,44±3,95	31,11±1,37
<i>A. xheufleri</i>	Ad	Прямокутна, квадратна, розпластана	Дрібнохвилясті, крупнохвилясті	86,96±4,32	40,02±1,75
	Ab	Прямокутна, квадратна	Крупнохвилясті	97,01±3,85	36,24±1,52
<i>A. septentrionale</i>	Ad	Прямокутна	Прямолінійні	288,74±13,86	26,36±1,17
	Ab	Прямокутна, витягнута	Прямолінійні, крупнохвилясті, звивисті, звивистохвилясті	129,78±5,99	30,73±1,36
<i>A. trichomanes</i>	Ad	Прямокутна, квадратна, розпластана	Крупнохвилясті, звивистохвилясті	74,84±3,37	38,86±1,49
	Ab	Розпластана, витягнута, прямокутна	Крупнохвилясті, звивистохвилясті	89,06±3,89	45,56±1,96

рівні у випадку змішаного матеріалу, однак є досить подібними між собою (VIANE 1992). Мікроморфологія спор *A. xalternifolium* та *A. xheufleri* була досліджена нами вперше.

Спори *A. septentrionale* однопроменевої, бобоподібні; в обрисах з полюса еліптичні, з екватора плоско-випуклі; великий екваторіальний діаметр становить 55,47±2,94 мкм, малий екваторіальний діаметр – 40,42±2,19 мкм (Рис. 5 С). Периспорій в основі з колумелами, іноді сповзаючий; 5,96±0,36 мкм. Скульптура периспорію складчаста, складки широкі і сплюснені, утворюють незамкнені комірки, з дрібними шипиками, між складками наявні дрібні шипики.

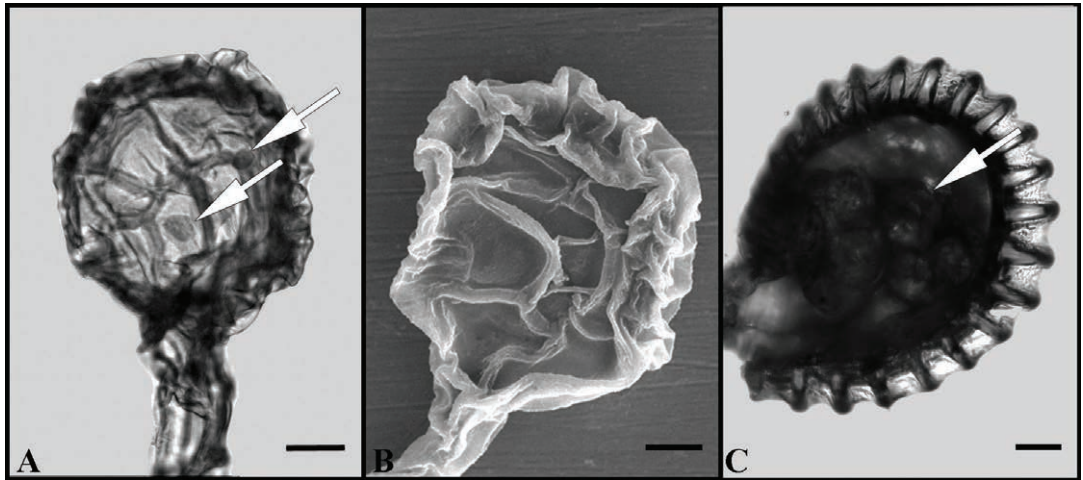
Спори *A. trichomanes* однопроменевої, широкобобоподібні; в обрисах з полюса широко еліптичні, з екватора плоско-випуклі; великий екваторіальний діаметр становить 45,45±2,13 мкм, малий – 33,59±1,88 мкм (Рис. 5 D). Периспорій 6,1±0,48 мкм. Скульптура периспорію

складчасто-комірчаста, складки широкі, утворюють великі замкнені комірки, складки з розставленими загостреними шипиками, у комірках між складками наявні чисельні дрібні складки та поодинокі шипики.

Нечисленні спори *A. xalternifolium*, що нам вдалось дослідити методом електронної скануючої мікроскопії (Рис. 5 А), однопроменевої, бобоподібні; в обрисах з полюса еліптичні, з екватора плоско-випуклі; великий екваторіальний діаметр становив 56,71±2,94 мкм, малий – 38,55±2,19 мкм. Скульптура периспорію складчаста, складки сплюснені, на ребрах загострені, утворюють незамкнені нечисленні комірки, практично без шипиків всередині комірок.

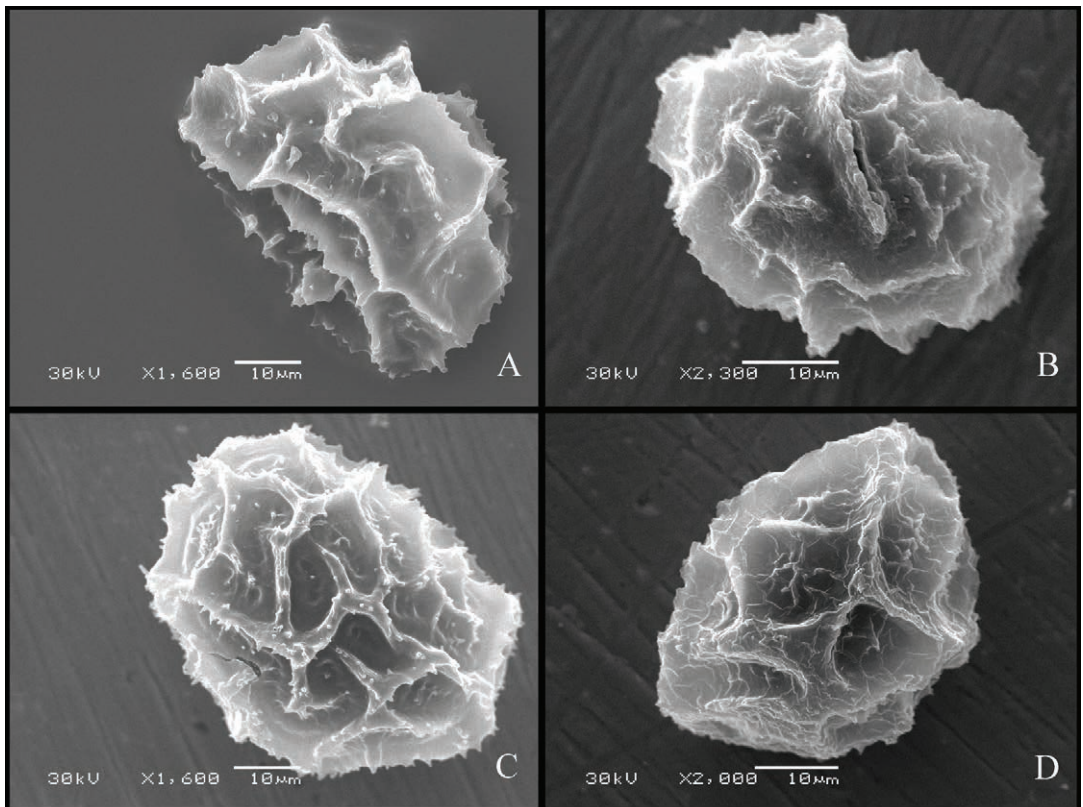
Серед великої кількості абортивних спорангіїв, що були присутні у дослідженому матеріалі виду *A. xheufleri*, нам вдалось виявити невелику кількість однопроменевих бобоподібних спор, що мали невеликі розміри (Рис. 5 В). Їхній великий екваторіальний діаметр становив 43,68±2,94 мкм, а малий





**Рис. 4.** Будова спорангіїв видів роду *Asplenium*: **A, B** – *A. xheufleri*; **C** – *A. xalternifolium*; **стрілками** позначені спори всередині спорангіїв. Ціна поділки – 20 мкм.

**Fig. 4.** Sporangium structure of some *Asplenium* species: **A, B** – *A. xheufleri*; **C** – *A. xalternifolium*; **arrows** indicate spores. Bar – 20  $\mu\text{m}$ .



**Рис. 5.** Мікрофотографії спор видів роду *Asplenium*: **A** – *A. xalternifolium*; **B** – *A. xheufleri*; **C** – *A. septentrionale*; **D** – *A. trichomanes*. Ціна поділки – 10 мкм.

**Fig. 5.** Scanning electron microphotographs of *Asplenium* spores: **A** – *A. xalternifolium*; **B** – *A. xheufleri*; **C** – *A. septentrionale*; **D** – *A. trichomanes*. Bar – 10  $\mu\text{m}$ .

– 30,96±2,19 мкм. Скульптура периспорию складчаста, складки сплюснені, на ребрах загострені та виїмчасті, утворюють незамкнені комірки, з дрібними шипиками між складками.

Як підсумок, відмічаємо, що при порівнянні морфологічних ознак *A. septentrionale*, *A. trichomanes* та їхніх гібридів природної флори України найбільші відмінності помічено у морфології вай, проте також спостерігались деякі відмінності у будові епідерми та спор. Також помічено подібність будови досліджених морфологічних структур *A. xheufleri* до *A. trichomanes*, а також *A. xalternifolium* до *A. septentrionale*, що підтверджує припущення щодо походження гібридогенних видів *A. xheufleri* та *A. xalternifolium* згідно протологів. Виявлені особливості будови спорангіїв *A. xalternifolium* свідчать про здатність цього виду до розмноження спорами тоді як у *A. xheufleri* ця здатність, швидше за все, відсутня.

### Висновки

Вважаємо своїм приємним обов'язком висловити подяку працівникам центру колективного користування електронними мікроскопами (ЦККЕМ) Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, а саме науковому співробітнику В.І. Сапсаю, а також флористові-любителю С.О. Свірину (м. Севастополь).

### Використані джерела

- БАРБАРИЧ А.И., ДОБРЧАЕВА Д.Н., ДУБОВИК О.Н. и др. 1986.** Хорология флоры Украины. Научная думка, Киев.
- БЕЗСМЕРТНА О.О., ПЕРЕГРИМ М.М., ВАШЕКА О.В. 2012.** Рід *Asplenium* L. (Aspleniaceae) у природній флорі України. *Укр. ботан. журн.* **69** (4): 544–558.
- ВАШЕКА О.В., БЕЗСМЕРТНА О.О. 2012.** Атлас папоротей флори України. Видавництво Паливода А.В., Київ.
- ВЕКІРЧИК К.М. 1984.** Фізіологія рослин. Практикум. Вища школа, Київ.
- ГОЛУБЕВ В.Н. 1996.** Биологическая флора Крыма. Изд-во ГНБС, Ялта.
- ГРИНЬ Ф.О., КУЗНЕЦОВА Г.О. 1954.** Зростання аспленія Гейфлера (*Asplenium heufleri* Reichardt) на Кам'яних могилах у Сталінській області. *Ботан. журн. АН УРСР.* **11** (2): 109–112.
- ГРИЧУК В.П., МОНОСЗОН М.Х. 1971.** Определитель однолучевых спор папоротников из семейства Polypodiaceae R. Br., произрастающих на территории СССР. Наука, Москва.
- ДАДУХ Я.П. (ред.) 2009.** Червона книга України. Рослинний світ. Глобалконсалтинг, Київ.
- ДАДУХ Я.П., ПЛЮТА П.Г., ПРОТОПОПОВА В.В., ЄРМОЛЕНКО В.М., КОРОТЧЕНКО І.А., КАРКУЦІВ Г.М., БУРДА Р.І. 2000.** Екофлора України. Т. І. Фітосоціоцетр, Київ.
- ДОБРЧАЕВА Д.Н., КОТОВ М.И., ПРОКУДИН Ю.Н. и др. 1987.** Определитель высших растений Украины. Научная думка, Киев.
- ЗАХАРЕВИЧ С.Ф. 1954.** К методике описания эпидермиса листа. *Вестн. Ленинград. ун-та* **46**: 65–75.
- КОМАРОВ В.Л. (ред.) 1934.** Флора СССР. Т. 1. Изд-во АН СССР, Ленинград.
- ЛАКИН Г.Ф. 1990.** Биометрия. Высшая школа, Москва.
- МОЛОТКОВСКИЙ Г.Х. 1935.** Изучения состояния устьиц методом целлюлозных отпечатков. *ДАН СССР* **3** (8): 9–13.
- МОСЯКІН С.А., ТИЩЕНКО О.В. 2010.** Прагматична філогенетична класифікація спорових судинних рослин флори України. *Укр. ботан. журн.* **67** (6): 802–817.
- ОСТАПКО В.М. 2001.** Раритетный флорофонд юго-востока Украины (хорология). ООО «Лебедь», Донецк.
- САЗОНОВ А.В. 1997.** Папоротникообразные флоры Крыма. *Структура флоры и растительности Крыма. Сб. науч. тр.-ов.* **117**: 44–52.
- ФЕДЧЕНКО Б.А., ФЛЕРОВ А.Ф. 1910.** Флора Европейской России: Иллюстрированный определитель дикорастущих растений Европейской России и Крыма. Изд. А.Ф. Девриена, Санкт-Петербург.
- ФЕДОРОВ А.А., КИРПИЧНИКОВ М.Э., АРТЮШЕНКО З.Т. 1956.** Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. Изд-во Академии наук СССР, Москва – Ленинград.
- ФЕДОРОВ А.А. (ред.) 1974.** Флора Европейской части СССР. Том 1. Плаунообразные, Хвощеобразные, Папоротникообразные, Голосеменные, Покрытосеменные (Злаки). Наука, Ленин. отд-ние, Ленинград.
- ФОМІН О.В. 1938.** Флора УРСР. Т. I. Вид-во АН УРСР, Київ.
- ФОДОР С.С. 1974.** Флора Закарпаття. Вища школа, Львів.

- ШМАЛЬГАУЗЕН И.Ф. 1897.** Флора средней и Южной России, Крыма и Сьерверного Кавказа. Руководство для определения семяных и высших споровых растений. Тип. т-ва печ. дела и торг. И.Н. Кушнерев и Ко в Москве, Киевск. отд-ние, Киев.
- JACQUIN N.J. 1781.** Miscellanea austriaca at botanicam, chemiam, et historiam naturalem spectantia, cum figuris. Vol. II: 51–53. Officina Krausiana, Vindobonae.
- КНАПП J.A. 1872.** Die bisher bekannten Pflanzen Galiziens der Bukowina. Wilhelm Braumüller k.k. Hof- und Universitätsbuchhändler, Wien.
- MOSYAKIN S.L., FEDORONCHUK M.M. 1999.** Vascular plants of Ukraine. A nomenclature checklist. M.G. Kholodny Institute of Botany, Kiev.
- REICHARDT H.W. 1859.** *Asplenium Heufleri* eine hybride zwischen *Asplenium germanicum* Weiss. und *A. trichomanes* L. *Verhandlungen der zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien* 9: 95.
- VIANE R.L.L. 1992.** A multivariate morphological-anatomical analysis of the perispore in Aspleniaceae. PhD thesis, Ghent Univ.

**THE PECULIARITIES OF MORPHOLOGICAL STRUCTURE OF *ASPENIUM SEPTENTRIONALE* (L.)  
HOFFM., *A. TRICHOMANES* L. AND THEIR HYBRIDS IN THE NATURAL FLORA OF UKRAINE**

OLESYA O. BEZSMERTNA<sup>1</sup>, OLENA V. VASHEKA<sup>2</sup>, JULIA R. KLISHCH<sup>2</sup>

**Abstract.** The morphologic peculiarities of *Asplenium septentrionale* (L.) Hoffm., *A. trichomanes* L., *A. ×alternifolium* Wulfen ex Jacq., and *A. ×heufleri* Reichardt species were observed. The comparative analyze of studied morphologic peculiarities of these species in the link with their systematics was conducted.

**Key words:** *Asplenium*, ferns, hybrid species, native flora of Ukraine, SEM, morphology

<sup>1</sup> Research Laboratory "Botanical Garden" of the Educational-scientific Centre "Institute of Biology", Taras Shevchenko National University of Kyiv; Symona Petliyry str. 1, 01032 Kyiv, Ukraine; olesya.bezsmertna@gmail.com

<sup>2</sup> Botany Department, Educational-scientific Centre "Institute of Biology", Taras Shevchenko National University of Kyiv







УДК 581.4:581.8

## АНАТОМІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ФОРМУВАННЯ ЗАЧАТКІВ БІЧНИХ КОРЕНІВ У *BUTOMUS UMBELLATUS* L.

ІВАН В. ЖУПАНОВ

**Анотація.** Дослідження показали, що зачатки бічних коренів (ЗБК) *Butomus umbellatus* формуються з клітин перициклу. Процес ініціації ЗБК відбувається в апікальній меристемі. Першою помітною подією є збільшення розмірів групи ініціальних клітин перициклу. Ріст ЗБК має двофазний характер. На першій фазі відбуваються активні клітинні ділення і формування майбутніх тканин БК. На другій фазі ріст ЗБК значно сповільнюється. Вихід ЗБК на поверхню спостерігався на відстані 6-8 см від верхівки кореня.

**Ключові слова:** *Butomus umbellatus*, адвентивні корені, зачатки бічних коренів (ЗБК), перицикла

Інститут ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України, вул. Терещківська, 2, Київ, 01601, Україна; izhupanov@yandex.ua

### Вступ

Як відомо, в переважній більшості рослин зачатки бічних коренів (ЗБК) утворюються у зоні диференціювання, або зрілій частині батьківського кореня, шляхом поділу клітин перициклу. Однак відомо, що у деяких видів рослин, наприклад у видів родин Cuscutraceae та Polygonaceae (Гуляев 1964; ДУБРОВСКИЙ 1986; ДЕМСЧЕНКО & ДЕМСЧЕНКО 2001), формування ЗБК відбувається в апікальній меристемі зародкового кореня, або в апікальній меристемі адвентивних коренів у деяких повітряно-водних рослин (O'DELL & FOARD 1969; MALLORY *et al.* 1970; SEAGO 1973; CLOWES 1985).

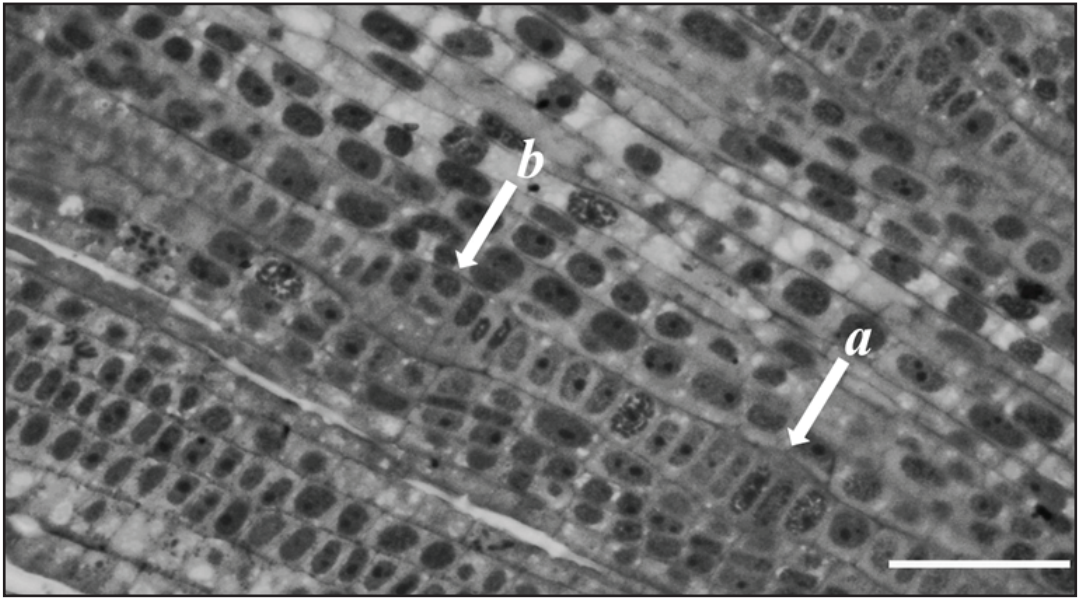
Ініціацію зачатків бічних коренів у зоні диференціювання головного кореня та їх подальший ріст детально вивчено на прикладі *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh., *Allium cepa* L., *Raphanus sativus* L., які є модельними об'єктами під час дослідження формування кореневої системи (LASKOWSKI *et al.* 1995; LLORET & CASERO 2002; DE SMET 2012). Однак послідовність первинних подій при формуванні ЗБК у меристемі адвентивних коренів повітряно-водних рослин залишається невідомою. Тому метою нашої

роботи було дослідити особливості ініціації та росту ЗБК у *Butomus umbellatus* L.

### Матеріали і методи досліджень

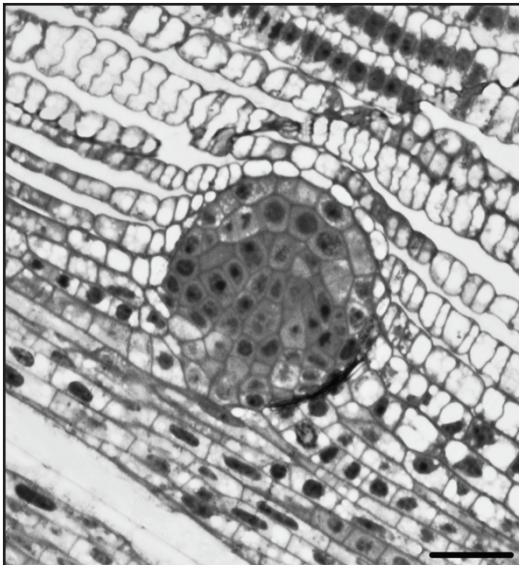
Об'єктом досліджень було обрано адвентивні корені повітряно-водної рослини *B. umbellatus*, що росла у природних умовах на р. Псел у районі смт Велика Багачка Полтавської обл. Матеріал збирали протягом вегетаційного періоду 2011-2013 рр. Відрізки адвентивних коренів фіксували у розчині 2,5% глютарового альдегіду на 0,1 М кокодилатного буфері (pH 7,2) при температурі +4°C. Потім зразки промивали декілька разів 0,1 М розчином того ж буферу (pH 7,2) для видалення надлишку фіксатора. Постфіксацію зразків здійснювали 1% розчином OsO<sub>4</sub> протягом 4 год. при температурі +4°C. Зразки промивали дистильованою водою, зневоднювали у серії спиртів зростаючої концентрації, та ацетоні, після чого заливали сумішшю епон-аралдит.

Для дослідження анатомічної будови виготовляли повздовжні зрізи завтовшки 1,0 мкм на ультрамікротомі MT-XL (RMC Instrument, США). Зрізи фарбували 1% розчином толуїдинового синього у суміші з



**Рис. 1.** Ініціація ЗБК в адвентивних коренях *Butomus umbellatus*: **a** – збільшені клітини зовнішнього шару плероми; **b** – переκлінальний поділ клітин плероми. Масштаб – 50 мкм.

**Fig. 1.** Initiation of lateral root primordia (LRP) in *Butomus umbellatus* adventitious roots: **a** – increased cells in the periderm outermost layer; **b** – periclinal division of periderm cells. Bar – 50  $\mu$ m.



**Рис. 2.** Повздовжний зріз молодого ЗБК *Butomus umbellatus* на відстані 1,5 мм від верхівки кореня. Масштаб – 25 мкм.

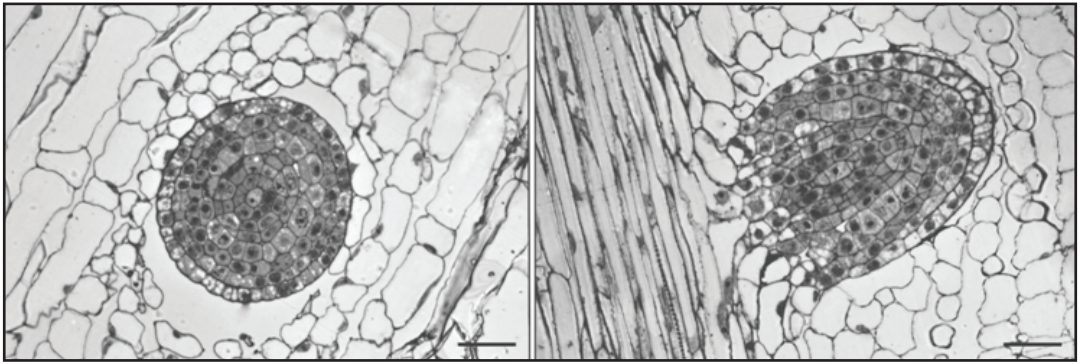
**Fig. 2.** Longitudinal section through the young LRP of *Butomus umbellatus* at the distance of 1,5 mm from root apex. Bar – 25  $\mu$ m.

1% розчином бури ( $\text{Na}_2\text{B}_4\text{O}_7$ ), та досліджували у світлооптичному мікроскопі Axioscope (Carl Zeiss, Німеччина). Для вимірювання розмірів клітин використовували окуляр-мікрометр МОВ-1-15. Статистичну обробку даних здійснювали Statistica 7.0. Цифрові зображення зразків отримували за допомогою цифрової фотокамери Nikon D3100.

### Результати та їх обговорення

Анатомічна будова адвентивних коренів *B. umbellatus* є типовою для однодольних рослин. Клітини епідермісу не утворюють корневих волосків. Кора складається з 12-14 шарів клітин. Під корою розташований центральний циліндр, зовнішній шар якого представлений одношаровим перициклом.

Ініціація утворення ЗБК в меристемі *B. umbellatus* відбувається у клітинах зовнішнього шару плероми (майбутнього перициклу). На відстані 0,35-0,40 мм від верхівки кореня, де на зрізах помітно 6-7 клітин, які збільшуються у розмірах і стають у 1,5-2 рази ширші за оточуючі клітини



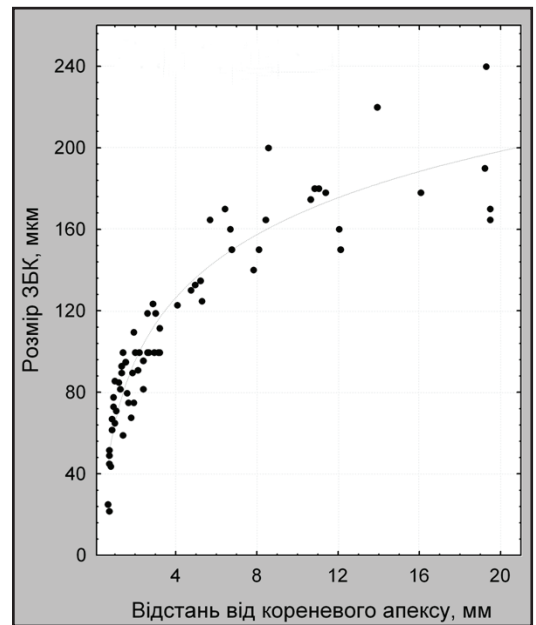
**Рис. 3.** Поперечний та поздовжній зрізи зрілих ЗБК *Butomus umbellatus* на відстані 4-8 мм від верхівки кореня. Масштаб – 50 мкм.

**Fig. 3.** Transversal and longitudinal sections of mature LRP of *Butomus umbellatus* at the distance of 4-8 mm from root apex. Bar – 50  $\mu$ m.

(Рис. 1). Першими периклінально діляться ініціальні клітини, які розташовані в середині групи, на відстані 0,4 мм від верхівки кореня. Ця подія вказує на початок утворення ЗБК у меристемі. Незабаром, всі клітини ініціальної групи діляться периклінально, що призводить до утворення двошарової структури ЗБК. Клітини ЗБК продовжують інтенсивно ділитися у той час, як клітини меристеми закінчують поділ та починають рости розтягом.

ЗБК закладаються строго акропетально. В кінці меристеми та у дистальній частині зони розтягу вони набувають округлої або злегка витягнутої форми. На відстані 1-2 мм від верхівки кореня розмір ЗБК різко збільшується у 2,5-3 рази, за рахунок інтенсивного поділу клітин (Рис. 2).

На відстані 4 мм від верхівки кореня, в центральній зоні розтягу, ЗБК складаються з 8 шарів клітин. На поперечних зрізах зачатки мають чітку, диференційовану структуру, що свідчить про закінчення закладання гістогенів. Зовнішній шар клітин ЗБК – протодерма представлена невеликими, щільно розташованими ізодіаметричними клітинами. Під протодермою розташована перифлема (майбутня кора), 3-4 шари якої складаються з відносно крупних, округлих або овальних клітин. Найглибша гістологічна зона ЗБК – плерома (майбутній центральний циліндр), утворена 3-4 шарами щільно розташованих



**Рис. 4.** Розмір ЗБК *Butomus umbellatus* на різній відстані від апексу кореня.

**Fig. 4.** *Butomus umbellatus* LRP size at the different distance from a root apex.

клітин овальної форми. У клітинах різних шарів спостерігаються мітози. Збільшення об'єму вакуолей клітин основи ЗБК свідчить про початок їх диференціювання у спеціалізовані тканини майбутнього кореня. Проходження ЗБК через кору батьківського кореня *B. umbellatus* викликає деформацію



клітинних рядів та частковий лізис оточуючих клітин кори, при цьому спостерігається формування невеликих порожнин навколо ЗБК (Рис. 3).

Для аналізу динаміки росту ЗБК ми виміряли розмір окремих зачатків на різній відстані від верхівки. Проаналізувавши розподіл зачатків за розмірами вздовж кореня, ми встановили, що їх ріст має двофазний характер. На відстані до 4 мм (перший етап) відбувається швидкий ріст ЗБК за рахунок активних клітинних поділів, а також формується структура (закладаються гістогени) майбутнього БК. На відстані більше 4 мм від верхівки кореня (другий етап) ріст ЗБК значно сповільнюється (Рис. 4). Вихід БК на поверхню спостерігається на відстані 6-8 см від верхівки батьківського кореня.

### Висновки

Припускається, що утворення ЗБК в апікальній меристемі адвентивних коренів повітряно-водних рослин може бути пов'язане з особливостями існування цієї групи рослин. Безумовно, що ріст коренів у водному середовищі потребує ряду суттєвих адаптивних структурно-функціональних перетворень, що обумовлені насамперед дією фактора гіпоксії/аноксії. Таким чином, ріст ЗБК у цієї екологічної групи рослин може обмежуватися прямо чи опосередковано через ендогенні сигнали (гормональні чи трофічні) гіпоксією і корелювати з утворенням повітряних порожнин у корені, тобто аеренхіми.

### Використані джерела

- ГУЛЯЕВ В.А. 1964. Заложение и формирование боковых корешков у некоторых растений семейства тыквенных. *Ботан. журн.* **49**: 1482–1485.
- ДУБРОВСКИЙ И.Г. 1986. Происхождение тканей зародышевого бокового корня огурца, межтканевые взаимодействия и позиционный контроль в его развитии. *Онтогенез* **17**: 176–189.
- CLOWES F.A.L. 1985. Origin of epidermis and development of root primordia in *Pistia*, *Hydrocharis* and *Eichhornia*. *Ann. Bot.* **55**: 849–857.
- DE SMET I. 2012. Lateral root initiation: one step at a time. *New Phytol.* **193**: 867–873.
- ДЕМЧЕНКО К.Н., ДЕМЧЕНКО Н.Р. 2001. Changes of root structure in connection with the development of lateral root primordia in wheat and pumpkins. Recent advances of plant root structure and function. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- LASKOWSKI M.J., WILLIAMS M.E., NUSBAUM H.C., SUSSEX I.M. 1995. Formation of lateral root meristems is a two-stage process. *Development* **121**: 3303–3310.
- LLORET P.G., CASERO P.J. 2002. Lateral root initiation. In: WASEL Y., ESHEL A., KAFKAFI U. (eds), *Plant roots – the hidden half*: 127–155. Marcel Dekker, New York.
- MALLORY T.E., CHIANG S.H., CUTTER E.G., GIFFORD E.M. JR. 1970. Sequence and pattern of lateral root formation in five selected species. *Am. J. Bot.* **57**: 800–809.
- SEAGO J.L. 1973. Developmental anatomy in roots of *Ipomoea purpurea*. II. Initiation and development of secondary roots. *Am. J. Bot.* **60**: 607–618.
- O'DELL D.H., FOARD D.E. 1969. Presence of lateral root primordia in the radicle of buckwheat embryos. *Bull. Tor. Bot. Club* **96**: 1–3.

### ANATOMICAL FEATURES OF LATERAL ROOT FORMATION IN *BUTOMUS UMBELLATUS* L.

I.V. ZHUPANOV

**Abstract.** The study of lateral root formation in adventitious roots in *Butomus umbellatus* showed that lateral root primordia (LRP) form from pericycle cells. The LRP initiation took place in the apical meristem. The first morphological event related to the LRP initiation is the enlargement of initial pericycle cells. The LRP growth has a biphasic pattern. At the first phase an active cell divisions and formation of future tissues of LR are observed. At the second phase the LRP growth considerably slows. Mature LRPs reach the parental root surface at the distance of 6-8 cm from its apex.

**Key words:** *Butomus umbellatus*, adventitious roots, lateral root primordia (LRP), pericycle





УДК 581.9+581.584+581.55

## ОСОБЛИВОСТІ ВІТАЛІТЕТНОЇ СТРУКТУРИ ПОПУЛЯЦІЙ *FRITILLARIA MONTANA* NORPE (LILIACEAE) НА ПІВНІЧНО-СХІДНІЙ МЕЖІ АРЕАЛУ

МАРІЯ А. КАЗЕМІРСЬКА

**Анотація.** На основі проведених досліджень встановлені особливості віталітетної структури популяцій *Fritillaria montana* в Україні, визначена структура варіабельності морфологічних ознак виду та їх пластичність, а також виявлені основні риси онтогенетичної тактики виду в умовах північно-східної межі його ареалу.

**Ключові слова:** *Fritillaria montana*, життєвість, віталітет, онтогенетична тактика виду

Чернівецький національний університет імені Юрія Федьковича, Інститут біології, хімії та біоресурсів, кафедра ботаніки та охорони природи, вул. Федьковича, 11, м. Чернівці, 58022, Україна; mariya-arabella@mail.ru

### Вступ

Приспосовування того чи іншого виду до певних умов середовища в межах свого ареалу пов'язане з його життєвістю. Життєвий стан особин, який оцінюється на основі аналізу особливостей морфології чи росту рослин, називають віталітетом. У цьому контексті віталітет є морфоструктурним вираженням життєвого стану рослини (Злобин 2009). Іншими словами, морфологічну розмірність особин, що пов'язана з комплексом їхніх біологічних властивостей, розглядають як їх життєвий стан або віталітет.

У популяційних дослідженнях аналіз віталітетного складу популяцій має особливе значення, оскільки спирається на зміни віталітету особин, які є первинними по відношенню до змін їх віку або генотипу. Окрім того, він придатний для оцінки ролі еколого-ценотичних факторів у житті популяцій, оскільки віталітет особин у разі змін еколого-ценотичного режиму змінюється в першу чергу (Царик 2009).

Знання біології, екології і, що особливо важливо, стратегії виду, лежить в основі актуального в наш час завдання збереження популяцій рідкісних видів рослин. В останні

десятиріччя, у зв'язку з втратою біотичного різноманіття й загальною деградацією довкілля, дослідження і збереження популяцій таких видів набувають особливої актуальності. Прикладом може слугувати рідкісний цибулинний вид – *Fritillaria montana* Норпе. У списку IUCN цей вид знаходиться в категорії DD (Bilz 2011), а також включений до Додатку I Бернської конвенції (Чопик 1999; Попович 2002; Вінченко 2006). В Україні *F. montana* включено до другого й третього видань Червоної книги України (Собко 1996; Чорней та ін. 2009) у статусі виду, що зникає.

*F. montana* – це південно-європейсько-балканський вид з диз'юнктивним ареалом. Загальний ареал виду охоплює Центральну та Південну Європу. На території України *F. montana* знаходиться на північно-східній межі ареалу й відома з Хмельницької, Чернівецької й Одеської областей (Собко 1996; Любінська 2000, 2006; Діденко 2006; Чорней та ін. 2009; Каземірська і Чорней 2010).

Попередньо, на підставі опрацювання літературних матеріалів, фондів Гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW), Львівського національного університету імені Івана Франка (LW), Львівського природознавчого музею НАН

України (LWS), Інституту екології Карпат НАН України (LWKS), Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича (CHER) та результатів власних польових досліджень було встановлено, що на території України *F. montana* представлена у 12 локалітетах, більшість яких зосереджена на Прут-Дністровському межиріччі (КАЗЕМІРСЬКА 2013).

### Матеріали і методи досліджень

Розрахунки проведено для дев'яти популяцій *F. montana* впродовж чотирьох років (період 2008-2012 рр.), протягом яких було отримано найбільш повні біоморфологічні характеристики особин. Матеріал збирали у популяціях, які локалізовані у різних районах Прут-Дністровського межиріччя на території Чернівецької області:

Популяція № 1 (П1) – Хотинський р-н, окол. с. Каплівка, урочище Третій ліс, кв. 39 Хотинського АПК, висота 248 м н.р.м., N 48°27'28.8" E 026°30'43.1".

Популяція № 2 (П2) – Хотинський р-н, окол. с. Крутеньки, кв. 2 Новоселицького л-во, ДП «Хотинський лісгосп», 188 м н.р.м., N 48°23'25.3" E 026°33'38.5".

Популяція № 3 (П3) – Кельменецький р-н, окол. с. Михайлівка, Кельменецьке л-во, Кельменецький АПК, 239 м н.р.м., N 48°22'11.3" E 026°36'10.3".

Популяція № 4 (П4) – Кельменецький р-н, окол. с. Подвір'ївка, урочище Бортос, лучно-степові схили, 213 м н.р.м., N 48°20'34.5" E 026°48'46.0".

Популяція № 5 (П5) – Кельменецький р-н, окол. с. Зелена, кв. 48, в. 16 Кельменецького л-во, Кельменецький АПК, 268 м н.р.м., N 48°20'53.5" E 026°45'35.8".

Популяція № 6 (П6) – Кельменецький р-н, окол. с. Ленківці, кв. 1 Кельменецького л-во, ДП «Сокирянський лісгосп», на схилі північно-східної експозиції з ухилом 20-25°, 172 м н.р.м., N 48°31'39.6" E 026°43'1.81".

Популяція № 7 (П7) – Сокирянський р-н, окол. с. Шебутинці, ландшафтний заказник місцевого значення «Шебутинський яр», Романківське л-во, ДП «Сокирянський

лісгосп», на схилі західної експозиції з ухилом 15-20°, 234 м н.р.м., N 48°32'28.5" E 027°11'12.0".

Популяція № 8 (П8) – Сокирянський р-н, окол. с. Михаїлково, кв. 26 Ломачинського л-во, ДП «Сокирянський лісгосп», на схилі північно-західної експозиції з ухилом 15-20°, на схилах до р. Дністер, 182 м н.р.м., N 48°34'34.4" E 027°16'05.7".

Популяція № 9 (П9) – Сокирянський р-н, окол. с. Розкопинці, (до м. Сокиряни), Сокирянське л-во, ДП «Сокирянський лісгосп», 216 м н.р.м., N 48°29'14.8" E 027°25'53.8".

Для оцінки життєвості популяцій використовували популяційний індекс – індекс віталітету ценопопуляцій (IVC), який розраховували за розмірним спектром особин популяції генеративного вікового стану (ИШБИРДИН И ИШМУРАТОВА 2004 а, б; ИШБИРДИН *и др.* 2005). Індекс розраховували з використанням вирівнювання методом зважених середніх:

$$IVC = \frac{\sum_{i=1}^N X_i / \bar{X}_i}{N}$$

де  $\bar{X}_i$  – середнє значення  $i$ -го показника в популяції,  $X_i$  – середнє значення  $i$ -го показника для всіх популяцій,  $N$  – число показників.

Для оцінки ступеня процвітання чи депресивності ценопопуляції А.Р. Ішбірдин (ИШБИРДИН *и др.* 2005) застосовує відношення  $I_Q = (a+b)/2c$ . У цьому випадку позитивні значення відповідають процвітаючому стану, негативні – депресивному, а ступінь відхилення від 1, що дорівнює рівноважному стану, буде відображати ступінь процвітання чи депресії.

Співвідношення  $IVC_{max} / IVC_{min}$  відображає розмірну пластичність виду (ISP) (ИШБИРДИН И ИШМУРАТОВА 2004 а, б; ИШБИРДИН *и др.* 2005).

Індекс IVC розрахований усередненням нормованих значень усіх оцінюваних ознак рослини за середніми для всієї вибірки особин

**Табл. 1.** Характеристика життєвості й віталітетного типу популяцій *Fritillaria montana* за 2008-2009 роки спостереження.

**Table 1.** The characteristics of vitality and vitality type of *Fritillaria montana* populations in 2008-2009 years of observation.

Популяція	Загальна детермінація ( $R^2m$ )			IVC	Ступінь проц. (депр.) (від 0 до 100)	Q	(IVC)
	заг.	вег.	ген.				
Зелена-2009 (П5)	0,099	0,112	0,081	1,084	100	процв.	процв.
Зелена-2010 (П5)	0,132	0,137	0,124	1,030	5,634	процв.	процв.
Зелена-2011 (П5)	0,136	0,126	0,150	1,003	6,512	процв.	рівн.
Каплівка-2009 (П1)	0,169	0,199	0,127	0,962	2,427	процв.	депр.
Каплівка-2010 (П1)	0,169	0,199	0,127	1,074	100	процв.	процв.
Каплівка-2011 (П1)	0,112	0,133	0,082	1,036	100	процв.	процв.
Каплівка-2011 (П1)	0,151	0,155	0,145	1,021	4,286	процв.	процв.
Крутеньки-2009 (П2)	0,095	0,104	0,082	1,052	12,609	процв.	процв.
Крутеньки-2010 (П2)	0,106	0,127	0,076	1,118	100	процв.	процв.
Крутеньки-2011 (П2)	0,103	0,125	0,071	1,057	100	процв.	процв.
Ленківці-2011 (П6)	0,147	0,177	0,104	0,952	1,350	процв.	депр.
Михайлівка-2009 (П3)	0,143	0,157	0,123	0,991	1,608	процв.	рівн.
Михайлівка-2010 (П3)	0,099	0,114	0,078	1,094	100	процв.	процв.
Михайлівка-2011 (П3)	0,101	0,126	0,065	1,052	12,609	процв.	процв.
Михалково-2010 (П8)	0,122	0,145	0,087	0,918	0,741	депр.	депр.
Михалково-2011 (П8)	0,080	0,098	0,053	0,980	10,667	процв.	депр.
Подвір'ївка-2009 (П4)	0,129	0,147	0,102	0,879	0,495	депр.	депр.
Подвір'ївка-2010 (П4)	0,111	0,129	0,085	0,883	0,331	депр.	депр.
Подвір'ївка-2011 (П4)	0,242	0,257	0,219	0,824	0,099	депр.	депр.
Розкопинці-2009 (П9)	0,139	0,158	0,112	1,015	12,987	процв.	рівн.
Розкопинці-2010 (П9)	0,094	0,114	0,065	1,055	12,609	процв.	процв.
Розкопинці-2011 (П9)	0,164	0,201	0,110	0,996	4,286	процв.	рівн.
Шебутинци-2010 (П7)	0,157	0,193	0,105	0,968	0,741	депр.	депр.
Шебутинци-2011 (П7)	0,116	0,128	0,099	0,921	1,148	процв.	депр.

популяцій. Ранжований за індексом ряд особин розбитий на три класи – а (високий), б (середній) та с (низький віталітет) (Ишбирдин и др. 2005). Отримані дані зведені в Табл. 1.

Для оцінки ступеня інтегрованості (взаємозалежності) розвитку структур організму використовували індекс морфологічної інтеграції (Злобин 1989). Адаже, побудова кореляційних матриць дає можливість провести інтегральну оцінку ступеня «цілісності рослинних організмів»

(іншими словами, взаємозумовленості їхніх морфологічних характеристик), при цьому стійкість кореляційних зв'язків є мірою реакції особин на стресові впливи. Для інтегральної оцінки кореляції морфологічних ознак структури особин використовували індекс морфологічної інтеграції особин (I) у вигляді відношення числа статистично достовірних зв'язків (B) у матриці до їх загальної кількості.

Проте, для оцінки середнього рівня зв'язків у кореляційній матриці доцільніше

**Табл. 2.** Показники IVC та дані погодних умов протягом 2009-2011 рр. дослідження.**Table 2.** IVC indicators and the weather conditions for 2009-2011 years of investigations.

Рік дослідження	2009			2010			2011		
Популяція	IVC	t°C	Опади	IVC	t°C	Опади	IVC	t°C	Опади
Зелена	1.13	9.1	535.9	1.01	8.7	716.3	1.01	9.1	285.4
Капівка (П1)	0.93	10.2	535.9	1.05	9.9	161.1	1.05	10.3	509.94
Капівка1 (П1)	-	-	-	-	-	-	1.02	10.3	509.94
Крутьки (П2)	1.08	10.2	535.9	1.02	9.9	161.1	1.08	10.3	509.94
Ленківці (П6)	-	-	-	-	-	-	0.97	9.1	285.4
Михалково (П8)	-	-	-	0.97	10.6	716.3	1.01	13.1	285.4
Михайлівка (П3)	1.01	9.1	535.9	1.08	8.7	161.1	1.10	9.1	509.9
Подвір'я (П4)	0.81	9.1	535.9	1.10	8.7	716.3	0.76	9.1	285.4
Розкопінці (П9)	1.03	9.8	458.8	1.01	9.1	786.5	1.00	9.4	343.8
Шебутинці (П7)	-	-	-	0.76	9.1	786.5	0.94	9.4	343.8

використовувати коефіцієнт детермінації, який розраховують як усереднений по всій матриці квадрат коефіцієнту кореляції –  $R^2$  (ИШБИРДИН И ИШМУРАТОВА 2004 а, б; РОСТОВА 1999, 2000). Зміну рівня варіювання ознаки оцінювали на градієнті (екокліні), визначеному по IVC (ИШБИРДИН и др. 2005). Координацію індексу здійснювали за популяціями впродовж року досліджень, далі порівнювали між роками.

### Результати та їх обговорення

#### Індекс віталітету ценопопуляцій (IVC)

За результатами дослідження встановлено, що для п'яти досліджених популяцій характерний депресивний віталітетний тип і, відповідно, низький рівень життєвості. Ймовірно, що такий віталітетний тип популяцій *F. montana* пояснюється еколого-ценотичними умовами існування виду, адже дослідження проведені у популяціях на межі свого природного ареалу, де умови росту *F. montana* лише наближені до оптимальних. Варіювання показника індексу між популяціями в різні роки пояснюється різними погодними умовами (зокрема, різницею у кількості опадів і температурному режимі).

Так, найбільш сприятливим для реалізації ростових процесів виявився 2008 рік з більш теплою весною й помірною кількістю опадів,

а 2011 – з прохолодною весною й великою кількістю опадів – найменш сприятливим (Табл. 2).

Залежність значення IVC від температури впродовж 2009-2011 рр. відображена на Рис. 2-3. Як бачимо, максимальне значення індексу становить 1,13 (2008 р.), мінімальне – 0,76 (2011 р.). А розподіл усередненого для всіх популяцій *F. montana* індексу за роками має позитивну асиметрію (Рис. 4).

#### Структура варіабельності морфологічних ознак та їх пластичність

Очевидно, що з погіршенням умов росту до певної міри відбувається дезінтеграція морфологічної структури рослини (індекс морфологічної інтеграції особин  $I=18,6\%$ ,  $19,0\%$ ). Тобто зменшення взаємозумовленості їхніх морфологічних характеристик, що пов'язано, вірогідно, зі збільшенням морфологічної гетерогенності особин у популяції. Проте, подальше погіршення умов приводить до зворотного процесу – збільшення морфологічної цілісності рослин, тобто спричиняє морфологічну гомогенізацію популяції. Це зумовлено, очевидно, вичленовуванням певного екотипу, більше пристосованого до змінених умов у кожному конкретному випадку. У межах екологічного оптимуму популяції мають високий рівень морфологічної інтеграції ( $I$  досягає  $51,5\%$



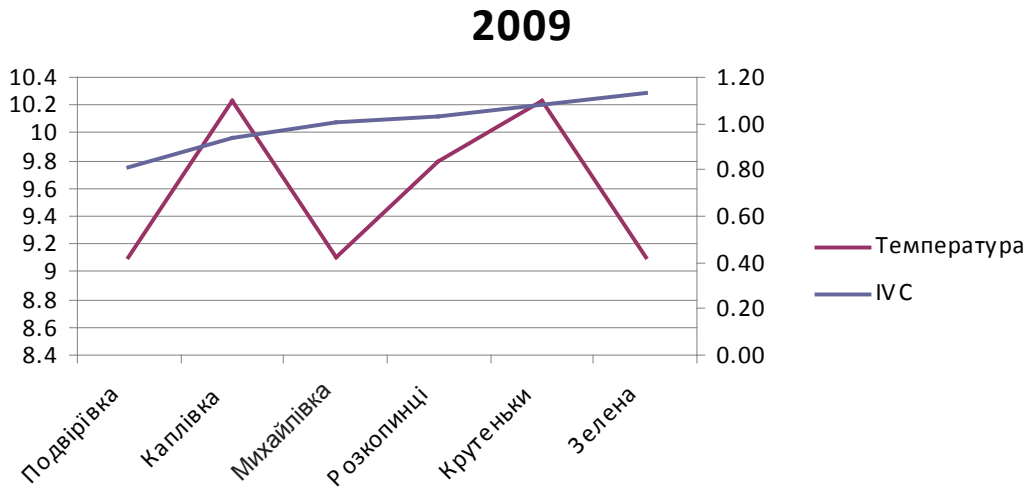


Рис. 1. Залежність IVC популяцій від температури впродовж 2009 року.

Fig. 1. The interdependence of IVC parameters of population and temperature during 2009.

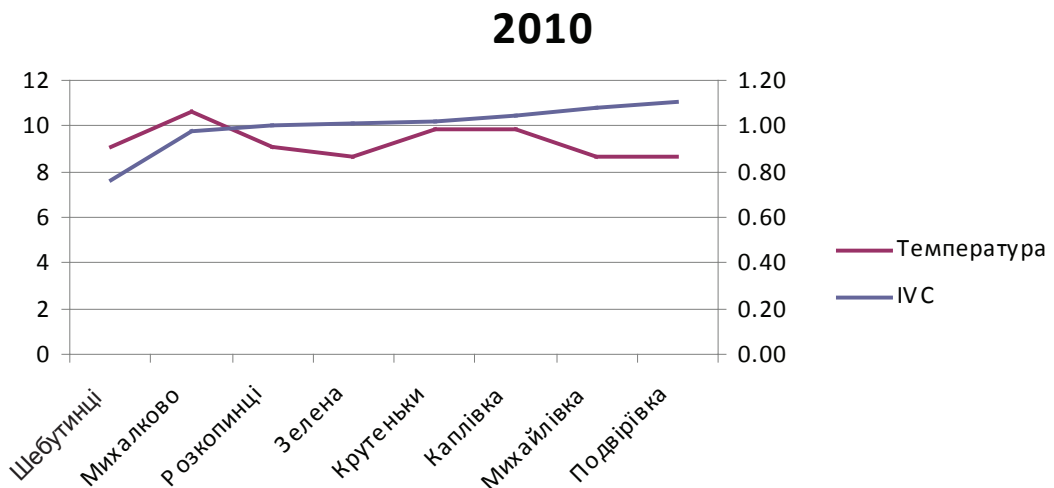


Рис. 2. Залежність IVC популяцій від температури впродовж 2010 року.

Fig. 2. The interdependence of IVC parameters of population and temperature during 2010.

і 69,7%), що пов'язано з домінуванням оптимально пристосованого екотипу, який відповідає умовам існування.

Порівняльний аналіз результатів, отриманих з використанням як коефіцієнта варіації, так і коефіцієнта детермінації, показав їх позитивне співвідношення (Рис. 5). Адаже, процедура піднесення до квадрату посилює відображення у коефіцієнті детермінації

достовірних коефіцієнтів кореляції (ИШБИРДИН И ИШМУРАТОВА 2004 а, б).

У структурі варіабельності морфологічних ознак *F. montana* можна умовно виділити три групи ознак:

- генетичні (таксономічні) індикатори, яким властиві відносно низькі показники загальної та узгодженої варіабельності (ознаки, які стосуються генеративної сфери);

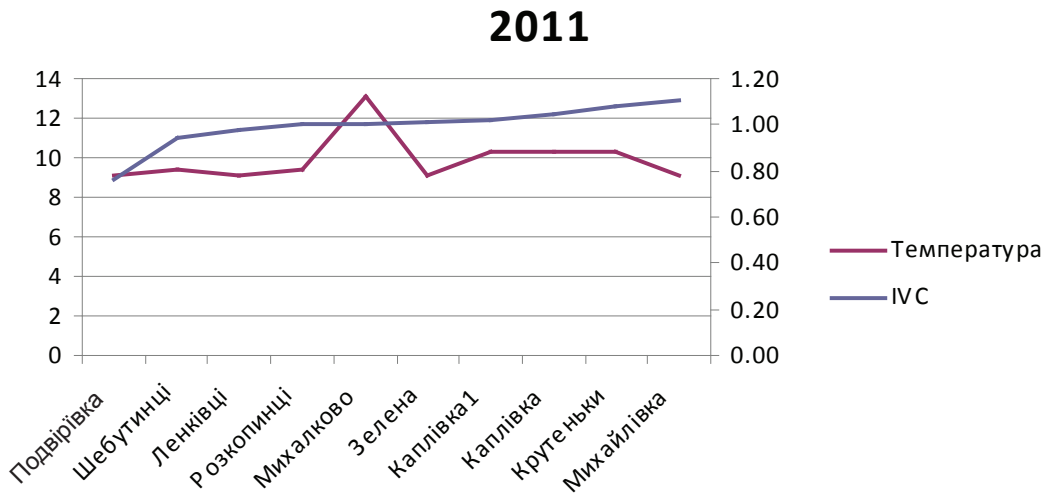


Рис. 3. Залежність IVC популяцій від температури впродовж 2011 року.

Fig. 3. The interdependence of IVC parameters of population and temperature during 2011.

#### Розподіл індексу популяцій *F. montana* за роками

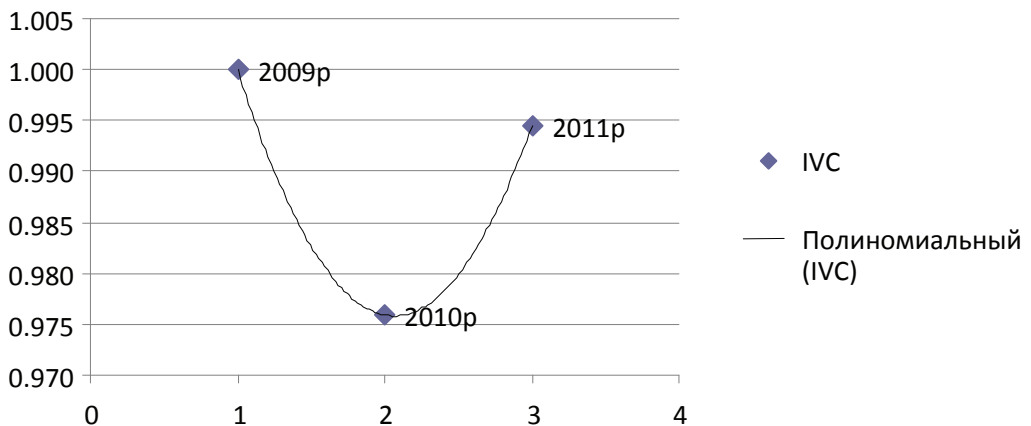


Рис. 4. Розподіл значень IVC індексу популяцій *Fritillaria montana* за роками.

Fig. 4. The distribution of IVC index values of *Fritillaria montana* populations by years.

– біологічні індикатори, яким властива низька загальна й висока узгоджена варіабельність (ознаки, які стосуються загалом вегетативної сфери й залежать від зовнішніх умов);

– еколого-біологічні системні індикатори, яким властиві високі загальна й узгоджена варіабельність (придатні для оцінки системи загалом).

Генетичним індикаторам властиві відносна автономність і мала залежність від зовнішніх умов. Біологічні індикатори визначають морфологічну структуру рослини. Еколого-біологічні системні індикатори залежать від зовнішніх умов, і, при цьому, визначають кореляційну структуру організму, призводячи до узгоджених змін всієї

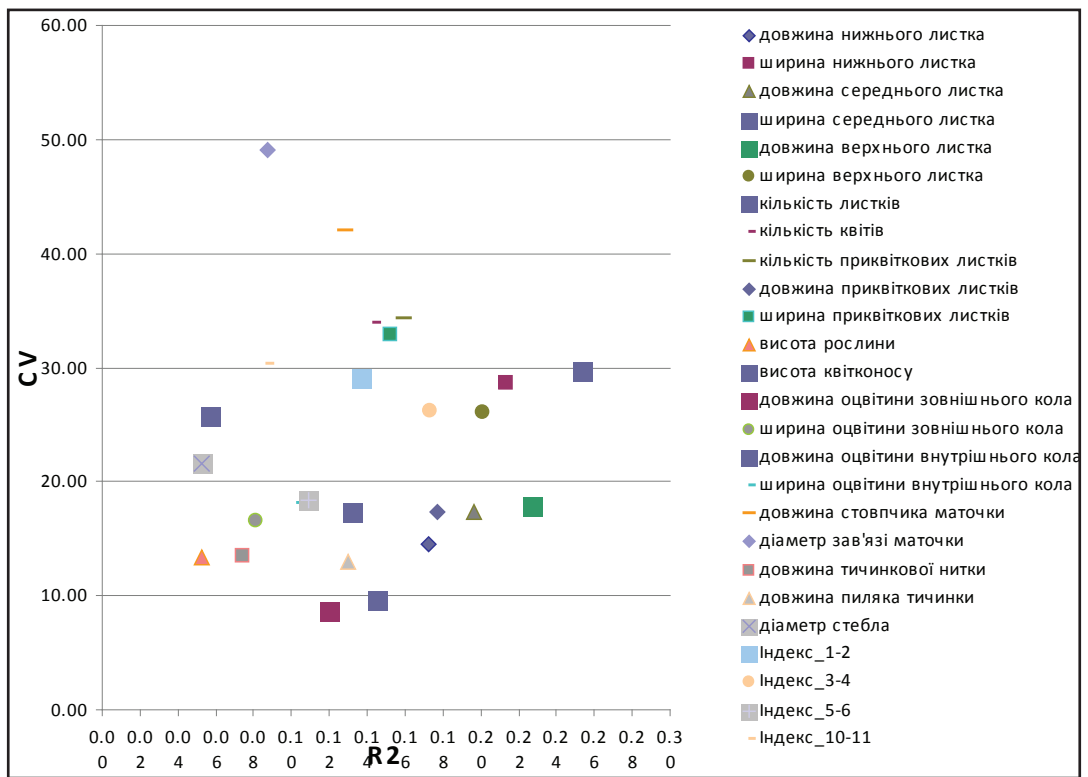


Рис. 5. Співвідношення коефіцієнта детермінації ( $R^2$ ) та коефіцієнта варіації (CV).

Fig. 5. The ratio of determination coefficient ( $R^2$ ) and variation coefficient (CV) of studied parameters.

морфологічної системи рослини (ИШБИРДИН і ИШМУРАТОВА 2004 а, б).

Таким чином, такі ознаки як діаметр стебла, висота рослини, кількість квіток і довжина оцвіттини внутрішнього кола можна розглядати як ключові в оцінці стану рослин *F. montana*.

Характер зміни морфологічних параметрів оцінюють за зміною рівня їх варіювання (в онтогенезі чи на екокліні) на підставі оцінки коефіцієнта варіації. Ю.А. Злобін (Злобін 2009) виділяє чотири можливих варіанти онтогенетичних тактик: тактика стабілізації (варіювання ознаки стабілізовано), тактика конвергенції (рівень варіювання ознаки зменшується), тактика дивергенції (рівень варіювання збільшується) і тактика невизначеної мінливості (невизначені зміни рівня варіювання параметра). До прояву онтогенетичних тактик слід зарахувати також співвідношення варіабельності й пластичності ознаки.

## Висновки

Даючи оцінку стану показників варіабельності ознак особин *F. montana*, варто відзначити, що у процесі реалізації конвергентної онтогенетичної тактики рівень варіювання параметрів зменшується, а за тактики дивергенції рівень варіювання ознаки збільшується.

Таким чином, за аналізом прояву описаних онтогенетичних тактик, можна припустити, що для виду в дослідженій частині ареалу характерний перерозподіл енергетичних зусиль на стабілізацію структури генеративної сфери за рахунок часткової дестабілізації морфологічної структури вегетативної сфери, що має прояв у більшому варіюванні її показників у досліджених популяціях. За погіршення умов існування реалізується тактика рослини, спрямована на виживання, а в умовах близьких до оптимальних – тактика, спрямована на розмноження.

## Подяки

Автор висловлює щире вдячність Айрату Римовичу Ішбірдіну за допомогу та консультації щодо вивчення віталітету особин і за адаптацію методики стосовно об'єкта досліджень.

## Використані джерела

- Вінченко Т.С. 2006.** Рослини України під охороною Бернської конвенції: 27–28. Міністерство охорони навколишнього природного середовища України, Київ.
- Діденко І.П. 2006.** Географічне поширення *Fritillaria montana* Норпе в Україні. *Матеріали XII з'їзду Українського ботанічного товариства (Одеса, 2006 р.)*: 28–29.
- Злобин Ю.А. 1989.** Принципы и методы изучения ценологических популяций растений. Изд-во КГУ, Казань.
- Злобин Ю.А. 2009.** Популяционная экология растений: современное состояние, точки роста. Университетская книга, Сумы.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. 2004.** Адаптивный морфогенез и эколого-ценологические стратегии выживания травянистых растений. *Методы популяционной биологии (сборник материалов VII Всерос. популяционного семинара, 16–21 февраля 2004 г., Сыктывкар)*. Ч. 2: 113–120.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М. 2004.** К оценке виталитета ценопопуляций *Rhodiola iremelica* Boriss. по размерному спектру. *Материалы VI Всероссийского популяционного семинара*: 80–85.
- Ишбирдин А.Р., Ишмуратова М.М., Жирнова Т.В. 2005.** Стратегии жизни ценопопуляций *Cephalanthra rubra* (L.) Rich. на территории Башкирского государственного заповедника. *Популяции в пространстве и времени (мат-лы VIII Всерос. популяционного семинара, 11–15 апреля 2005 г., Нижний Новгород)*: 85–98.
- КАЗЕМІРСКА М.А. 2013.** *Fritillaria montana* Норпе (Liliaceae Juss.) в Україні (хорологія, стан популяцій, охорона): автореф. дис... канд. біол. наук: спец. 03.00.05 "Ботаніка". Київ.
- КАЗЕМІРСКА М.А., ЧОРНЕЙ І.І. 2010.** *Fritillaria montana* Норпе (Liliaceae): географічна характеристика, поширення в Україні. *Біологічні системи* 2 (3): 63–68.
- ЛЮБІНСКА Л.Г. 2000.** *Fritillaria montana* Норпе (Liliaceae Juss.) в національному природному парку "Подільські Товтри". *Укр. ботан. журн.* 57 (3): 284–286.
- ЛЮБІНСКА Л.Г. 2006.** Рябчик гірський – *Fritillaria montana* Норпе. *Плани заходів щодо збереження популяцій видів флори та фауни, що занесені до Червоної книги України та в міжнародні Червоні переліки, в межах установ природно-заповідного фонду*: 52–53. Райдер, Харків.
- Попович С.Ю. (ред.) 2002.** Каталог раритетного біорізноманіття заповідників і національних природних парків України. Фітогенетичний фонд, мітогенетичний фонд, фітоценотичний фонд. Фітосоціоцентр, Київ.
- РОСТОВА Н.С. 1999.** Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 1. Естественные популяции *Leucanthemum vulgare* Lam. (Asteraceae). *Ботан. журн.* 84 (11): 50–66.
- РОСТОВА Н.С. 2000.** Изменчивость системы корреляций морфологических признаков. 2. Популяции видов рода *Leucanthemum* (Asteraceae) в природе и в условиях культивирования. *Ботан. журн.* 85 (1): 46–67.
- СОВКО В.Г. 1996.** Рябчик руський та рябчик гірський. У кн.: Шеляг-Сосонко Ю.Р. (ред.), Червона книга України. Рослинний світ: 289–290. Укр. Енциклопедія, Київ.
- ЦАРИК Й.В. (ред.) 2009.** Життєздатність популяцій рослин високогір'я Українських Карпат. Інститут екології Карпат НАН України, Львів.
- ЧОПІК В.І. (ред.) 1999.** Конвенція про охорону дикої флори і фауни та природних середовищ існування в Європі. Фітосоціоцентр, Київ.
- ЧОРНЕЙ І.І., КАГАЛО О.О., ЛЮБІНСКА Л.Г. 2009.** Рябчик гірський. *Fritillaria montana* Норпе. У кн.: Дідух Я.П. (ред.), Червона книга України. Рослинний світ: 139. Глобалконсалтинг, Київ.
- WILZ M. 2011.** *Fritillaria montana*. In: IUCN 2013. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2013.2. <[www.iucnredlist.org](http://www.iucnredlist.org)>. Downloaded on 25 February 2014.

## THE PECULIARITIES OF VITALITY STRUCTURE OF *FRITILLARIA MONTANA* NORPE (LILIACEAE) POPULATIONS AT THE NORTH-EASTERN LIMIT OF ITS NATURE AREA

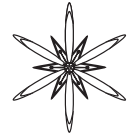
MARIA A. KAZEMIRSKA

**Abstract.** The peculiarities of vitality structure of *Fritillaria montana* populations in Ukraine have been investigated. The structure of variability of morphological characteristics and its ductility for *F. montana* populations and ontogenetic tactics of this species in the northeastern limit of its nature area have been determined.

**Key words:** *Fritillaria montana*, viability, vitality of populations, ontogenetic tactics of species

Yuriy Fedkovich Chernivtsi National University, Faculty of Biology, Chemistry and Biological resources, Department of Botany and Nature Protection, Fedkovycha str. 11, 58022 Chernivtsi, Ukraine; mariya-arabella@mail.ru





УДК 582.929.4(292.451/454)

## ПОЗДОВЖНЯ СИМЕТРІЯ ПАГОНА ТА ЇЇ ОСОБЛИВОСТІ У РОСЛИН РОДИНИ ГУБООЦВІТІ (LAMIACEAE) ФЛОРИ УКРАЇНИ

Йосип Берко

**Анотація.** Вивчено особливості поздовжньої симетрії монокарпичного пагона на прикладі зміни довжини міжвузлів його елементарних метамерів у понад 60 видів рослин напівчагарничкових і трав'яних життєвих форм родини губоцвіті. Побудовані статистично репрезентативні модельні криві зміни цього параметру метамерів пагонів для переважної більшості видів виявилися одновершинними, однак надзвичайно різноманітними за своєю формою і до того ж видоспецифічними. Дво- і багатoverшинні криві зміни довжини міжвузлів властиві обмеженому числу видів рослин і зумовлені «квантованістю» росту їхніх пагонів.

**Ключові слова:** Lamiaceae, життєві форми рослин, монокарпичний пагін, поздовжня симетрія, метамер, довжина міжвузлів метамера

Львівський національний університет ветеринарної медицини та біотехнологій імені С.З. Гжицького; вул. Пекарська, 50, м. Львів, 79010, Україна; tarasberko@gmail.com

Питання морфологічної будови пагона займають чільне місце у багатогранній проблемі з'ясування сутності природи життєвих форм рослин, особливостей їх структурної організації, закономірностей морфогенезу та виявлення можливих шляхів соматичної еволюції. Пояснюється це не тільки тим, що пагін є основною структурною і функціональною одиницею пагонової сфери рослин, але й тим, що характер його морфологічної і, зокрема метамерної, будови, будучи результатом здійснювання впродовж онтогенезу скоординованих, квантованих і локалізованих у просторі ростових та формотворчих процесів (ШАФРАНОВА 1980), багато в чому визначає тип і динаміку їх життєвої форми.

Найприкметнішою рисою метамерної будови пагона, як відомо, є його поздовжня симетрія, суть якої полягає у тому, що утворювані його апексом метамери як елементарні структури (БАРЬКИНА і ГУЛЕНКОВА 1983), або основні конструктивні модулі (БИГОН *и др.* 1989)

чи елементарні модулі (САВИНЫХ 2013) за комплексом зовнішніх і внутрішніх ознак залишаються нетотожними між собою завдяки гетерохронності органогенезу, а їхні ознаки закономірно змінюються вздовж осі пагона в акропетальному напрямку – від його основи до верхівки (ГОЕВЕЛ 1928 та TROLL 1959, цит. за СЕРЕБРЯКОВОЮ 1971; КРЕНКЕ 1940; СЕРЕБРЯКОВ 1952; САБИНІН 1963; СЕРЕБРЯКОВА 1971).

За умови графічного зображення зміни кількісних значень параметрів елементарних метамерів, наприклад, довжини міжвузлів, лінійних розмірів листків тощо, отримуються переважно одновершинні криві з симетричними або несиметричними їхніми висхідними і низхідними частинами. Рідше такі криві бувають дво- або багатoverшинними. На думку процитованих вище та інших авторів (КОНДРАТЬЄВА-МЕЛЬВИЛЬ 1980), ці криві поздовжньої симетрії пагона, або його градації (PRAТ 1935, цит. за СЕРЕБРЯКОВОЮ 1971) є виявом внутрішніх закономірностей його розвитку

в онтогенезі, які відбуваються під впливом різноманітних умов зовнішнього середовища і не зазнають суттєвих відхилень, оскільки є генетично детермінованими і специфічними для кожного виду рослин (СЕРЕБРЯКОВА 1971; МАГОМЕДМИРЗАЕВ и ГРИЦЕНКО 1986; ШУЛЬГИН *и др.* 1986; БАРАНОВА 1989; БЕРКО і КОЗИЙ 1991; САВИНЫХ 2013).

Проведені нами вперше біометричні дослідження низки важливих параметрів елементарних метамерів (елементарних модулів) монокарпічних пагонів понад 60 видів напівчагарничкових та полікарпічних і монокарпічних трав'яних рослин родини губоцвіті (*Lamiaceae*) флори України і побудовані на їх основі за розробленими нами спільно з математиком Б.І. Козієм оригінальними методиками (БЕРКО и КОЗИЙ 1987; БЕРКО і КОЗИЙ 1991; КОЗИЙ і БЕРКО 1989, 1991) статистично репрезентативні моделі цих параметрів метамерівузагальному, як це властиво пагонам більшості рослин (СЕРЕБРЯКОВА 1971), підтверджують їх послідовну зміну вздовж осі пагона у вигляді, як правило, більш-менш плавної одновершинної кривої. Проте їх одновершинність є лише найзагальнішою закономірністю поздовжньої симетрії пагона, за якою маскуються багато характерних рис зміни окремих параметрів елементарних метамерів як у межах пагона одного виду рослин, так і у межах пагонів інших видів, що належать до відповідних життєвих форм.

Із низки ознак елементарних метамерів пагона зупинимося лише на одній з них, зокрема, на довжині міжвузлів та на особливостях їх зміни вздовж його осі. Зауважимо, що з багатьох ознак метамерної будови пагона ознаці довжини міжвузлів у морфології рослин надавалося чи не найбільшої уваги. Пояснюється це як значною доступністю вивчення цієї ознаки, так і тим, що вона являється, з одного боку, наслідком низки важливих фізіологічних функцій онтогенезу пагона, зокрема, ростових (САБИНИН 1963), а з другого – виявом його морфоструктурної організації, яка істотним чином відображається на морфологічному розмаїтті типів цього органу й, у кінцевому

результаті, на життєвій формі всієї рослини (СЕРЕБРЯКОВ 1952; СЕРЕБРЯКОВА 1971; ШАФРАНОВА 1980; НУХИМОВСКИЙ 1988).

Як показали наші дослідження, пагони видів губоцвітих відрізняються значним різноманіттям властивої їм поздовжньої симетрії або градацією довжини їх міжвузлів, які не завжди узгоджуються з постульованою закономірністю, що виражається графічно у вигляді плавної одновершинної кривої. У певній частини видів губоцвітих зміна довжини міжвузлів їх пагонів відбувається з певними відхиленнями від цієї закономірності, що свідчить про дещо інший внутрішній ритм росту і розвитку рослини. У пагонів таких видів довжина міжвузлів змінюється не за одновершинною, а у вигляді дво- або багатoverшинної кривої. Оскільки одновершинні і багатoverшинні криві зміни довжини міжвузлів відображають принципово різні закономірності внутрішньої ритміки життєдіяльності монокарпічного пагона, доцільно розглядати такі криві як окремі типи, що об'єднують усі варіанти цієї ознаки, властиві пагонам рослин різних життєвих форм і таксономічних категорій. Відповідно до цього й виділяються два типи кривих: тип одновершинних кривих і тип дво-, багатoverшинних кривих, кожен з яких розглянемо поокремо.

#### **Тип одновершинних кривих**

Зміна довжини міжвузлів монокарпічних пагонів губоцвітих за типом одновершинної кривої є найбільш розповсюдженою серед рослин цієї родини, будучи відміченою приблизно в 80% її видів. Однак, не дивлячись на свою однотипність, у пагонів різних видів ці криві відрізняються своєрідністю і значним відхиленням від типової одновершинної кривої. Виражаються вони, як правило, в різному розташуванні точки максимуму кривої в межах префлоральної і флоральної зон пагона, а також у графіці її висхідної і низхідної частин. Із врахуванням цих особливостей криві даного типу за розташуванням точки максимуму в зональній метамерній структурі пагона розподіляються нами на два підтипи, а саме: *підтип А* з

максимумом кривої у префлоральній та *підтип* Б з максимумом кривої у флоральній зонах пагона.

Криві зміни довжини міжвузлів *підтиму* А у кількісному стосунку займають домінуюче становище у типі одновершинних кривих. Вони характерні для монокарпічних пагонів з безрозетковою та напіврозетковою морфоструктурою, які властиві рослинам напівчагарничкових і трав'яних життєвих форм. Прикметною особливістю цих кривих є їхня графічна неоднорідність за ознакою розташування точки максимуму у числовому зростаючому ряді міжвузлів вздовж префлоральної зони пагона. В одних видів вона може знаходитися у межах верхньої частини цієї зони (на будь-якому із порядкових номерів міжвузлів), тоді як в інших – у її нижній частині.

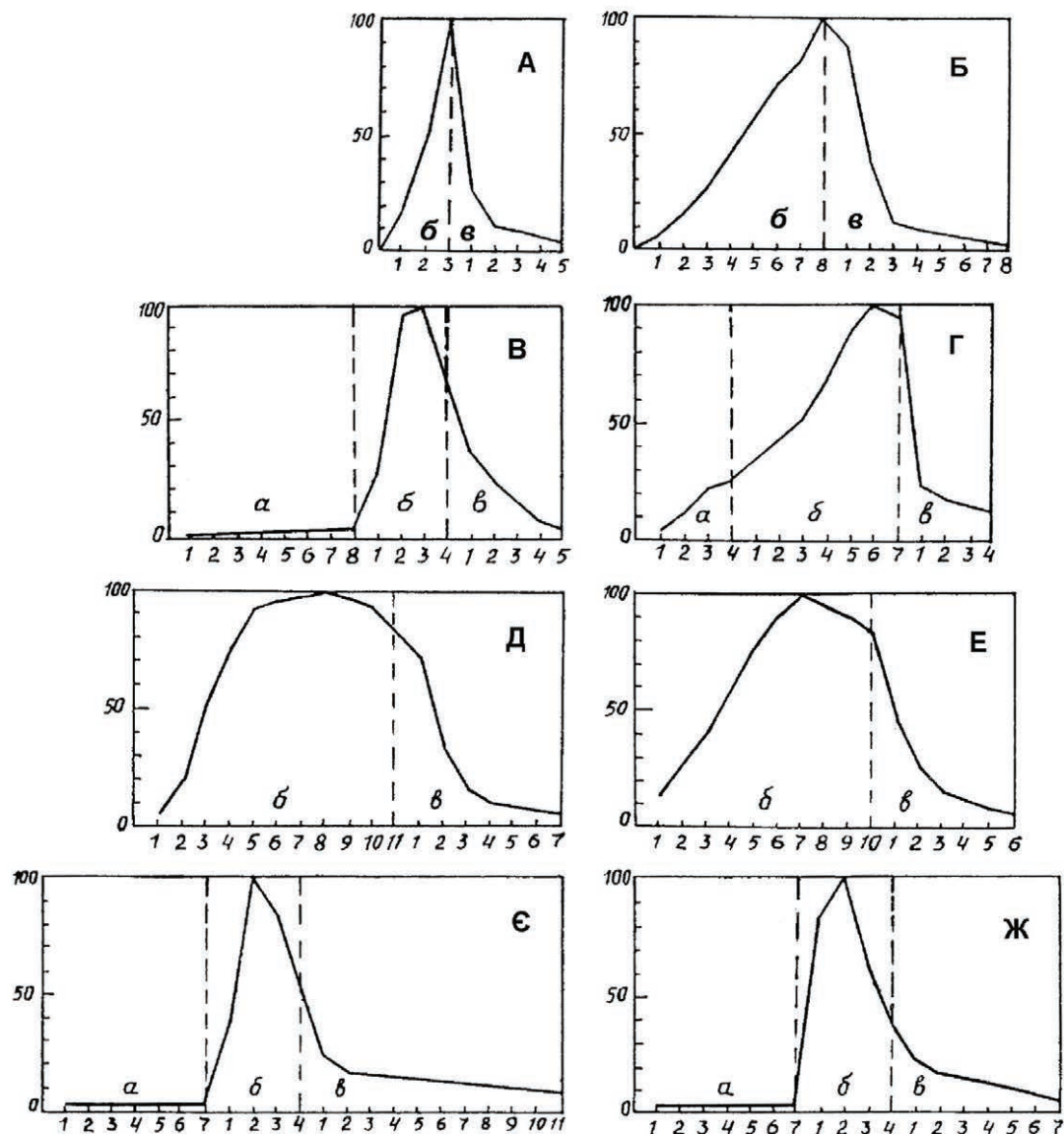
Так, наприклад, у частини напівчагарничкових видів роду *Thymus* L., які поширені в високогір'ї Українських Карпат (*Th. pulcherrimus* Schur, *Th. alpestris* (Celak.) Tausch ex A. Kern.), у степовій частині України (*Th. moldavicus* Klokov et Des.-Shost.) та Гірському Криму (*Th. tauricus* Klokov et Des.-Shost.), а також у столоноутворюючого трав'яного багаторічника *Galeobdolon luteum* Huds. максимум кривої припадає на верхнє (субфлоральне) міжвузля префлоральної зони пагона (Рис. 1 А, Б). На друге, рахуючи зверху, міжвузля цієї зони припадають максимуми кривих у пагонів короткореневищних симподіальних (*Melittis sarmatica* Klokov, *Prunella grandiflora* (L.) Scholler), вкорочено кореневищних моноподіальних (*Betonica officinalis* L.), коренепаросткових (*Ajuga genevensis* L.) трав'яних багаторічників, а також у генеративного однорічника *Stachys annua* (L.) L. і напівчагарничка *Thymus callieri* Borb. ex Velen. (Рис. 1 В, Г). На третьому і четвертому міжвузлях верхньої частини префлоральної зони відмічені максимуми кривих у пагонів вегетативного малорічника *Prunella vulgaris* L. і генеративного однорічника *Elsholtzia ciliata* (Thunb.) Nyl. та стрижнекореневих напівчагарничків *Teucrium pannonicum* A. Kern., *Thymus*

*pallasianus* Heinr. Braun і *Th. serpyllum* L. (Рис. 1 Д, Е). На міжвузлях нижньої частини цієї зони, головним чином, на передостанньому й останньому, знаходяться максимуми кривих довжин міжвузлів пагонів напіврозеткових (*Salvia pratensis* L., *S. austriaca* Jacq., *Phlomis tuberosa* L.) (Рис. 1 Є, Ж) і безрозеткових (*Ballota ruderalis* Sw., *Leonurus quinquelobatus* Gilib. та *Salvia verticillata* L.) багаторічників.

Загальний «графічний портрет» кривих довжин міжвузлів пагонів аналізованого підтипу загалом характеризується асиметричністю їх висхідних і низхідних частин. Зумовлена ця риса кривих як розташуванням їх точок максимуму у межах префлоральної зони, так і кількістю метамерів, що її утворюють. У пагонів з малометамерними префлоральними зонами (3-4 метамери) висхідним частинам кривих властивий різкий підйом, який переходить після точки максимуму в такий же різкий їхній спад. Такими кривими зміни довжини міжвузлів відзначаються, як зазначалося вище, пагони видів *Thymus pulcherrimus* і *Melittis sarmatica* (Рис. 1 А, В).

Інший характер кривих спостерігається у пагонів, префлоральні зони яких утворені з великої кількості (8-14) метамерів. Такі зони характерні, зокрема, пагонам видів *Thymus alternans* Klokov, *Th. pallasianus*, *Th. serpyllum*, *Teucrium pannonicum*, *Ballota ruderalis*. Криві зміни довжини міжвузлів у межах цієї зони відзначаються плавністю підйому до точки максимуму, яка в основному припадає на їх верхні порядкові номери, і такою ж плавністю спаду, зберігаючи цю тенденцію і в подальшому в межах флоральної зони (Рис. 1 Д, Е). Завдяки такій графічній «поведінці» висхідної і низхідної частин одновершинної кривої, остання за своєю формою наближається до її типового графічного зображення, тобто симетричності обох її частин.

Стосовно кривих зміни довжини міжвузлів монокарпічного пагона *підтиму* Б, то нагадаємо, що їх точки максимумів знаходяться в межах флоральної зони цього пагона. На відміну від кривих підтипу А,



**Рис. 1.** Одновершинні модельні криві зміни довжини міжвузлів вздовж осі монокарпічного пагона видів рослини родини губоцвіті (Lamiaceae) з їхнім максимумом у префлоральній зоні (підтип А). Види рослини: А – *Thymus pulcherrimus*; Б – *Th. alpestris*; В – *Melittis sarmatica*; Г – *Prunella grandiflora*; Д – *Thymus pallasianus*; Е – *Th. serpyllum*; Є – *Salvia pratensis*; Ж – *Phlomis tuberosa*. Зони пагона: а – базальна; б – префлоральна; в – флоральна; на осі абсцис – порядкові номери міжвузлів зон пагона; на осі ординат – довжина міжвузлів (в % від максимального значення; прийнятого за 100 %).

**Fig. 1.** One-vertex model plots of the change of length of internodes along the axis of monocarpic shoot with maximum in prefloral zone for Lamiaceae species (subtype A). Plant species: А – *Thymus pulcherrimus*; Б – *Th. alpestris*; В – *Melittis sarmatica*; Г – *Prunella grandiflora*; Д – *Thymus pallasianus*; Е – *Th. serpyllum*; Є – *Salvia pratensis*; Ж – *Phlomis tuberosa*. Shoot zones: а – basal; б – prefloral; в – floral; X-axis – numbers of internodes in shoot zones; Y-axis – length of the internodes (in % from its maximal value).



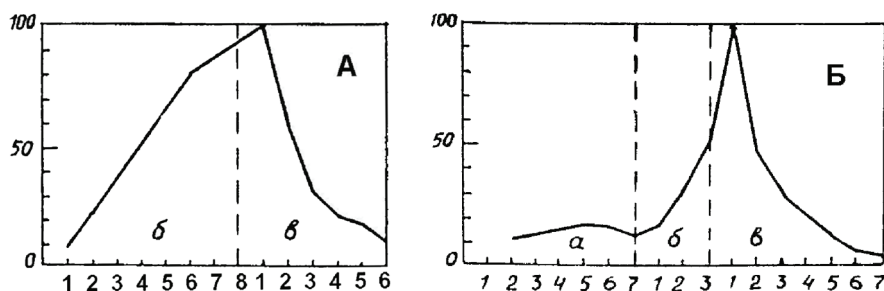


Рис. 2. Одновершинні модельні криві зміни довжини міжвузлів вздовж осі монокарпічного пагона видів рослин родини губоцвіті (Lamiaceae) з їхнім максимумом у флоральній зоні (підтип Б). Види рослин: А – *Thymus calcareus*; Б – *Lamium album*. Інші пояснення ті ж, що на Рис. 1.

Fig. 2. One-vertex model plots of the change of length of internodes along the axis of monocarpic shoot with maximum in floral zone for Lamiaceae species (subtype B). Plant species: А – *Thymus calcareus*; Б – *Lamium album*. Other explanations – see Fig. 1.

усім кривим, які належать до цього підтипу, властива повна одноманітність за ознакою розташування точки максимуму у поздовжній симетрії пагона. Незалежно від життєвої форми рослини, її систематичного положення, максимуми кривих довжин міжвузлів їхніх пагонів завжди припадають на перше міжвузля суцвіття, тобто перше міжвузля флоральної зони. До числа таких рослин належать, зокрема, види роду *Thymus* (*Th. dzevanovskyi* Klokov et Des.-Shost., *Th. calcareus* Klokov et Des.-Shost.), а також трав'яні багаторічники і однорічники роду *Lamium* L., наприклад, *L. maculatum* (L.) L., *L. album* L., *L. purpureum* L. (Рис. 2 А, Б).

Варто зауважити, що за винятком схожості за ознакою розташування точки максимуму у префлоральній чи флоральній зонах пагона, за низкою інших ознак криві цього підтипу виявляють значну графічну різноманітність, яка багато у чому визначається кількісними характеристиками будови базальних і префлоральних зон пагонів. Так, у напіврозеткових пагонів видів *Thymus* з їхніми багатометамерними префлоральними зонами висхідні частини кривих відзначаються плавним підйомом до своєї вершини, тоді як у безрозеткових пагонів видів роду *Lamium*, у яких префлоральні зони складаються лише з 1-3 метамерів, ті ж частини кривих мають спочатку короткий плавний, який

переходить на першому міжвузлі флоральної зони у різкий, підйом і такий же спад після точки максимуму, внаслідок чого загальна форма кривої стає вузькоконусоподібною.

Узагальнюючи наведені вище відомості про графічні особливості типу одновершинних кривих зміни довжини міжвузлів монокарпічних пагонів різних видів рослин і життєвих форм, бачимо, що їм властива значна різноманітність у рамках загальної закономірності, що виражається графічно у вигляді плавної одновершинної біологічної кривої. Причини цього явища стосовно видів родини губоцвіті висвітлені у літературі дуже скупо. Більш докладно вони аналізувалися на прикладі видів однодольних, зокрема родини тонконогові, або злакові (КУПЕРМАН и РЖАНОВА 1963; СЕРЕБРЯКОВА 1971). Було з'ясовано, що однією з основних причин, які зумовляють появу різних варіантів відхилень від плавної одновершинної кривої, є корелятивні відношення, що встановлюються у процесі розвитку монокарпічного пагона між етапами органогенезу суцвіття і ростом окремих міжвузлів. Суттєве значення має час закладання на апексі пагона зачатків квіток і, звичайно, ритміка розвитку всього пагона, контрольована генетичною програмою, властивою рослині того чи іншого виду. Чим раніше закладається суцвіття, тим інтенсивніше йде ріст початкових міжвузлів.

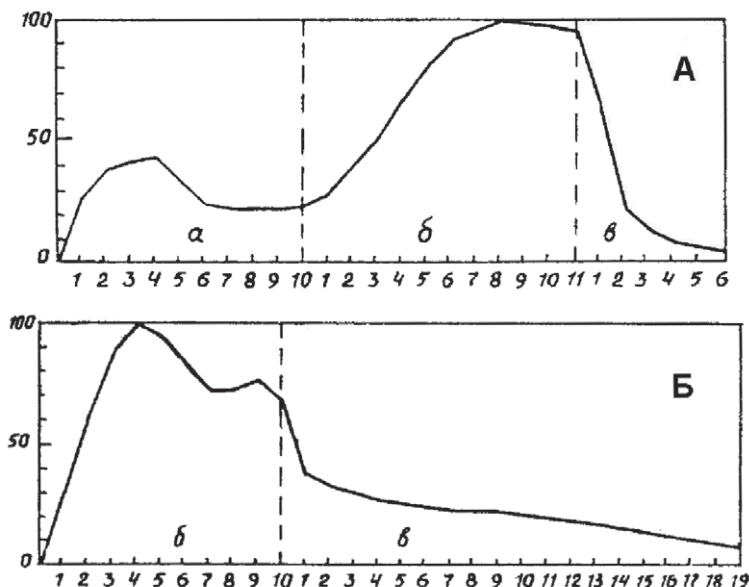


Рис. 3. Двовершинні модельні криві зміни довжини міжвузлів вздовж осі монокарпічного пагона видів рослин родини губоцвіті (Lamiaceae). Види рослин: А – *Teucrium pannonicum*; Б – *Salvia glutinosa*. Інші пояснення ті ж, що на Рис. 1.

Fig. 3. Two-vertex model plots of the change of length of internodes along the axis of monocarpic shoot for Lamiaceae species. Plant species: А – *Teucrium pannonicum*; Б – *Salvia glutinosa*. Other explanations – see Fig. 1.

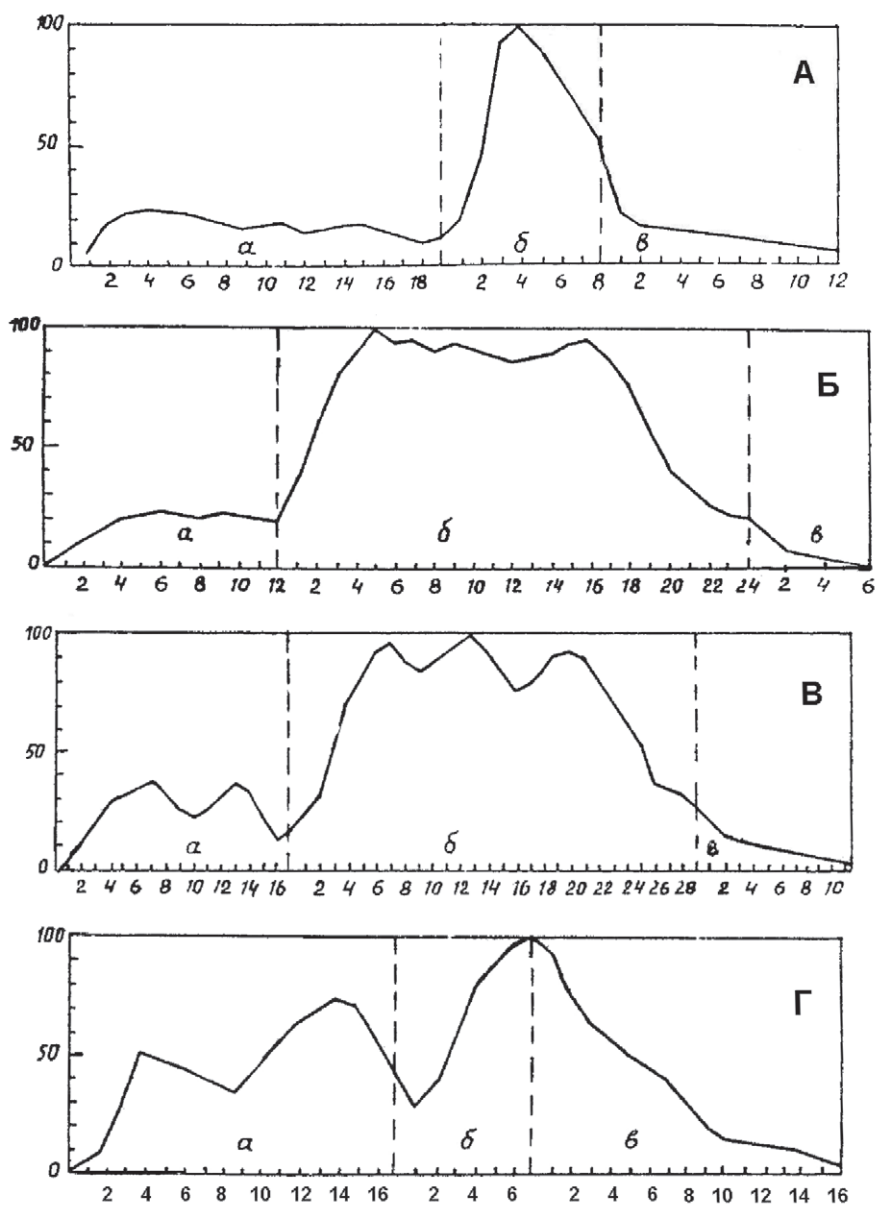
Установлені закономірності властиві, як можна думати, не тільки монокарпічним пагонам злаків. Вони цілком дотичні до пагонів видів губоцвіті, що спробуємо проілюструвати на окремих прикладах. Так, у низки видів, які належать до напіврозеткових і безрозеткових трав'яних полікарпиків, серед яких *Salvia pratensis*, *Phlomis tuberosa*, *Melittis sarmatica*, *Lamium maculatum*, *L. album*, *Ajuga reptans* L., закладання суцвіття відбувається ще у зачатковому пагоні в осінній період. Саме у цих видів, що зацвітають раною весною наступного року, крива довжин міжвузлів повністю розвиненого пагона має різкий крутий підйом висхідної частини, зумовлений більшими лінійними розмірами перших двох міжвузлів, із яких друге є найдовшим (Рис. 1 Є, Ж).

У видів, у яких закладання генеративних органів на апексі монокарпічного пагона відбувається у різні строки постембріонального періоду його розвитку, видовження наступних, детермінованих міжвузлів префлоральної зони відбувається поступово. Очевидно, саме з цим і пов'язаний

більш-менш плавний підйом висхідної частини кривої зміни довжини міжвузлів вздовж осі пагона. Звичайно, наведені приклади є лише екстраполяцією виявленої у пагонів злакових рослин закономірності кореляцій між довжиною міжвузлів пагона і етапами органогенезу його суцвіття, однак застосування їх стосовно рослин губоцвітих, як нам здається, не викликає сумніву.

#### Тип дво- і багатOVERSHINНИХ КРИВИХ

Зміна довжин міжвузлів за типом дво- або багатOVERSHINНИХ кривих серед рослин родини губоцвітих флори України має обмежене поширення і властива лише монокарпічним пагонам із своєрідною циклічністю і внутрішньою річною ритмікою росту. До таких пагонів, як правило, належать ди-, поліциклічні генеративні пагони напівчагарничків із родів *Thymus*, *Teucrium* L., *Sideritis* L., а також деяких трав'яних багаторічників, які мають у структурі свого тіла кореневищні або столовні ділянки, наприклад, як у видів *Mentha longifolia* (L.) L., *M. arvensis* L., *Stachys sylvatica* L., *Origanum vulgare* L. та інших. Явище дво- або



**Рис. 4.** Багатовершинні модельні криві зміни довжини міжвузлів вздовж осі монокарпічного пагона видів рослин родини губоцвіті (Lamiaceae). Види рослин: **А** – *Stachys sylvatica*; **Б** – *Origanum vulgare*; **В** – *Mentha longifolia*; **Г** – *Mentha arvensis*. Інші пояснення ті ж, що на Рис. 1.

**Fig. 4.** Multi-vertex model plots of the change of length of internodes along the axis of monocarpic shoot for Lamiaceae species. Plant species: **A** – *Stachys sylvatica*; **Б** – *Origanum vulgare*; **В** – *Mentha longifolia*; **Г** – *Mentha arvensis*. Other explanations – see Fig. 1.

багатовершинності кривих зміни довжин міжвузлів пагона неоднорідне за своєю природою і зумовлене різними причинами біологічного і структурного характеру.

Так, наприклад, у *Teucrium rannonicum* і *Salvia glutinosa* L. зміна довжин міжвузлів відбувається за двовершинною кривою, однак фактори, які зумовляють подібну градацію

довжин міжвузлів у пагонів цих видів суттєво різні (Рис. 3 А, Б). Якщо у першого виду, у якого монокарпічні пагони дициклічні, тобто утворені з двох послідовно зчленованих річних пагонів, зміна довжин міжвузлів кожного з яких має вигляд одновершинної кривої, у зв'язку з чим крива всього монокарпічного пагона стає двовершинною, то у другого виду з його моноциклічним типом пагона двовершинність кривої має зовсім інший каузальний підтекст і потребує зовсім іншого пояснення.

Напевно, двовершинність кривої останнього виду може розглядатися як відхилення від одновершинної кривої, оскільки наявність другої, хоч і меншої вершини, спостерігається на її низхідній частині, поблизу від флоральної зони. Аналогічне явище відмічене Т.І. СЕРЕБРЯКОВОЮ (1971) у генеративних пагонів декількох видів злаків, зокрема в *Roegneria canina* (L.) Nevski. На її думку, воно може бути пояснене можливим впливом доволі пізно закладуваного в онтогенезі пагона суцвіття, коли більшість міжвузлів у його верхівковій бруньці уже детерміновалися стосовно їх довжини. Зауважимо, що *Salvia glutinosa* належить також до пізноквітучих рослин. Перехід апекса її монокарпічного пагона від вегетативного до генеративного органогенезу відбувається в останній місяць весни. Гормональний вплив формованого в цей час суцвіття на верхні міжвузля префлоральної зони стимулює їх часткове видовження, яке графічно виражається у вигляді другої вершини на низхідній частині кривої довжин міжвузлів усього пагона.

Більш складний характер кривих градації довжин міжвузлів спостерігається у довгокореневищних (*Mentha longifolia*, *Stachys sylvatica*) і підземностолонних (*Mentha arvensis*, *Lycopus europaeus* L.) представників родини. Їхні пагони утворені з великої кількості метамерів, загальне число яких в окремих видів становить, наприклад, у *Mentha arvensis* – 30, у *Stachys sylvatica* – 39, в *Origanum vulgare* – 46, у *Lycopus europaeus* – 50, а у *Mentha longifolia* – 56. Зміна довжин міжвузлів пагонів цих видів виражається

багатовершинними кривими, якими вони суттєво відрізняються від одновершинних та двовершинних кривих. Якщо в останніх зміна довжин міжвузлів у межах кожного річного пагона відбувається за типом одновершинної кривої (для усього монокарпічного пагона вона двовершинна), то у видів *Mentha arvensis*, *M. longifolia*, *Stachys sylvatica*, *Lycopus europaeus*, *Origanum vulgare* у межах їхніх річних пагонів виділяється ряд послідовних одновершинних кривих, які надають усій кривій пагона багатовершинний вигляд. Аналіз таких кривих, як це видно з Рис. 4, свідчить, що чергування одновершинних кривих вздовж осі пагона є не випадковим, а підпорядковується доволі чітко вираженій закономірності, суть якої полягає у тому, що кожна окремо взята одновершинна крива, назвемо її елементарною кривою, графічно відображає зміну довжин не будь-якого, а порівняно однакового числа міжвузлів, тобто їх порційність у загальній метамерній структурі пагона.

Так, наприклад, крива довжин міжвузлів пагона *Stachys sylvatica* в межах базальної (кореневищної), префлоральної і частково флоральної зон складається із трьох одновершинних кривих, кожна з яких відображає зміну відповідно 9, 9 і 11 міжвузлів (Рис. 4 А). Така ж крива пагона *Origanum vulgare* у тих же зонах має також три одновершинних криві, що охоплюють кожна відповідно 12, 12 і 14 міжвузлів (Рис. 4 Б). Відмічена для пагонів *Stachys sylvatica* і *Origanum vulgare* закономірність у пагонів інших видів, нібито, порушується. Наприклад, у *Mentha longifolia* елементарні криві відображають зміну довжин відповідно 10, 6, 10, 7 і 16 (Рис. 4 В), а у *Mentha arvensis* – 9, 9, 16 міжвузлів пагона (Рис. 4 Г). Однак, це порушення є таким лише на перший погляд. Ритмічне, більш-менш постійне, поздовжнє чергування елементарних кривих довжин груп міжвузлів або «порцій» міжвузлів, яке властиве цим пагонам губоцвітих, є відображенням загальної закономірності, що спостерігається у багатьох квіткових рослин різних життєвих форм та систематичних груп. Суть цієї закономірності зумовлюється



явищем «квантованості» росту, в процесі якого відбувається тенденційне варіювання числових і розмірних ознак метамерів пагона (ШМИДТ 1968). Одиницею такого ритму росту, як вказує Т.І. СЕРЕБРЯКОВА (1969, 1971), є «квант», що складається з групи метамерів, кількість яких нерідко співпадає з емністю закритої або відкритої бруньки відновлення.

Аналіз таких бруньок у пагонів губоцвітих загалом збігається із твердженням Т.І. Серебрякової, до якого вона дійшла на основі вивчення явища «квантованості» у структурі пагонів злаків. Згідно з нашими дослідженнями, емність зрілої верхівкової бруньки кореневища *Stachys sylvatica* осінню становить 8-9 зачаткових метамерів, що відповідає приблизно одному «кванту» росту пагона. Як видно з Рис. 4 А, таких «квантів» у структурі базальної (кореневищної), префлоральної і частково флоральної зон пагона цього виду нараховується три. Графічно зображаючи зміну довжин міжвузлів кожного з «квантів» отримуємо одновершинні криві, які разом надають усій кривій пагона вигляду багатoverшинності. Аналогічні у цілому характер «квантованості» росту і зміну довжин міжвузлів спостерігаємо також у пагонів *Mentha longifolia*, емність зрілої бруньки відновлення якої також нараховує 8-9 зачаткових метамерів (Рис. 4 В). Однак, як виявилось, не завжди елементарна крива є відображенням зміни довжини міжвузлів, що складають один «квант». Наприклад, кожна з трьох елементарних кривих довжин міжвузлів пагона *Origanum vulgare* відображає градацію цієї ознаки для 12 метамерів, хоча емність зрілої бруньки відновлення у цього виду, яка відповідає одному «кванту», дорівнює 6 метамерам (Рис. 4 Б). Таким чином, елементарна крива пагона *Origanum vulgare* є відображенням зміни довжин міжвузлів двох «квантів» метамерів.

Можливі також інші варіанти цього явища. Так, крива довжин міжвузлів пагона *Mentha arvensis* трьохвершинна, а емність зрілої бруньки відновлення становить 8-9 метамерів. Перші дві елементарні криві цієї ознаки відображають її зміну для 9 метамерів

кожна, що відповідає одному «кванту», Третя елементарна крива охоплює відтинки пагона (всю його префлоральну і більшу частину флоральної зон), який складається з 16 метамерів, тобто майже з двох «квантів», що дорівнюють двом емностям зрілої бруньки (Рис. 4 Г).

Із наведених даних напрашується висновок, що багатoverшинність кривих зміни довжин міжвузлів монокарпічних пагонів рослин губоцвітих є результатом особливого типу їх ростової ендогенної ритміки, одиницею якої виступає не окремих метамер, а певна група метамерів або «квант». У пагонів одних видів або у межах пагона одного і того ж виду елементарна одновершинна крива може бути графічним вираженням змін довжини міжвузлів одного «кванту» або двох їх, що взаємно чергуються у структурі монокарпічного пагона.

## Висновки

1. Монокарпічним пагонам видів рослин різних життєвих форм родини губоцвіті властиве явище поздовжньої симетрії, що виражається у закономірній зміні довжини міжвузлів елементарних метамерів (елементарних модулів) в акропетальній послідовності – від найнижче до найвище розташованих у загальній структурі пагона.

2. Побудовані статистично репрезентативні моделі зміни довжини міжвузлів вздовж осі пагонів мають для переважної більшості видів рослин вигляд різноманітних за формою видоспецифічних одновершинних кривих з точкою максимуму у їхніх префлоральній (підтип А) або флоральній (підтип Б) зонах.

3. Дво- і багатoverшинні криві зміни довжини міжвузлів метамерів монокарпічних пагонів властиві для обмеженого числа видів з пагонами як моноциклічного, так і дициклічного типів. Такий характер поздовжньої симетрії довжин міжвузлів пагонів рослин зумовлюється «квантованістю» росту, що є проявом ендогенної ритміки діяльності їх апікальних меристем.

## Використані джерела

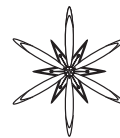
- БАРАНОВА М.В. 1989.** Онтогенез видов рода *Lilium* L. (Liliaceae) и его закономерности. *Ботан. журн.* **74** (12): 1689–1700.
- БАРЫКИНА Р.П., ГУЛЕНКОВА М.А. 1983.** Элементарный метамер побега цветкового растения. *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* **88** (4): 114–124.
- БЕРКО И.Н., КОЗИЙ В.И. 1987.** О методике моделирования морфологического строения монокарпического побега травянистых многолетников. *V Всесоюзная школа по теор. морфологии растений* (17-18 сентября 1987 г., Львов): 98.
- БЕРКО Й М., КОЗИЙ В.І. 1991.** Поздовжня симетрія пагона як систематична ознака. *Укр. ботан. журн.* **48** (5): 33–42.
- БИГОН М., ХАРПЕР Дж., ТАУНСЕНД К. 1989.** Экология. Особи, популяции и сообщества. Т. 1. Мир, Москва.
- КОЗИЙ Й.М., БЕРКО Й.М. 1989.** Методика позоначного моделювання будови монокарпичного пагона трав'яних багаторічників. *Укр. ботан. журн.* **46** (2): 93–97.
- КОЗИЙ Й.М., БЕРКО Й.М. 1991.** Гармонійний аналіз у порівняльній оцінці метамерної будови монокарпичних пагонів рослин. *Укр. ботан. журн.* **48** (4): 87–90.
- КОНДРАТЬЕВА-МЕЛЬВИЛЬ Е.А. 1980.** Ярусная изменчивость листьев в онтогенезе однолетнего двудольного растения. *Ботан. журн.* **65** (8): 1113–1119.
- КРЕНКЕ Н.П. 1940.** Теория циклического старения и омоложения растений и практическое ее применение. Сельхозгиз, Москва.
- КУПЕРМАН Ф.М., РЖАНОВА Е.И. 1963.** Биология развития растений. Высш. школа, Москва.
- МАГОМЕДМИРЗАЕВ М.М., ГРИЦЕНКО Л.А. 1986.** Эколого-генетические аспекты метамерной организации побеговой системы растений. *Журн. общ. биол.* **47** (2): 198–208.
- НУХИМОВСКИЙ Е.Л. 1988.** Второй принцип фенетической организации биморф семенных растений и эволюция на рубежах пластичности. *Успехи совр. биол.* **105** (2): 300–318.
- САБИНИН Д.А. 1963.** Физиология развития растений. Изд АН СССР, Москва.
- САВИНЫХ Н. 2013.** Модульная организация цветковых растений и ее последствия. *Mod. Phytomorphol.* **3**: 139–145.
- СЕРЕБРЯКОВ И.Г. 1952.** Морфология вегетативных органов высших растений. Сов. наука, Москва.
- СЕРЕБРЯКОВА Т.И. 1969.** О ритмичности в структуре и онтогенезе побегов у злаков. *Бюлл. МОИП. Отд. биол.* **74** (4): 60–71.
- СЕРЕБРЯКОВА Т.И. 1971.** Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. Наука, Москва.
- ШАФРАНОВА Л.М. 1980.** О метамерности и метамерах растений. *Журн. общ. биол.* **41** (3): 437–447.
- ШМИДТ В.М. 1968.** О квантированности роста и органогенеза у растений. *Вестн. Ленингр. ун-та. 3. Биология* **1**: 99–111.
- ШУЛЬГИН И.А., ЩЕРБИНА И.П., АЙДОСОВА С.С., ПАНКРУХИНА Т.В., ГАЛУШЕВСКАЯ И.Ю. 1986.** Архитектура растений пшеницы как фактор их продуктивности. *Биол. науки* **5**: 5–25.

LENGTHWISE SHOOT SYMMETRY AND ITS FEATURES IN PLANTS OF LAMIACEAE FAMILY OF UKRAINIAN FLORA

YOSYP BERKO

**Abstract.** The features of lengthwise symmetry of monocarpic shoots (on example of changing of the length of internodes in its elementar metamers) in more than 60 species of half-shrub and grass plants from the family Lamiaceae were studied. The statistically representative plots of changes of this parameter for the most species appeared to be one-vertex, but very different by shape and specific. Two- and multi-vertex plots characterize limited number of species and appear as a result of quantized growth of shoots.

**Key words:** Lamiaceae, life forms, monocarpic shoot, lengthwise symmetry, length of metamer internodes



УДК 582.288.4:574.23

## МІКРОСКОПІЧНІ ГРИБИ-ДЕСТРУКТОРИ В УМОВАХ ЛІМІТУВАННЯ ДЖЕРЕЛА ВУГЛЕЦЮ: ОСОБЛИВОСТІ МОРФОЛОГІЇ ТА НАКОПИЧЕННЯ НЕОРГАНІЧНИХ ПОЛІФОСФАТІВ

ТЕТЯНА КОНДРАТЮК

**Анотація.** Охарактеризовано зміни у морфології, радіальній швидкості росту, накопиченні неорганічних поліфосфатів у клітинах мікроскопічних грибів родів *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium* та *Penicillium*, які відбуваються в умовах лімітування за джерелом вуглецю. Отримані результати підтверджують різні шляхи реалізації адаптивних реакцій мікроскопічних грибів до даного стресового фактору.

**Ключові слова:** *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Penicillium*, мікроскопічні гриби-деструктори, джерело вуглецю, лімітування, морфологія, неорганічні поліфосфати, адаптація

ННЦ «Інститут біології, Київський національний університет імені Тараса Шевченка, вул. Володимирська, 64/13, Київ-601, 01601, Україна; takbiofak@ukr.net

### Вступ

Широкі амплітуди адаптивних реакцій мікроскопічних грибів на дію різноманітних факторів сприяють їх поширенню у найрізноманітніших умовах довкілля, на різних субстратах природного та антропогенного походження, дозволяють їм займати домінуюче положення деструкторів різних виробів та матеріалів в наземному середовищі. Інтенсивність руйнівної дії грибів, у першу чергу, залежить від складу матеріалу (зокрема, наявності в ньому органічних складових), а також від показників вологості (яку матеріалі, так і зовні). У наш час стрімко зростає різноманіття синтетичних полімерних виробів та матеріалів. Вважається, що ріст мікроскопічних грибів на так званих важкодоступних або антропогенно трансформованих субстратах (технічних виробках та матеріалах, у тому числі синтетичних полімерних) можна порівняти до росту в екстремальних умовах. Морфологічні та фізіологічні особливості, якими характеризуються мікроміцети-

деструктори у таких умовах, є відображенням широкої адаптивної життєвої стратегії цих мікроорганізмів (Ермилова *и др.* 2005; Кураков *и др.* 2008).

Відомо, що проявом активної стратегії, яка сприяє формуванню адаптацій мікроміцетів та, відповідно, ефективному освоюванню несприятливого для розвитку середовища (дефіцит глюкози, дія світла, радіації, екстремальних температур, важких металів) є вдосконалення міцеліальної організації таллону, меланізація клітин, зміна швидкості росту, редуція, або, навпаки, інтенсифікація спораношень, зміни у товщині гіфів, септованості міцелію, утворення деформованих клітин, великої кількості хламідоспор, посилення вакуолізація тощо (Жданова и Василевская 1988; Иванова и Марфенина 2008; Потапова 2008).

Уваги дослідників заслуговують питання впливу різних екстремальних факторів на вміст неорганічних поліфосфатів (НПФ) у клітинах мікроскопічних грибів. НПФ є невід'ємними компонентами клітин всіх царств живих організмів. У дріжджів

сахароміцетів, наприклад, які здебільшого є залежними від умов навколишнього середовища, поліфосфати (ПФ) виконують роль резерву фосфату та енергії, який дає можливість швидко переходити з інертної фази розвитку до активного росту та розмноження навіть в умовах стресу різної природи. При фарбуванні ПФ основними барвниками спостерігається явище метахромазії, на підставі чого їх часто називають метахроматиновими гранулами (Кулаев *и др.* 2005; Кулаковская *и др.* 2011). Такі стресові фактори як обмеження кількості неорганічного фосфору в середовищі, тепловий шок, біоциди, спричинюють перерозподіл ПФ за фракціями та зміну довжин їх ланцюгів у мікроскопічних міцеліальних грибів-деструкторів (Перцева *и др.* 2005).

З урахуванням здатності мікроскопічних міцеліальних грибів пошкоджувати найрізноманітніші вироби та матеріали, зокрема синтетичні полімери, дослідження особливостей їх розвитку на малопоживному середовищі є актуальним.

Метою роботи було охарактеризувати особливості морфології мікроскопічних міцеліальних грибів та накопичення ними неорганічних поліфосфатів (НПФ) в умовах лімітування поживних середовищ за джерелом вуглецю.

### Матеріали і методи досліджень

Тест-культурами у роботі слугували чисті культури мікроскопічних грибів із колекції мікроміцетів-деструкторів Київського національного університету імені Тараса Шевченка (ФСКУ): *Alternaria infectoria* Simmons 307 FСКУ, *Alternaria* sp. 716 FСКУ, *Aspergillus versicolor* (Vuill.) Tiraboschi 446 FСКУ, *Penicillium funiculosum* Thom. 258 FСКУ, різні ізоляти *Cladosporium sphaerospermum* Penz (312-314 та 318 FСКУ). Вказані тест-культури були ізольовані із різноманітних пошкоджених полімерних матеріалів (водоемульсійної акрилової фарби, синтетичного клею, акрилового герметика). Застосовували агаризовані

поживні середовища: картопляно-глюкозний агар (КГА), Чапека-Докса (ЧДА) з різною концентрацією сахарози 0,1%, 0,3% та голодний агар (ГА). Для визначення радіальної швидкості росту тест-культури мікроміцетів висівали методом уколу в чашки Петрі діаметром 90 мм. За результатами щодобових вимірювань обраховували радіальну швидкість росту за формулою:

$$K_r = (R_2 - R_1) / (t_2 - t_1),$$

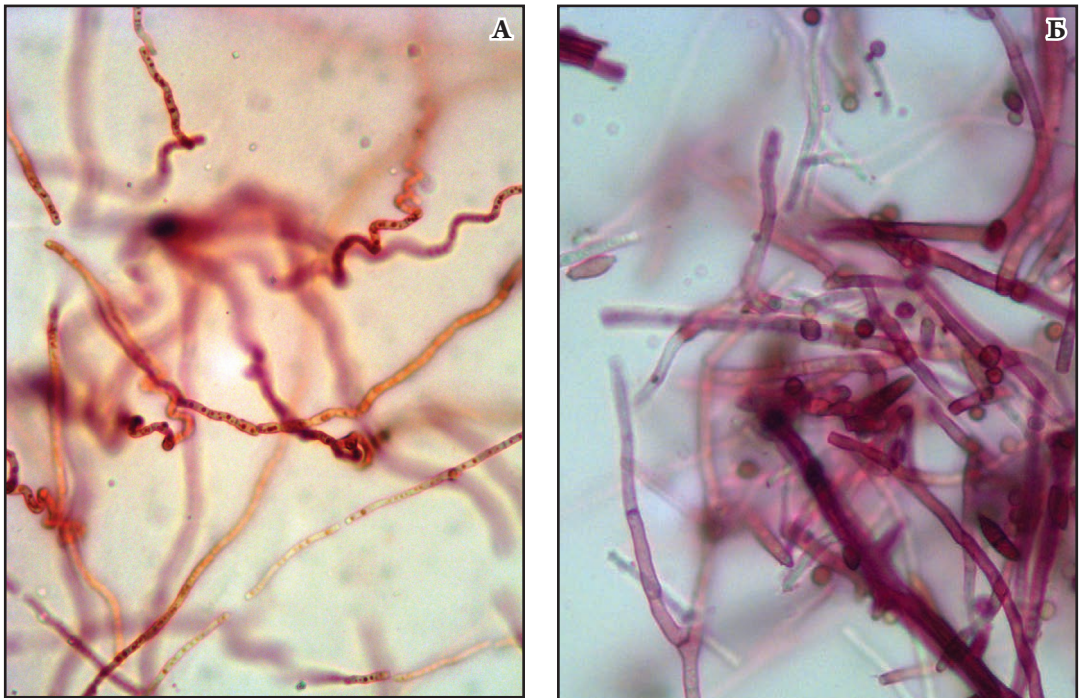
де  $R_1$  і  $R_2$  – радіус колонії у початковий і кінцевий моменти вимірювання відповідно (мм),  $t_1$  і  $t_2$  – час (доба) початку і кінця вимірювання (Паников 1992).

Для дослідження накопичення НПФ у клітинах грибів використовували метод забарвлення 0,02% розчином нейтрального червоного (Барыкина 2004). Морфологічні особливості тест-культур грибів визначали за такими ознаками: наявність змін у морфології вегетативних гіф та репродуктивних структур, наявність, розташування, відносна кількість та форма гранул ПФ. Фотографування проводили за допомогою мікроскопу Primo Star компанії Carl Zeiss при збільшенні  $\times 400$ . Вимірювання товщини гіфів, відстані між септами, діаметру спор здійснювали за допомогою морфометричної комп'ютерної програми Axio Vision. Отримані результати оброблені за допомогою ліцензійних програмних продуктів, які входять у пакет Microsoft Office Professional 2000 (Excel). Для здійснення аналізу морфометричних показників вираховували середнє арифметичне та його похибку. Достовірність результатів досліджень визначали за допомогою  $t$ -критерію Стьюдента (Лакин 1990), рівень значимості  $p \leq 0,05$ .

### Результати та їх обговорення

У результаті проведених досліджень встановлено, що на середовищах, лімітованих за джерелом вуглецю, структура та колір колоній тест-культур грибів мали значні відмінності від контрольних варіантів:





**Рис. 1.** Звивисті та потоншені нитки міцелію *Cladosporium sphaerospermum* 312 FCKU на середовищі ЧДА з вмістом сахарози 0,1% (А) та контроль (ЧДА) (Б). Забарвлення нейтральним червоним,  $\times 400$ .

**Fig. 1.** Contorted and widened hyphae of *Cladosporium sphaerospermum* 312 FCKU mycelium in ChDA medium with 0.1% of saccharose content (A), and control, ChDA medium only (B). Stain by red neutral,  $\times 400$ .

спостерігали слабкий розвиток повітряного міцелію, забарвлення колоній змінювалось, проте здатність до росту не втрачалась (Мирошник і Кондратюк 2012).

Міцелій у всіх тест-культур грибів на середовищах, лімітованих за джерелом вуглецю, був значно потоншений: спостерігали утворенням тонких, радіально спрямованих міцеліальних тяжів, так званого “пошукового міцелію”. Подібні утворення вперше охарактеризовано для базидіальних грибів (Камзолкіна 2005), а також виявлено низкою авторів при дослідженні властивостей олігокарботолерантних мікроміцетів, ізольованих із приміщень 4-го блоку ЧАЕС (Павличенко 2009).

На ГА та на ЧДА з вмістом сахарози 0,1%

та 0,3% у *C. sphaerospermum* ми констатували утворення нехарактерних для даного виду звивистих ниток міцелію (Рис. 1).

Із зниженням вмісту сахарози у середовищі спостерігали скорочення часу спороутворення, змінення кольору спор у грибів родів *Penicillium* та *Aspergillus*. Збільшення відстаней між септами, потоншення вегетативних гіфів в умовах лімітування джерела вуглецю було характерним для *A. versicolor*, *A. infectoria*, *Alternaria* sp. і *Penicillium funiculosum*. На ГА спори *A. versicolor* також були збільшені порівняно з контролем. В усіх досліджених ізолятів *C. sphaerospermum* товщина гіфів змінювалася прямо пропорційно, а відстань між септами – обернено пропорційно вмісту

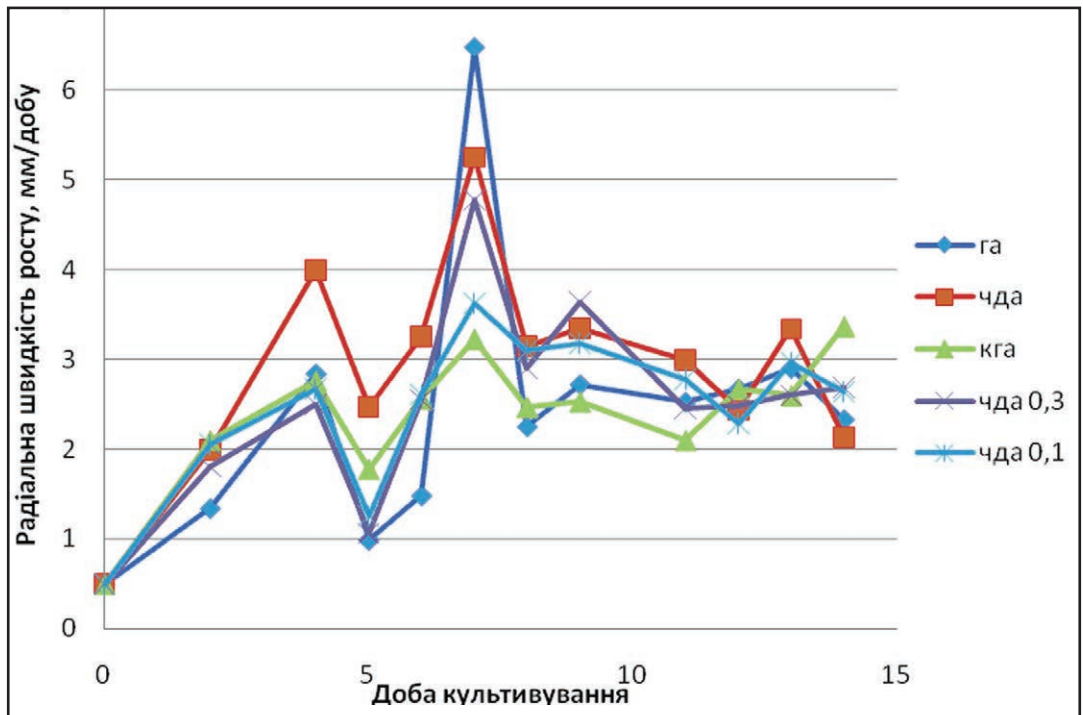


Рис. 2. Криві росту *Cladosporium sphaerospermum* 312 FCKU на досліджуваних середовищах.

Fig. 2. Growth curves of *Cladosporium sphaerospermum* 312 FCKU in investigated media.

джерела вуглецю у середовищі.

Виявлені нами зміни у морфології тест-культур грибів, а саме утворення клітин нехарактерної форми, зміни у товщині гіфів та міжсептових відстанях, розмірах спор підтверджують дані літератури щодо морфологічних змін мікроскопічних грибів за умов дії екстремальних факторів різної природи (Иванова и Марфенина 2008; Потапова 2008; Павличенко 2009).

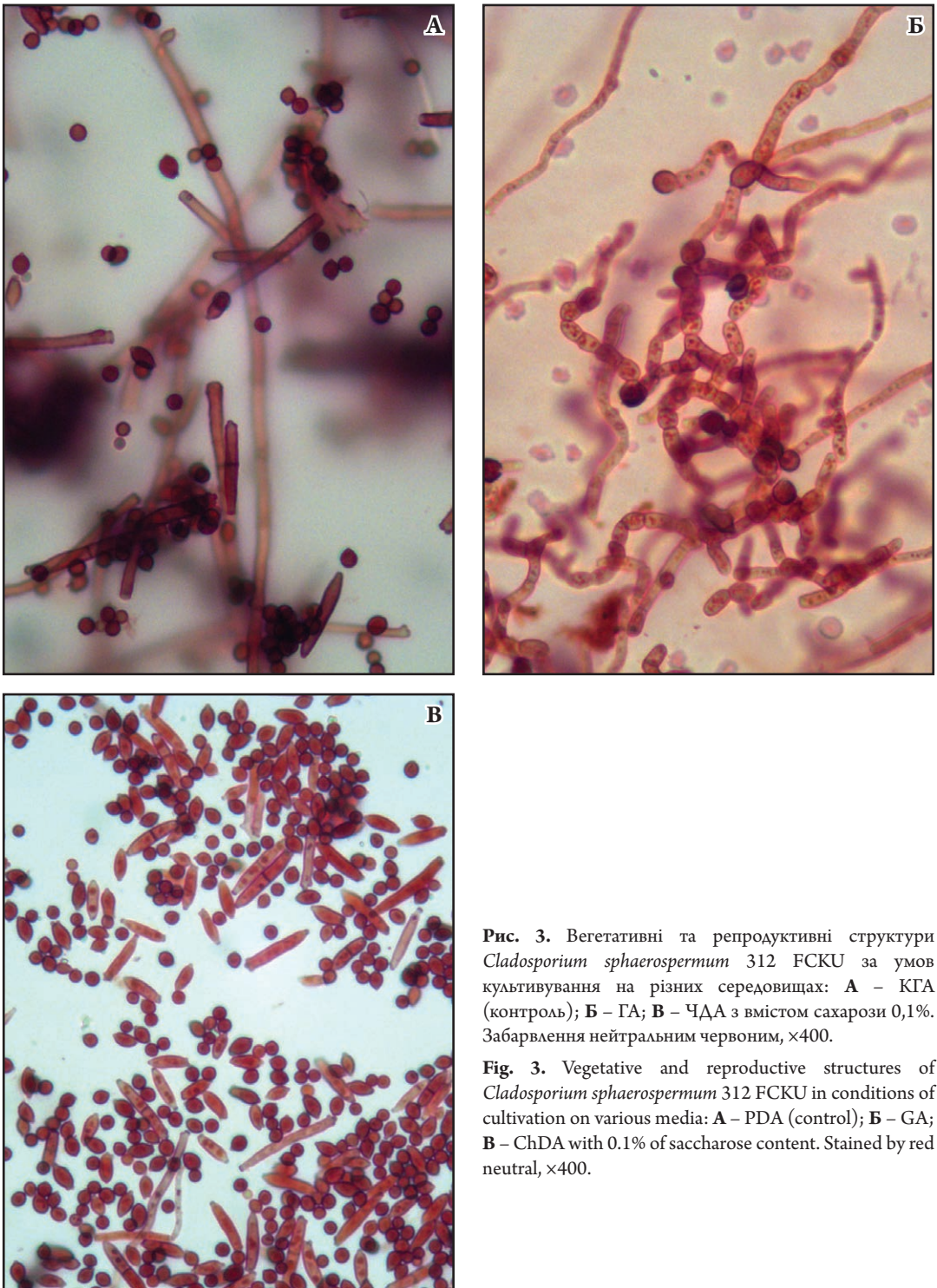
Одним із інтегральних показників розвитку мікроміцетів в екстремальних умовах, що відображує їх реакцію на зміни умов середовища, вважається швидкість їх гіфального (радіального) росту на агаризованих середовищах (Блажеєвська и др. 2002). Отримані нами криві швидкості росту тест-культур мікроскопічних міцеліальних грибів в умовах проведених експериментів різнилися між собою. В *A. infectoria* та *P. funiculosum* швидкість росту на середовищах, лімітованих за джерелом вуглецю, була вищою, ніж у контролі.

Радіальна швидкість росту усіх досліджених ізолятів *C. sphaerospermum* мала пікові найвищі значення на 6-7 добу культивування, а характер кривих росту впродовж 14 діб не мав значних відмінностей від контролю (Рис. 2).

Для кривих швидкості росту тест-культур мікроскопічних грибів на всіх досліджених середовищах характерні коливання, які можна пояснити як біоритми, що підтверджується даними літератури (Блажеєвська 2002). За умов обмеження джерела вуглецю можуть спостерігатися відхилення цих коливань від контрольних показників.

У результаті проведених досліджень щодо змін вмісту НПФ у клітинах тест-культур мікроскопічних міцеліальних грибів нами було встановлено, що в умовах лімітування за джерелом вуглецю переважно збільшуються кількість та розміри гранул волютину (НПФ). Так, у *A. infectoria* при розвитку на КГА (контроль) невелика кількість дрібних округлих гранул волютину була





**Рис. 3.** Вегетативні та репродуктивні структури *Cladosporium sphaerospermum* 312 FCKU за умов культивування на різних середовищах: **А** – КГА (контроль); **Б** – ГА; **В** – ЧДА з вмістом сахарози 0,1%. Забарвлення нейтральним червоним,  $\times 400$ .

**Fig. 3.** Vegetative and reproductive structures of *Cladosporium sphaerospermum* 312 FCKU in conditions of cultivation on various media: **A** – PDA (control); **B** – GA; **B** – ChDA with 0.1% of saccharose content. Stained by red neutral,  $\times 400$ .

сконцентрована тільки в окремих гіфах, на ЧДА із вмістом сахарози 0,1% констатували наявність вже значної кількості крупних округлих і видовжених гранул, на ГА – гранули НПФ майже повністю заповнювали весь вільний простір клітин. У гіфах *A. versicolor* на ЧДА (контроль) також було виявлено окремі дрібні округлі гранули НПФ, на ЧДА із вмістом сахарози 0,1% – локальні скупчення дрібних гранул НПФ, на ГА – велику кількість середніх за розміром округлих гранул НПФ. Для ізолятів тест-культур *S.phaerospermum* констатували збільшення кількості гранул НПФ у клітинах гриба з часом, також важливою особливістю є накопичення поліфосфатів у репродуктивних структурах (Рис. 3) (Кондратюк і Мирошник 2012). Також візуально можна було відмітити зміну інтенсивності забарвлення гранул НПФ, що можна пояснити змінами в якісному складі включень. Як відомо, НПФ мають різні фракції (кислоторозчинну, солерозчинну, лугорозчинну), кожна з яких характеризується розташуванням в різних органелах клітини і в різних частинах самого організму, а також певними значеннями довжини ланцюга НПФ (Кулаєв *и др.* 2005). Відносна кількість НПФ різних фракцій може змінюватись. Так само може змінюватись довжина ланцюгів НПФ в межах фракцій.

### Висновки

Експериментально підтверджено, що за умов росту на середовищах, лімітованих за джерелом вуглецю, відбуваються зміни у радіальній швидкості росту, морфології тест-культур мікроскопічних грибів та накопичення їх клітинами неорганічних поліфосфатів: змінюються щільність та інтенсивність забарвлення колоній, товщина гіфів, міжсептових відстаней у гіфах, формується «пошуковий» міцелій, змінюється форма гіфів вегетативного міцелію, переважно збільшуються кількість та розміри метакрохроматинних гранул.

Морфологічні зміни та особливості накопичення неорганічних поліфосфатів в клітинах досліджуваних мікроскопічних

грибів за умов лімітування джерела вуглецю у середовищі можуть бути відображенням широкої адаптивної життєвої стратегії цих мікроорганізмів, що дозволяє їм виступати активними деструкторами синтетичних полімерних матеріалів.

### Подяка

Автор висловлює щире подяку Мирошник О.В. за технічну допомогу при виконанні даних досліджень.

### Використані джерела

- БАРЫКИНА Р.П.** 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. Изд-во МГУ, Москва.
- БЛАЖЕВСКАЯ Ю.В., ВЕМБЕР В.В., ЖДАНОВА Н.Н.** 2002. Сравнительный анализ скорости радиального роста микромицетов, выделенных из различных экотопов. *Микробиол. журн.* 3: 3–13
- ЖДАНОВА Н.Н., ВАСИЛЕВСКАЯ А.И.** 1988. Меланинсодержащие грибы в экстремальных условиях. Наукова думка, Київ.
- ЕРМИЛОВА О.А., МАКАРЕВИЧ А.В., ГОНЧАРОВА Е.П., ВЛАСОВА Г.М.** 2005. Методы оценки биоразлагаемости полимерных материалов. *Биотехнология* 4: 47–54.
- ИВАНОВА А.Е., МАРФЕНИНА О.Е.** 2008. Морфологические адаптации грибного мицелия и величина минимального ростового модуля в разных экологических условиях. *Вестник ТвГУ* 2: 86–93.
- КАМЗОЛКИНА О.В.** 2005. Микроморфология и ультраструктура агарикоидных грибов на разных стадиях жизненных циклов: автореф. дис... докт. биол. наук: 03.00.24. Москва.
- КОНДРАТЮК Т.О., МИРОШНИК О.В.** 2012. Зміни вмісту неорганічних поліфосфатів як прояв адаптаційних стратегій мікроміцетів-деструкторів в умовах лімітування джерела вуглецю. *Адаптаційні стратегії живих систем (тезиси докл. дисциплін. науч. конф., Новий Свет, 11-16 июня 2012 г.):* 379–380. Издатель В.С. Мартынюк, Киев.
- КУЛАЕВ И.С., ВАГАБОВ В.Н., КУЛАКОВСКАЯ Т.В.** 2005. Высокмолекулярные неорганические полифосфаты: биохимия, клеточная биология, биотехнология. Науч. Мир, Москва.
- КУЛАКОВСКАЯ Е.В., ВАГАБОВ В.М., ИВАНОВ А.Ю. и др.** 2011. Неорганические полифосфаты и чувствительность клеток *Saccharomyces cerevisiae* к мембраноповреждающим агентам. *Микробиология* 1: 13–17.



- КУРАКОВ А.В., ГЕВОРКЯН С.А., ГОГИНЯН В.Б., ОЗЕРСКАЯ С.М. 2008.** Разнообразие и особенности состава микроскопических грибов на синтетических полимерных материалах. *Прикл. биохим. и микробиол.* 2: 232–235.
- ЛАКИН Г.Ф. 1990.** Биометрия. Высшая школа, Москва.
- МИРОШНИК О., КОНДРАТЮК Т. 2012.** Радіальна швидкість росту мікроскопічних міцеліальних грибів за умов лімітування за джерелом вуглецю. *Молодь та поступ біології (збірник тез VIII міжнар. наук. конф. студ. та аспірантів, Львів, 3-6 квітня 2012 р.)*: 107–108. Сполом, Львів.
- ПАВЛИЧЕНКО А.К. 2009.** Еколого-фізіологічні та морфологічні особливості мікроскопічних грибів, виділених з приміщень 4-го блоку Чорнобильської АЕС: автореф. дис... канд. біол. наук: 03.00.07. Київ.
- ПАНИКОВ Н.С. 1992.** Кинетика роста микроорганизмов: общие закономерности и экологические приложения. Наука, Москва.
- ПЕРЦЕВА А.Д., СМІРНОВ В.Ф., ВОРОНИНА О.В. 2005.** Влияние экстремальных воздействий на содержание полифосфатов и полифосфатную активность у микромицетов-деструкторов полимерных материалов. *Микология и фитопатология* 1: 53–58.
- ПОТАПОВА Т.В., АЛЕКСЕЕВСКИЙ Т.А., БОЙЦОВА Л.Ю. 2008.** Верхушечный рост *Neurospora crassa* при дефиците глюкозы. *Биологич. мембраны* 4: 252–258.

**MICROSCOPIC FUNGI DESTRUCTORS IN CONDITIONS OF RESTRICTED CARBON SOURCE: MORPHOLOGY AND ACCUMULATION OF INORGANIC POLYPHOSPHATES**

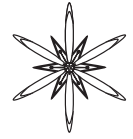
TETIANA KONDRATYUK

**Abstract.** Exchanges of morphology, speed of radial growth, and accommodation of inorganic polyphosphates in cells of microscopic fungi of the genera *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium* and *Penicillium* in condition of carbon limitation are characterized. Results obtained confirm existence of various ways of realization of adoptive responses of microscopic fungi to this stress factor.

**Key words:** *Alternaria*, *Aspergillus*, *Cladosporium*, *Penicillium*, microscopic fungi, destructors, carbon source, restriction, morphology, inorganic polyphosphates, adaptation

'Institute of Biology' Scientific Educational Centre, Taras Shevchenko National University of Kyiv, Volodymyrska str. 64/13, 01601 Kyiv, Ukraine; takbiofak@ukr.net





УДК 582.251

## МІКРОМОРФОЛОГІЯ АСКОМ *PYRENIDIUM ACTINELLUM* S.L. (DASCAMPIACEAE, ASCOMYCOTA)

Микола Пірогов

**Анотація.** У 2013 році на території Ужанського Національного природного парку був зібраний не визначений епілітний лускатий лишайник уражений ліхенофільними грибами. Додаткові дослідження ліхенофільних грибів показали, що це *Pyrenidium actinellum* s.l., вид, який раніше для України був відомий лише з Тернопільської області. Для Східних Карпат ця знахідка виявилась першою. У роботі подано опис аском, асків та аскоспор дослідженого зразка.

**Ключові слова:** *Pyrenidium actinellum*, ліхенофільні гриби, новий вид, Східні Карпати, псевдотеції, аски, аскоспори

Львівський національний університет імені Івана Франка, вул. Грушевського, 4, м. Львів, 79005, Україна;  
nikola.pirogov@gmail.com

### Вступ

*Pyrenidium actinellum* s.l. належить до групи ліхенофільних грибів, які можуть розвиватись на слані великого кола неспоріднених господарів: *Aspicilia calcarea* (L.) Mudd, *Baeomyces rufus* (Huds.) Rebert., *Caloplaca teicholyta* (Ach.) Steiner, *Diploschistes caesioplumbeus* (Nyl.) Vainio, *Fulgensia fulgida* (Nyl.) Szat., *Lecanora jamesii* Laundon, *Leptogium teretiunculum* (Wallr.) Arnold, *Massalongia carnosa* (Dickson) Körber, *Peltigera* spp., *Phaeophyscia* sp., *Physcia* cf. *hispidula* (Ach.) Frey, *Solorina crocea* (L.) Ach., *S. saccata* (L.) Ach., *Teloschistes chrysophthalmus* (L.) Norman ex Tuck., *Toninia squalida* (Ach.) Massal., *Trapeliopsis granulosa* (Hoffm.) Lumbsch та ін. (HAWKSWORTH 1983; EOL 2013). Що цікаво, *Pyrenidium actinellum* s.str., розвивається виключно на видах роду *Leptogium* (LAWREY & DIEDERICH 2011; EOL 2013). Можливо, що у майбутньому комплекс *Pyrenidium actinellum* s.l. буде розділено на групу видів.

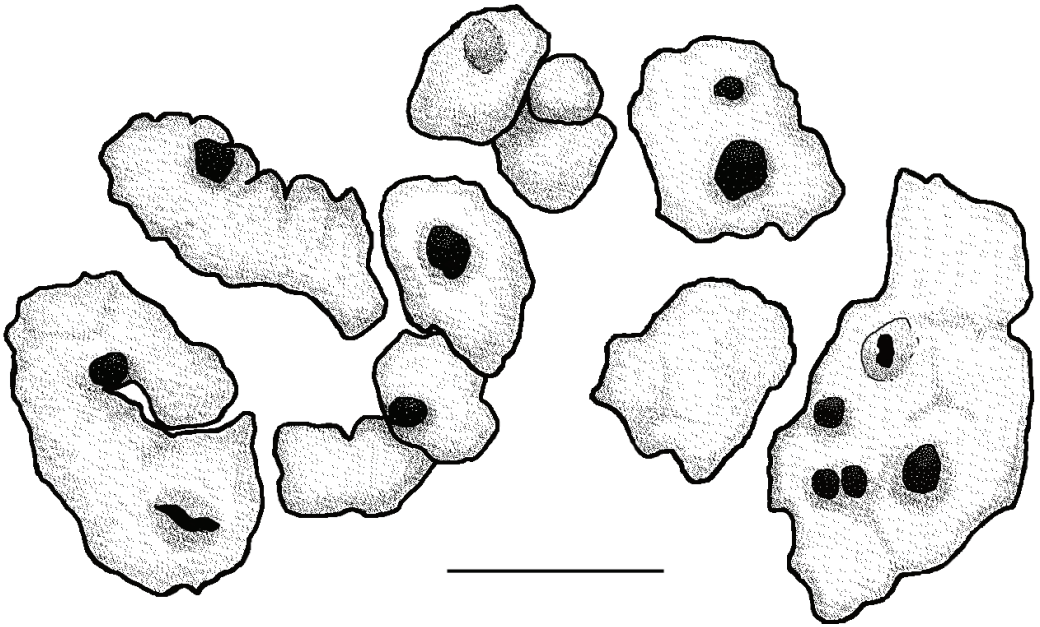
Вперше *P. actinellum* Nyl. для мікобіоти України наведено у 1998 році С. Кондратюком зі зборів зроблених на території заповідника

Медобори (Тернопільська обл.) (KONDRATYUK *et al.* 1998). Вид виявлено на слані *Cladonia chlorophaea* (Floerke ex Sommerf.) Spreng. У цитованій роботі опис виду не подано.

У 2013 році у зборах епілітних лишайників зроблених на території Ужанського Національного природного парку (Закарпатська обл.) на слані не ідентифікованого лускатого лишайника нами виявлено аскоми *P. actinellum*. Ця знахідка виявилась першою для Східних Карпат. У цій статті ми подаємо опис структури аском, асків та аскоспор дослідженого зразка.

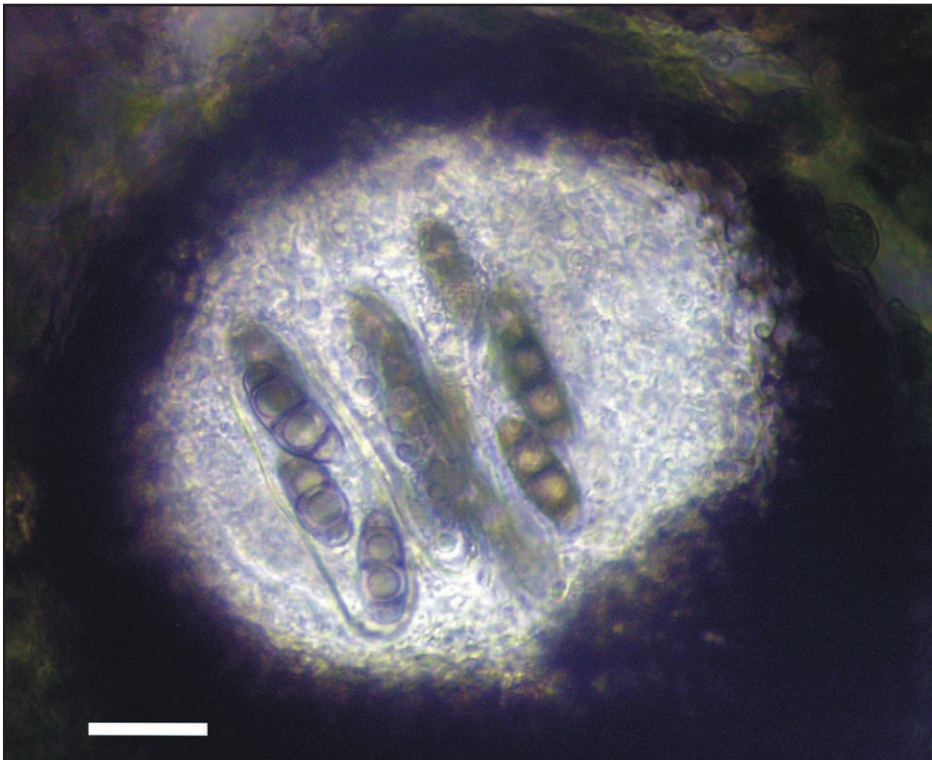
### Матеріали і методи досліджень

Збір та опрацювання гербарного матеріалу лишайників з ліхенофільними грибами проводили за стандартними методами, які застосовують при роботі з лишайниками (ОКСНЕР 1974; СМІТН *et al.* 2009). Матеріалом для роботи слугували власні гербарні зразки, зібрані у серпні 2013 р. на території Ужанського НПП, які зберігаються у гербарії Львівського національного університету імені Івана Франка (LW). Дослідження



**Рис. 1.** Лускатий епілітний лишайник уражений ліхенофільним грибом *Pyrenidium actinellum* s.l. Шкала – 400 мкм.

**Fig. 1.** Squamulose epilithic lichen infected by lichenicolous fungus *Pyrenidium actinellum* s.l. Bar – 400  $\mu$ m.



**Рис. 2.** Перитецієподібний псевдотецій *Pyrenidium actinellum* s.l. Шкала – 20 мкм.

**Fig. 2.** Perithecial ascoma of *Pyrenidium actinellum* s.l. Bar – 20  $\mu$ m.



структури аском проводили за допомогою мікроскопів МБС-10 та Біолам Ломо Р14 на ручних зрізах. Виміри розмірів проводили у дистильованій воді.

### Опис аском, асків та аскоспор

#### *Pyrenidium actinellum* s.l.

Перитецієподібні псевдотеції 130-150 мкм шириною та 170-200 мкм висотою, еліптичні чи грушоподібні, темно-коричневі до чорних, на верхівці несуть остіолу, занурені у слань господаря до напівзанурених, розсіяні чи скупчені по два-три (Рис. 1). Стінка аскоми цілком коричнева до темно-коричневої, параплектенхімна, 30-40 мкм товщиною, складається з кількох шарів більш-менш ізодіаметричних клітин (Рис. 2). Гаматецій складається з парафізоїдів. Парафізоїди 1-2 мкм діаметром, ниткоподібні, безбарвні, септовані, густо розгалужені та формують численні анастомози. Аски майже циліндричні, 60-65×16-17 мкм, 4-спорові. Аскоспори молоді безбарвні, коричневі чи темно-коричневі коли зрілі, з кінцевими клітинами часто блідо-коричневими до майже безбарвних, широковеретеноподібні, часто злегка зігнуті, заокруглені на кінцях, чотириклітинні, більш-менш стиснуті у районі септи, 20,5-23,4×8,1-9,1 мкм (Рис. 3).

Місце збору дослідженого гербарного зразка: Закарпатська область, Великоберезнянський р-н, околиці с. Лубня, г. Черемха, 49°1'57,80" пн. ш. 22°40'51,10" сх. д. 1109 м н.р.м., 20.08.13 М. Пірогов.

Вид наведено вперше для Східних Карпат.

Досліджений зразок за комплексом діагностичних ознак належить до агрегату *P. actinellum* s.l., але не до виду *P. actinellum* s.s., який крім того, що уражає лише види роду *Leptogium*, характеризується також сидячими аскомами. Досліджений нами зразок має занурені до напівзанурених у слань господаря аскоми, крім того лишайник-господар належить до групи гетеромерних, а не гомеомерних видів. Після того, як буде проведено ревізію агрегату *P. actinellum* s.l. вдасться точніше сказати до якого саме виду у вузькому розумінні належить наш зразок.

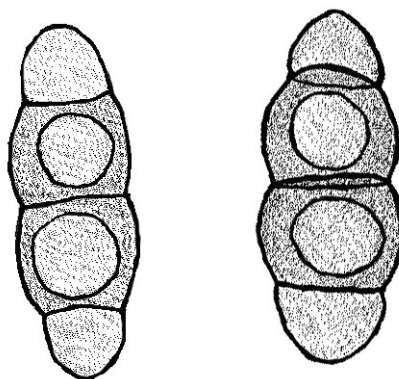


Рис. 3. Зрілі аскоспори *Pyrenidium actinellum* s.l. Шкала – 20 мкм.

Fig. 3. Mature ascospores of *Pyrenidium actinellum* s.l. Bar – 20 μm.

### Використані джерела

- ОКСНЕР А.Н. 1974. Морфология, систематика и географическое распространение. В: Определитель лишайников СССР. Вып. 2. Наука, Ленинград.
- EOL 2013. *Pyrenidium actinellum*. Encyclopedia of Life. Lichen Unlimited: Arizona State University, Tempe. <http://eol.org/pages/197708/overview>
- HAWKSWORTH D.L. 1983. The identity of *Pyrenidium actinellum* Nyl. *Trans. Br. Mycol. Soc.* **80** (3): 547-549.
- KONDRATYUK S.YA., KHODOSOVTSSEV A.YE., ZELENKO S.D. 1998. The second checklist of lichen forming, lichenicolous and allied fungi of Ukraine. M.G. Kholodny Institute of Botany, Kyiv.
- LAWREY J.D., DIEDERICH P. 2011. Lichenicolous fungi – worldwide checklist, including isolated cultures and sequences available. <http://www.lichenicolous.net/>
- SMITH C.W., APTROOT A., COPPINS B.J., FLETCHER A., GILBERT O.L., JAMES P.W., WOLSELEY P.A. (eds) 2009. The lichens of Great Britain and Ireland. The British Lichen Society, London.

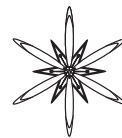
ASCOMATA MICROMORPHOLOGY OF *PYRENIDIUM ACTINELLUM* S.L.  
(DACAMPIACEAE, ASCOMYCOTA)

MYKOLA PIROGOV

**Abstract.** Unidentified squamulose epilithic lichen infected by lichenicolous fungi was collected on the territory of Uzhanski National Nature Park in 2013. Due to detailed studies of the lichenicolous fungus it appeared to be *Pyrenidium actinellum* s.l. – species known for Ukraine only from Ternopil oblast. *P. actinellum* is new for the Eastern Carpathians. The description of ascoma, asci, and ascospores of studied specimen are given.

**Key words:** *Pyrenidium actinellum*, lichenicolous fungi, new species, Eastern Carpathians, pseudothecia, asci, ascospores

*Ivan Franko National University of Lviv, Hrushevsky str. 4, 79005 Lviv, Ukraine; nikola.pirogov@gmail.com*



УДК 582.251.62

## УЛЬТРАСТРУКТУРНІ ОСОБЛИВОСТІ ОРГАНІЗАЦІЇ КЛІТИНИ ТА ПІРЕНОЇДІВ У *STICHOCOCCUS*-ПОДІБНИХ ВОДОРОСТЕЙ

ВІКТОРІЯ М. КАРБОВСЬКА<sup>1</sup> ТА ІГОР Ю. КОСТИКОВ<sup>2</sup>

**Анотація.** Проведено електронно-мікроскопічне дослідження клітинної організації деяких аутентичних штамів роду *Stichococcus* Nägeli. В першу чергу, піреноїду, як специфічної структури, особливості морфології якої часто застосовуються у систематиці в якості діагностичної ознаки. Результати проведених нами електронно-мікроскопічних досліджень дозволили описати різноманітність організації піреноїдів у даній групі і виокремити п'ять їх основних типів.

**Ключові слова:** Chlorophyta, *Stichococcus*, піреноїд, зелені водорості, систематика

<sup>1</sup> Київський національний університет ім. Тараса Шевченка, ННЦ "Інститут біології", Ботанічний сад ім. акад. О.В.Фоміна, вул. Симона Петлюри, 1, Київ, 01032, Україна; e-mail: karbovska.v@gmail.com

<sup>2</sup> Київський національний університет ім. Тараса Шевченка, ННЦ "Інститут біології", кафедра ботаніки, просп. Глушкова, 2, корпус 12, Київ, 03022, Україна

### Вступ

Рід *Stichococcus* Nägeli – це група таксонів невизначеного статусу, представники якої мають нитчастий тип структури тіла, циліндричні клітини, парієнтальний хлоропласт, дрібні розміри і розмножуються виключно вегетативним поділом клітини надвоє, що призводить до утворення коротких ниток, які зазвичай легко розпадаються на поодинокі клітини (NÄGELI 1849). Більшість *Stichococcus*-подібних водоростей (близько 50 видів та внутрішньовидових таксонів) за традиційною морфологічною системою була описана у складі роду *Stichococcus* (Chlorophyta, Trebouxiophyceae).

Молекулярно-філогенетичні дослідження, виконані на підставі аналізу ядерного гену, який кодує малу субодиницю рибосомальної ДНК, показали належність більшості досліджених штамів *Stichococcus*-подібних водоростей до класу Trebouxiophyceae та їх близьку спорідненість

з кладою родини Prasiolaceae, а також філогенетичну гетерогенність класичного роду *Stichococcus* (ELLIAS & NEUSTUPA 2009; SLUIMAN *et al.* 2008). При цьому штамів ановані у провідних колекціях як *S. bacillaris* Nägeli потрапили до різних молекулярних клад (ELLIAS & NEUSTUPA 2009). У результаті молекулярно-філогенетичних досліджень з меж роду *Stichococcus* було виокремлено новий рід *Pseudomarvania* Neustupa & Elias (ELLIAS & NEUSTUPA 2009), а на основі штамів, раніше визначених як *S. bacillaris*, що є номенклатурним типом даного роду, були описані нові види *S. jenerensis* Neustupa, Eliáš et Šejnohová та *S. deasonii* Neustupa, Eliáš et Šejnohová (Neustupa *et al.* 2007). У провідних світових колекціях наразі немає жодного штаму, який би повністю відповідав оригінальному діагнозу *S. bacillaris*. Деякі ознаки роду *Stichococcus* вважаються дискусійними, зокрема, стосовно родового діагнозу дискусійною є наявність піреноїду. Сам К. Негелі (NÄGELI 1849) зауважив, що піреноїду він

не побачив: «Ein Chlorophyllbläschen habe ich noch nicht bemerkt; in größeren Zellen fand ich zuweilen einen hohlen kugeligen Raum in der Mitte». У 1914 р. В. Герінг (HEERING 1914) подав опис роду у зведені «Die Süßwasser-Flora» та визначив родовою ознакою відсутність піреноїду. Проте, при електронно-мікроскопічних дослідженнях, починаючи з 1974р. піреноїд був достовірно виявлений у штамів, ідентифікованих як *S. chloranthus* Rath (PICKETT-HEAPS 1974), *S. bacillaris* (SILVERBERG 1975), *S. deasonii*, *S. jenerensis* (NEUSTUPA *et al.* 2007) та *S. ampuliformis* Handa, Nakahara, Tsubota, Deguchi *et Nakano* (HANDA *et al.* 2003). Крім того, з Антарктики було отримано *Stichococcus cf. chloranthus*, у хлоропласті якого піреноїд відсутній (KOSTIKOV *et al.* 2003).

### Матеріали і методи досліджень

Матеріалом дослідження були штами *Stichococcus*-подібних водоростей, депоновані у колекції культур Київського національного університету імені Тараса Шевченка (акронім АСКУ) як номенклатурний тип роду – *S. bacillaris* (АСКУ 487, 868) та *Pseudostichococcus monalanthoides* (АСКУ 644).

Для трансмісійної електронної мікроскопії використовували 1,5 мл суспензійної культури водоростей. Клітини водоростей осаджували центрифугуванням при 5000 g протягом 10 хв. Осад фіксували у 2,5 % розчині глютаральдегіду на фосфатному буфері з наступною дофіксацією у 1% розчині чотирьохокису осмію ( $OsO_4$  в 1 М PBS), дегідрували в розчині етилового спирту при поступовому збільшенні його концентрації (30%, 50%, 70%, 90%, 100%) і ацетоні, контрастували ураніацетатом і заливали в епоксидну смолу. Із залитих в епоксидну смолу зразків виготовляли ультратонкі зрізи, для яких застосовували подвійне контрастування цитратом свинцю та ураніацетатом за Рейнольдсом (Уикли 1975). Спостереження та мікрофотографування проводили на

електронному мікроскопі JEM-1230 (JEOL, Японія) при робочих напругах 80 кВт.

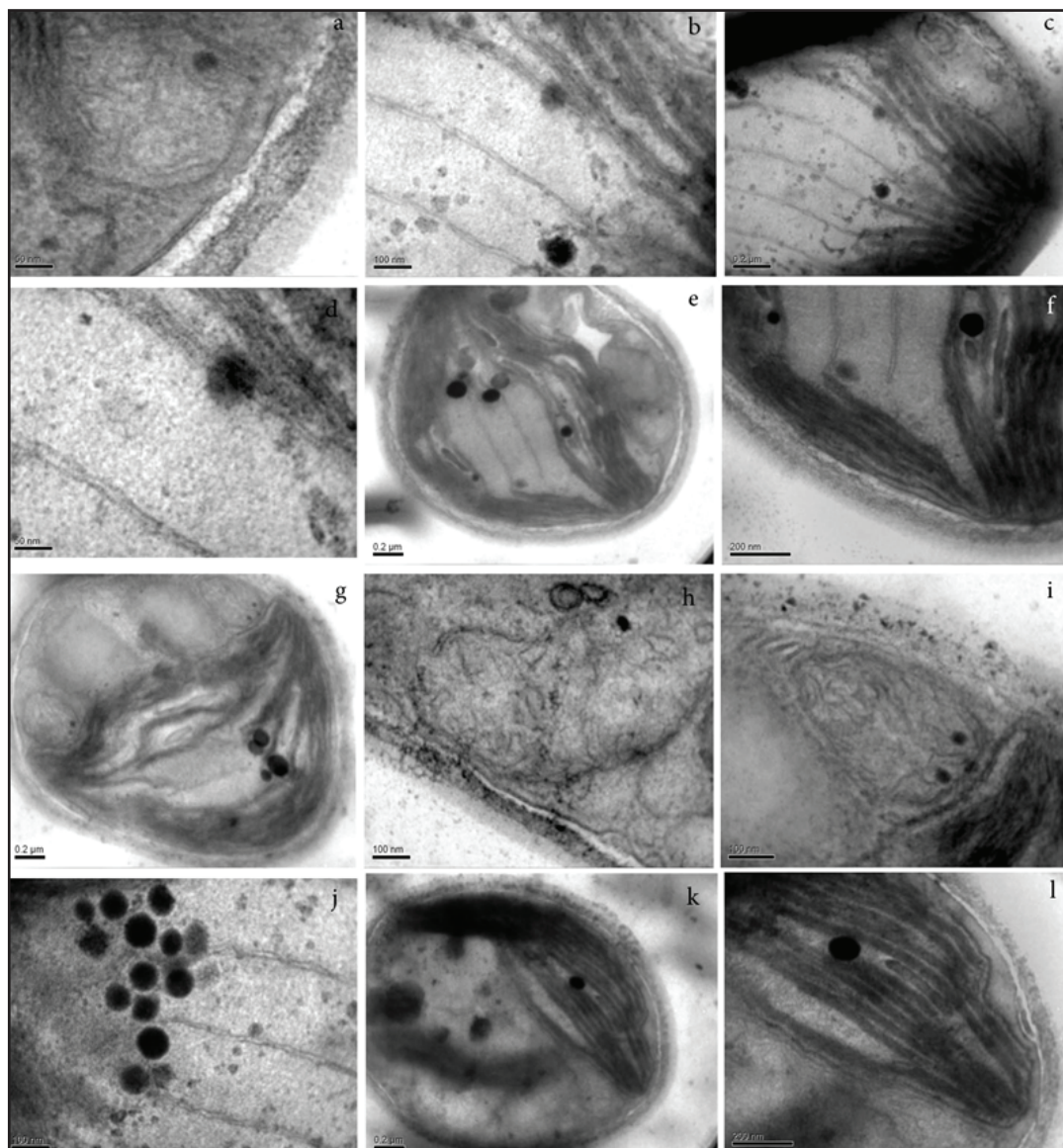
### Результати та їх обговорення

На прикладі штаму АСКУ 868 встановлено, що клітини *Stichococcus*-подібних водоростей вкриті тонкою (95-105 нм) двохшаровою оболонкою. Внутрішній шар більш електронно-щільний, зі слабо помітною поздовжньою фібрилярністю, 56-60 нм завтовшки. Зовнішній шар більш світлий, гомогенний, 45-50 нм завтовшки (Рис. 1 а).

Хлоропласт один, паріетальний, розширений у центральній частині клітини (Рис. 1 к, л). Він містить 8-14 парафронтально розташованих паралельних ламел, які складаються з 2-4 тилакоїдів (Рис. 1 б) і лінзовидний видовжений голий піреноїд 1,5-2,5 мкм завдовжки, 0,6-1,2 мкм завширшки (Рис. 1 с). На сагітальних зрізах піреноїд розділяє хлоропласт на абаксіальну, проміжну та адаксіальну області. В абаксіальній області розташовано 4-6 ламел, в проміжній – 4-8 ламел і піреноїд, в адаксіальній – 1-3 ламели. У дистальній частині проміжної області як на поздовжніх, так і на поперечних зрізах ламели утворюють пари. У кожній парі одна ламелла коротка, і закінчується біля краю піреноїда. У той час як друга ламела довга, заходить у піреноїд, при цьому один із її тилакоїдів пронизує піреноїд парафронтально. У результаті 2-4 тилакоїди (по одному із кожної пари ламел проміжної області) розділяють піреноїд на 3-5 паралельні парасагітальних сегменти. Товщина одного сегмента становить близько 200 нм (Рис. 1 д). У периферійній зоні піреноїду інколи спостерігається декілька піреноглобул (Рис. 1 е, ж), а у дистальних зонах хлоропласта – від одної до декількох пластоглобул (Рис. 1 ф). Гранули строматичного крохмалю або його відклади навколо піреноїду не виявлені.

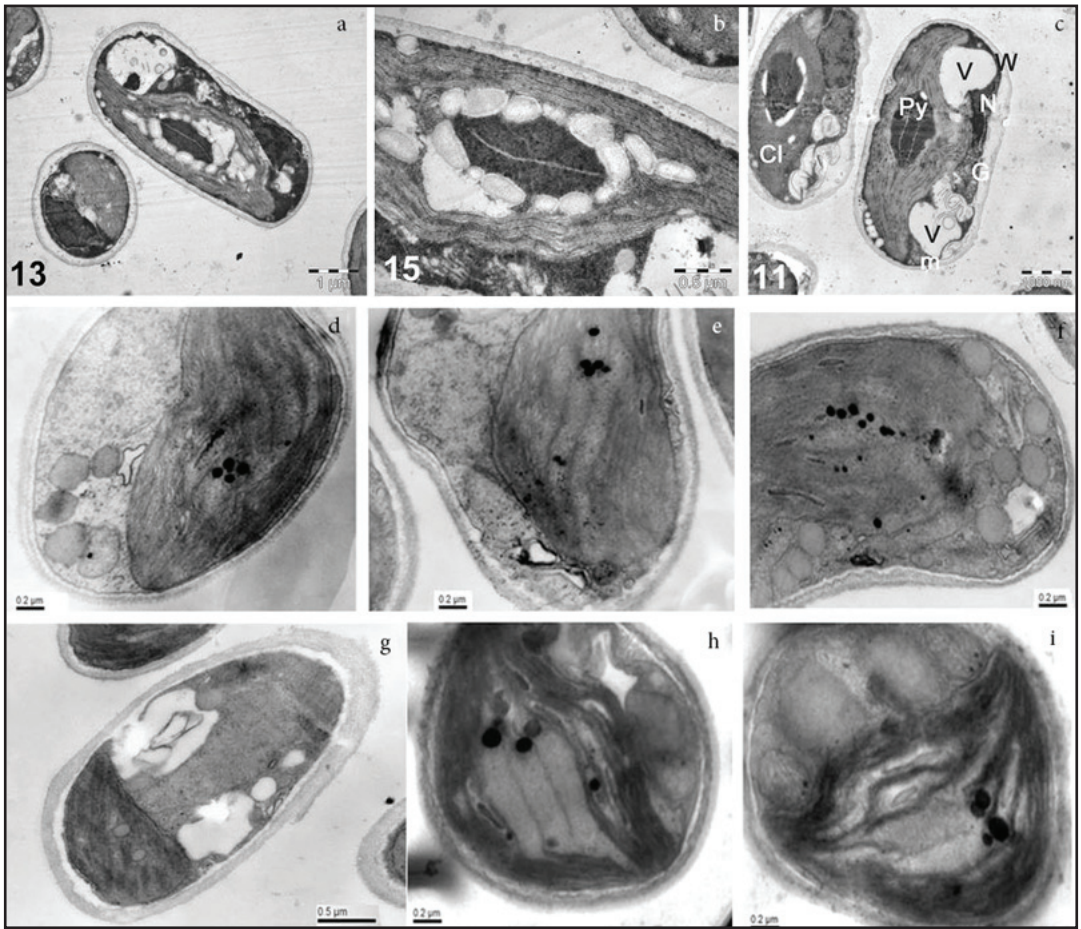
На поперечних зрізах до внутрішньої сторони хлоропласта латерально прилягають два пластинчасті мітохондріальні профілі (Рис. 1 г). На поздовжніх зрізах біля полюсів





**Рис. 1.** Особливості ультраструктурної будови *Stichococcus*-подібних водоростей (на прикладі АСКУ 868 *Stichococcus bacillaris*): **a** – двошарова оболонка; **b** – ламели, що складаються з 2-4 тилакоїдів; **c** – лінзоподібний видовжений голий піреноїд; **d** – пари ламел, що пронизують піреноїд; **e, j** – піреноглобули; **f** – пластоглобули; **g** – мітохондріальний профіль; **h, i** – пластинчастий мітохондріальний профіль, притиснутий до хлоропласту; **k, l** – паріетальний хлоропласт.

**Fig. 1.** Ultrastructure features of cell of the *Stichococcus*-like algae (on example of АСКУ 868 *Stichococcus bacillaris*): **a** – double-layer membrane; **b** – lamella consisting of 2-4 thylakoids; **c** – lens-like elongated naked pyrenoid; **d** – pair of lamellas that permeate the pyrenoid; **e, j** – pyrenoglobule; **f** – plastoglobule; **g** – mitochondrial profile; **h, i** – mitochondrial profile pressed to the chloroplast; **k, l** – parietal chloroplast.



**Рис. 2.** Різноманітність піреноїдів у *Stichococcus*-подібних водоростей: **a, b** – АСКУ 871 *Stichococcus jenerensis* (за NEUSTUPA *et al.* 2007); **c** – АСКУ 872 *S. deasoni* (за NEUSTUPA *et al.* 2007); **d, e** – АСКУ 487 *S. bacillaris*; **f, g** – АСКУ 644 *Pseudostichococcus monalanthoides*; **h, i** – АСКУ 868 *S. bacillaris*.

**Fig. 2.** Diversity of the pyrenoids in the *Stichococcus*-like algae: **a, b** – АСКУ 871 *Stichococcus jenerensis* (accordingly to NEUSTUPA *et al.* 2007); **c** – АСКУ 872 *S. deasoni* (accordingly to NEUSTUPA *et al.* 2007); **d, e** – АСКУ 487 *S. bacillaris*; **f, g** – АСКУ 644 *Pseudostichococcus monalanthoides*; **h, i** – АСКУ 868 *S. bacillaris*.

клітини виявлено по одному пластинчастому мітохондріальному профілю, які притиснуті до хлоропласту (Рис. 1 h, i). На сагітальних зрізах інколи на одному із полюсів клітини між оболонкою і мітохондріальним профілем спостерігаються дві електронно-прозорі структури, які, можливо, представляють вакуолі.

Ядро розміщується у центрі клітини. У фронтальній площині воно одною стороною прилягає до піреноїд-вмісного потовщення хлоропласту, іншою –

до вільної від хлоропласта клітинної оболонки. У сагітальному розрізі ядро з обох сторін обмежене пластинчастими мітохондріальними профілями (Рис. 1 g).

У результаті проведених досліджень були виявлені нові типи організації піреноїдів, уточнені деталі організації клітинної оболонки та хлоропласту. Наші результати узгоджуються з результатами електронно-мікроскопічних досліджень інших дослідників, які теж відмічали наявність у хлоропласті голого піреноїду



(PICKETT-HEAPS 1974; SILVERBERG 1975), що суперечить первинному авторському діагнозу. Оболонка, піреноїд і мітохондріальний профіль на поперечному зрізі відповідають електронограмам виду *Stichococcus* sp., проте у нашого штаму гранули крохмалю у стромі хлоропласту не виявлені (SILVERBERG 1975).

При дослідженні клітинної організації *Stichococcus*-подібних водоростей, ми у першу чергу зацікавились піреноїдом як специфічною структурою, особливості морфології якої часто застосовуються у систематиці у якості діагностичної ознаки. Результати проведених нами електронно-мікроскопічних досліджень показали різноманітність організації піреноїдів у даній групі.

Ми пропонуємо виділити п'ять основних типів, за наявністю чи відсутністю у піреноїді крохмальної обгортки, розмірами та розміщенням піреноглобул, наявністю ламел. До **першого типу** ми відносимо піреноїд з крохмальною обгорткою, пронизаний одною ламелою. Даний тип характерний для штаму АСКУ 871 *S. jenerensis* (Рис. 2 а, б). До **другого типу** – піреноїд з крохмальною обгорткою, пронизаний багатьма ламелами. Даний тип характерний для штаму АСКУ 872 *S. deasonii* (Рис. 2 с). До **третього типу** – піреноїд без крохмальної обгортки, пронизаний багатьма ламелами, з великими піреноглобулами, характерний штаму АСКУ 868 *S. bacillaris* (Рис. 2. h, i). До **четвертого типу** – піреноїд без крохмальної обгортки, пронизаний багатьма ламелами, дрібні скупчення піреноглобул – у штаму АСКУ 487 *S. bacillaris* (Рис. 2 d, e). До **п'ятого типу** ми відносимо піреноїд-подібне тіло, яке пронизане тилакоїдами, які не утворюють ламел, і містить піреноглобули, характерне для штаму АСКУ 644 *Ps. monalanthoides* (Рис. 2 f, g).

## Висновки

Виявлення піреноїду у штамів роду *Stichococcus* ідентифікованих та депонованих у вітчизняних та світових колекціях як

номенклатурний тип даного роду *S. bacillaris*, не узгоджується з оригінальним діагнозом даного роду. Більше того, проведені нами дослідження дозволили виокремити п'ять основних типів піреноїдів для групи *Stichococcus*-подібних водоростей.

## Використані джерела

- УИКАИ Б. 1975. Электронная микроскопия для начинающих. Мир, Москва.
- ELLIAS M., NEUSTUPA J. 2009. *Pseudomarvania*, gen. nov. (Chlorophyta, Trebouxiophyceae), a new genus for “budding” subaerial green algae *Marvania aerophytica* Neustupa et Sejnohova and *Stichococcus ampulliformis* Handa. *Fottea* 9 (2): 169–177.
- HANDA S., NAKAHARA M., TSUBOTA H., DEGUCHI H., NAKANO T. 2003. A new aerial alga *Stichococcus ampulliformis* sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) from Japan. *Phycol. Res.* 51: 203–210.
- HEERING W. 1914. Ulothrichales in Pascher. Jena.
- KOSTIKOV I., MASSALSKI A., OLECH M. 2003. Taxonomical and ecological studies on the pioneer soil algae from deglaciated areas of maritime Antarctica. In: OLECH M. (ed.), The functioning of polar ecosystems as viewed against global environmental changes. XXIX International Polar Symposium: 71–73. Kraków.
- NÄGELI C. 1849. Gattungen einzelliger Algen: physiologisch und systematisch Bearbeitet. Friedrich Schulthess, Zürich.
- NEUSTUPA J., ELIÁŠ M., ŠEJNOHOVÁ L. 2007. A taxonomic study of two *Stichococcus* species (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) with a starch-enveloped pyrenoid. *Nova Hedwigia* 84 (1–2): 51–63.
- PICKETT-HEAPS J. 1974. Cell division in *Stichococcus*. *Eur. J. Phycol.* 9 (1): 63–73.
- SILVERBERG B.A. 1975. Some structural aspects of the pyrenoid of the Ulothrichalean alga *Stichococcus*. *Trans. Amer. Micros. Soc.* 94: 417–421.
- SLUIMAN H., GUIHAL C., MUDIMU O. 2008. Assessing phylogenetic affinities and species delimitations in Klebsormidiales (Streptophyta): nuclear-encoded rDNA phylogenies and its secondary structure models in *Klebsormidium*, *Hormidiella* and *Entransia*. *J. Phycol.* 44: 183–195.

ULTRASTRUCTURAL FEATURES OF ORGANIZATION OF THE CELL AND PIRENOIDS IN  
*STICHOCOCCUS*-LIKE ALGAE

VICTORIA M. KARBOVSKA <sup>1</sup> & IGOR YU. KOSTIKOV <sup>2</sup>

**Abstract.** The results of SEM study of cell organization and some feature of the structure of pyrenoids in several authentic strains of the genus *Stichococcus* Nägeli from ACKU collection are reported. Our results showed a variety of organizations of the pyrenoid in this group of green microalgae and allowed to describe five main types of pyrenoids.

**Key words:** Chlorophyta, *Stichococcus*, pyrenoid, culture of green microalgae, systematics

<sup>1</sup> Taras Shevchenko National University of Kyiv, Educational and Scientific Centre «Institute of Biology», O.V. Fomin Botanical Garden, Simona Petliury Str. 1, Kyiv 01032, Ukraine; e-mail: karbovska.v@gmail.com

<sup>2</sup> Taras Shevchenko National University of Kyiv, Educational and Scientific Centre «Institute of Biology», Department of Botany, Glushkov Prospect 2, b. 12, Kyiv 03022, Ukraine





УДК 582.251

## ТИПИ КЛІТИН ТА ЇХ СТАТУСИ У CHLAMYDOMONAS-ПОДІБНИХ ВОДОРОСТЕЙ (CHLOROPHYCEAE) В УМОВАХ КУЛЬТУРИ НА АГАРИЗОВАНИХ СЕРЕДОВИЩАХ

М.М. ПАВЛОВСЬКА \* та І.Ю. КОСТИКОВ

**Анотація.** Розроблено класифікацію типів клітин в умовах культури на агаризованих середовищах. Виділено 6 морфотипів клітин. В межах кожного з типів визначені статуси у залежності від ступеня редукції атрибутів монадної організації клітин. Показано варіанти переходу клітин із одного морфотипу в інший при розчиненні слизу. Найбільша кількість морфотипів представлена у кладі Reinhardtinia, а лише по одному – у кладах Monadinia та Polytominia.

**Ключові слова:** *Chlamydomonas*, морфологічні ознаки, агаризоване середовище, пальмелевидний стан

Київський національний університет ім. Тараса Шевченка ННЦ “Інститут біології”, пр. Акад. Глушкова, 2, м. Київ, 03022, Україна; \* [annopol@rambler.ru](mailto:annopol@rambler.ru)

### Вступ

Під поняттям “*Chlamydomonas*-подібні водорості” ми розуміємо види родів *Chlamydomonas* Ehr., *Chloromonas* Gobi, а також родів *Oogamochlamys* T. Pröschold, V. Marin, U.W. Schlösser et M. Melkonian, *Lobochlamys* Pröschold, Marin, Schlösser et Melkonian та *Microglena* Demchenko, Mikhailyuk et Pröschold, які було виділено з роду *Chlamydomonas*, та інших родів зелених водоростей, які за результатами молекулярно-філогенетичних ревізій віднесено у молекулярні клади разом із видами роду *Chlamydomonas* (Ettl 1983; Pröschold et al. 2001; Демченко et al. 2012). За результатами молекулярно-філогенетичних реконструкцій, виконаних, в основному, на підставі аналізу нуклеотидних послідовностей ядерного гена, що кодує малу субодиницю рибосомальної РНК (18S rDNA) показано, що *Chlamydomonas*-подібні водорості входять до складу не менше, ніж семи молекулярних клад: Moevusinia, Monadinia, Chlorogonia, Polytominia, Chloromonadinia, Reinhardtinia,

Oogamochlamydia (Nakada et al. 2008).

Діагнозита ключі для визначення видів роду *Chlamydomonas* побудовані у першу чергу, за морфологічними ознаками монадних клітин, переважно – за результатами спостережень природного, а не культурального матеріалу (Ettl 1983). Однак відомо, що в умовах агаризованої культури види даного роду з монадного стану переходять у нерухомий, при цьому, як правило, втрачають джугтики, стигму, пульсуючі вакуолі, і у такому стані їх дуже важко визначити.

Перші систематизовані дані про нерухомі стани у видів роду *Chlamydomonas* в природному матеріалі і накопичувальних культурах приводить О.А. Коршиков (1938). Він розглядає пальмелевидний стан, як процес формування слизових оболонок у активно рухливих клітин. Цей стан спостерігається при ослизненні оболонок під час вегетативного розмноження, при зміні концентрації розчинених у воді мінеральних речовин, а також як стадія розвитку на вологому субстраті або ґрунті. При цьому Коршиков виділяє

кілька варіантів пальмелевидних станів: а) “Gloeocystis” – оболонка материнської клітини сильно розбухає і всередині знаходяться дочірні клітини, б) “Palmella” – оболонка клітини повністю ослизнюється, в результаті формується безструктурний слиз; в) “Asterococcus” – багаторазове ослизнення і відставання оболонки клітини від протопласту, який формує нову оболонку; г) варіант зі збереженням старої не ослизненої материнської оболонки навколо дочірніх клітин, для якого О.А. Коршиков не дав назви. Також він зазначав, що клітини в пальмелевидному стані нічим не відрізняються від монадних клітин, крім можливості активно рухатися.

Зараз відомо, що основною ознакою пальмелевидного стану є наявність слизу. Слиз являє собою аморфну, липку суміш глікопротеїнів, мукополісахаридів та інших речовин. Формування слизу проходить за участі клітинної оболонки. Каркас клітинної оболонки хламідомонад утворений глікопротеїнами без кристалічно впорядкованої целюлози, яка характерна для оболонки більшості інших зелених водоростей та всіх вищих рослин (SATT *et al.* 1976; WOESSNER & GOODENOUGH 1994). Залежно від ультраструктури глікопротеїнового шару клітинної оболонки К. Робертс (ROBERTS 1974) виділив п'ять типів клітинної стінки, які відрізняються кількістю та щільністю шарів клітинної оболонки.

Мета даної роботи – розробити систему класифікації типів клітин в умовах культури на агаризованих середовищах для подальшого використання при ідентифікації та описі видів *Chlamydomonas*-подібних водоростей в умовах агарових культур.

### Матеріали і методи досліджень

Матеріалом слугували 70 штамів водоростей роду *Chlamydomonas* s.l. із колекції культур АСКУ Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Ці штами є субкультурами автентичних штамів даних видів з колекції культур Геттингенського університету (SAG) та університету штату

Техас в Остіні (UTEX). Відомості про походження штамів представлені в каталогах відповідних колекцій (Костиков и др. 2009).

Культури вирощували на 1% агаризованих середовищах Болда з нормальною і потроєною кількістю азоту (1N BBM і 3N BBM) та середовищі К (LIST OF MEDIA AND RECIPES 2013) на освітлювальних установках при інтенсивності освітлення 2.100-3.000 люкс і температурі 18-23°C до 1-го місяця і на холодильній установці з люмінесцентними лампами ЛБ-40 при температурі 12-14°C культури після 1-го місяця, з 12-ти годинним чергуванням світлової та темної фаз. Спостереження проводили після досягнення культурами віку 2 тижні, 2 і 6 місяців, та один рік.

Мікроскопічні дослідження виконували на оптичних мікроскопах серії VMXS і Primo Star, оснащених цифровими фотокамерами, з'єднаними з персональними комп'ютерами при обов'язковому використанні імерсійних об'єктивів. Слизові структури виявляли за допомогою фарбування препаратів розчином туші та 0,05% розчином метиленового синього.

### Результати досліджень

Результати досліджень штамів роду *Chlamydomonas* s.l. показали, що види роду в умовах культури на агаризованому середовищі утворюють різні типи слизових структур, а також, з віком, культури поступово втрачають атрибути монадності. Дотримуючись термінології та підходу, запропонованого О.А. Коршиковим (1938), розроблено систему класифікації типів нерухомих клітин. Вона включає шість морфотипів, чотири з яких представлено у роботі О.А. Коршикова, а два виділено як нові. Для кожного морфотипу наведено статуси, залежно від ступеня редукції атрибутів монадної організації.

В результаті редукції атрибутів монадної організації клітини набувають рис подібності з тими чи іншими родами водоростей. При виділенні статусів прийнято назви цих родів або цифрові індекси, також враховано вік

культури. Нами прийнято наступні індекси: 1 – клітини мають джгутики, стигму і пульсуючі вакуолі (залежно від положення джгутиків виділені дві варіації: 1a – джгутики знаходяться всередині слизу і 1b – джгутики виходять за межі слизу) (вік – до 1 міс.); 2 – клітини зберігають стигму та пульсуючі вакуолі (вік – 1-6 міс.); 3 – клітини зберігають пульсуючі вакуолі (вік – 6-12 міс.); 4 – клітини втрачають всі атрибути монадності (вік – старше 12 міс.). Всі варіанти типів і статусів клітин на агаризованому середовищі представлені у Табл. 1.

При переносі клітин з агаризованого середовища у водне при приготуванні препарату, залежно від здатності активно рухатися, можна виділити дві групи – монадні (рухливі) і гемімонадні (нерухомі) клітини. У рамках гемімонадних клітин можна виділити групу з клітинами, у яких відсутній слиз (кокоїди) і групи зі слизом різної консистенції (від рідкого безструктурного слизу до ослизнення клітинної оболонки).

*Монадний тип (монада)* – клітини на агаризованому середовищі зберігають всі атрибути монадності і можуть активно рухатися при приготуванні препарату.

*Гемімонадний тип (пальмеллоїд)* – клітини на агаризованому середовищі зберігають атрибути монадності, але не можуть активно рухатися. В межах цієї групи можна виділити п'ять типів.

*Кокоїдний тип (кокоїд)* – клітини позбавлені слизу і джгутиків, але зберігають інші атрибути монадності. Залежно від ступеня редукції атрибутів монадності нами виділено три статуси. Статус “*Nurpomonas*” (клітини зберігають полярність, стигму, пульсуючі вакуолі). Статус “*Customonas*” (стигма відсутня, інші атрибути – як у варіанту “*Nurpomonas*”). Статус “*Chlogosocum*” (полярність клітин не простежується, стигма, а іноді і пульсуючі вакуолі відсутні).

*Пальмеллоїдний тип (пальмела)* – клітини перебувають в спільному безструктурному слизу і зберігають джгутики та інші атрибути монадності. Залежно від ступеня редукції атрибутів монадності нами виділено чотири

статуси: “*Palmellopsis* – 1, 2, 3” та статус “*Palmella*” (повністю позбавлений атрибутів монадного типу морфологічної структури).

*Глеоцистоїдний тип (глеоциста)* – клітини знаходяться в одношарових слизових капсулах і зберігають джгутики та інші атрибути монадності. В найбільшій мірі нагадують представників роду *Sphaerello cystis*. Залежно від здатності зберігати нерухомі джгутики, стигму, пульсуючі вакуолі або повністю їх втрачати, нами виділено статуси “*Sphaerello cystis* – 1-4”.

*Астерококус тип* – клітини знаходяться в множинних слизових капсулах і зберігають атрибути монадності. В залежності від редукції атрибутів монадності виділено 4 статуси “*Asterococcus* – 1-4”.

*Мукоглеоцистоїдний тип (мукоглеоциста)* – клітини мають індивідуальні слизові капсули, що знаходяться у спільному слизу. Клітини, що зберігають стигму, а іноді і зачаткові джгутики, за аналогією з відповідним родом тетраспоральних водоростей виділено як статуси “*Chlamydocapsa* – 1, 2, 3”, а позбавлені цих атрибутів – як статус “*Gloeocystis*”.

Клітини усіх вище перерахованих типів мають клітинну оболонку. Якщо клітинна оболонка відсутня, то виникають “голі протопласти” – клітини втрачають оболонку і представлені голими протопластами, які можуть перебувати в колоніальному слизу, індивідуальних слизових капсулах або обидва ці варіанти поєднуються.

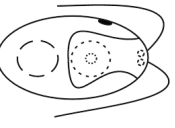
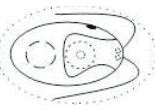
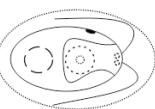

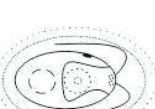
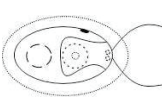
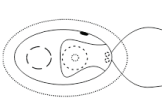
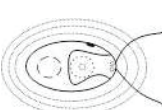
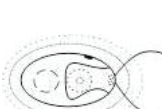
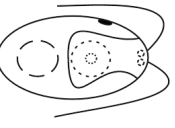
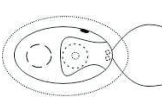
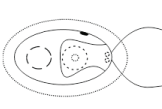
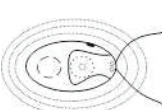
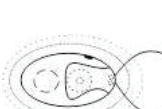
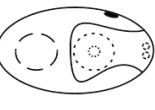
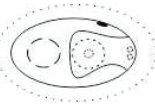
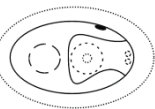


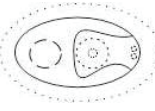
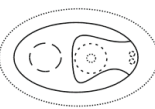


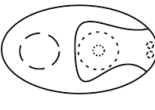
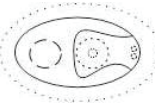
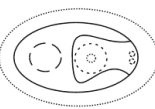











## Обговорення

Розроблена нами класифікація типів клітин при вивченні *Chlamydomonas*-подібних водоростей в умовах агаризованого середовища дозволяє більш детально описати біологію окремих видів, а також визначити приналежність до певної молекулярної клади. Представленість різних морфотипів у різних кладах показано у Табл. 2.

Монадний тип характерний для видів з трьох клад (*Reinhardtinia*, *Moewusinia*, *Oogamochlamydia*). Вегетативні клітини видів цих трьох клад здатні з різною швидкістю переходити в рухомий

Табл. 1. Типи нерухомих клітин та їх статуси.

Table 1. The types of immotile cells and their statuses.

Тип / Статус	Монета	Реміондані				
		Кожія	Пальмеа	Гаєписга	Астерококус	Мукорлециста
1a		-				
		-				
1b		-				
2		-				
		-				
3		-				
		-				
4	-					



**Табл. 2.** Типи нерухомих клітин у *Chlamydomonas*-подібних водоростей із різних молекулярних клад.**Table 2.** The types of immotile cells of *Chlamydomonas*-like alga from difference molecular clades.

Тип/Клада	Moewusinia	Monadina	Polytominia	Chloromonadina	Reinhardtina	Oogamochlamydia
Монада	+	-	-	-	+	+
Кокоїд	+	+	-	+	-	-
Пальмела	+	-	+	-	+	-
Глеоциста	-	-	-	+	+	+
Астерококус	-	-	-	-	+	+
Мукоглеоциста	-	-	-	-	+	+

стан при переносі у водне середовище і зберігають джгутики у нерухомому стані або відрощують *de novo* (ПАВЛОВСЬКА І КОСТИКОВ 2010). Вегетативні клітини видів інших трьох клад (Monadina, Polytominia, Chloromonadina) не здатні відрощувати джгутики при переносі в рідке середовище.

Кокоїдний тип представлений у видів клад Moewusinia, Monadina та Chloromonadina. У клітин цих клад слаборозвинений або відсутній зовнішній шар клітинної оболонки і слиз відсутній. При цьому вегетативні клітини видів із клади Moewusinia здатні досить швидко відрощувати джгутики і переходити у монадності стан, тоді як вегетативні клітини видів клад Chloromonadina та Monadina у монадний стан не переходять.

Пальмелоїдний тип характерний для видів клад Moewusinia, Polytominia, Reinhardtina. Наявність неструктурованого слизу обумовлена колоніальним слизом після звільнення клітин зі спорангію. При розчиненні слизу клітини видів клад Moewusinia та Reinhardtina можуть переходити у монадний стан.

Глеоцистоїдний тип спостерігався у видів клад Chloromonadina, Reinhardtina, Oogamochlamydia. Цей тип характерний видам у яких масивний зовнішній слизовий шар клітинної оболонки. При розчиненні слизу клітини можуть переходити у монадний або кокоїдний стан.

Астерококус та мукоглеоциста типи характерні для видів клад Reinhardtina та Oogamochlamydia. Клітинна оболонка

видів цих клад має здатність до мультиплікації і при цьому формує тип астерококус. При розриванні зовнішніх мультиплікованих шарів вивільняється між триплетний слиз, що обумовлює тип мукоглеоциста. При розчиненні слизу клітини можуть переходити у монадний стан.

Таким чином, наша класифікація дає можливість більш детально описувати види *Chlamydomonas*-подібних водоростей в умовах агарових культур.

## Висновки

Відповідно до класифікації станів нерухомих клітин в умовах агарових культур виділено шість морфотипів клітин. В межах кожного морфотипу виділено статуси в залежності від ступеню редукції атрибутів монадної організації клітин. Морфотипи монада, кокоїд, пальмелоїд та глеоциста приблизно в однаковій мірі представлені в усіх кладах. А морфотипи астерококус і мукоглеоциста характерні лише для видів клад Reinhardtina та Oogamochlamydia. Жоден з морфотипів не простежується у всіх кладах *Chlamydomonas*-подібних водоростей одразу.

Найбільша кількість морфотипів (п'ять із шести) представлена у кладі Reinhardtina, що підтверджує значну різноманітність цієї клади. У кладах Polytominia та Monadina представлено лише по одному морфотипу. У кладі Oogamochlamydia представлено чотири морфотипи, Moewusinia – три, Chloromonadina – два морфотипи.

## Використані джерела

- КОРШИКОВ О.А. 1938.** Volvocinae. Визначник прісноводних водоростей УРСР. Т. 4. Вид-во АН УРСР, Київ.
- КОСТИКОВ І.Ю., ДЕМЧЕНКО Э.Н., НОВОХАЦКАЯ М.А. 2009.** Коллекция культур водорослей Киевского национального университета имени Тараса Шевченко. Каталог штаммов (2008 г.). *Черноморский ботан. журн.* **5** (1): 37–79.
- ПАВЛОВСЬКА М.М., КОСТИКОВ І.Ю. 2010.** Швидкість переходу в монадний стан, як допоміжний критерій при ідентифікації видів роду *Chlamydomonas* (Chlorophyta). *Черноморський ботан. журн.* **6** (4): 508–512.
- САТТ J., HILLS G., ROBERTS K.A. 1976.** Structural glycoprotein, containing hydroxyproline, isolated from the cell wall of *Chlamydomonas reinhardtii*. *Planta* **131** (2): 165–171.
- ДЕМЧЕНКО Е., МІКНАЙЛЮК Т., COLEMAN A.W., PRÖSCHOLD T. 2012.** Generic and species concepts in *Microglena* (previously the *Chlamydomonas monadina* group) revised using an integrative approach. *Eur. J. Phycol.* **47** (3): 264–290.
- ЕЙТЛ Н. 1983.** Chlorophyta. 1. Phytomonadina. In: EITL H., GERLOFF J., HEYENIG H., MOLLENHAUER D. (eds). Süßwasserflora von Mitteleuropa, Bd. 9: 1-807. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart – New York.
- LIST OF MEDIA AND RECIPES 2013.** Experimental Phycology and culture collection of algae at the University of Goettingen (EPSAG). Goettingen. <http://www.uni-goettingen.de/en/186449.html>
- NAKADA T., MISAWA K., NOZAKI H. 2008.** Molecular systematics of Volvocales (Chlorophyceae, Chlorophyta) based on exhaustive 18S rRNA phylogenetic analyses. *Mol. Phylogenet. Evol.* **48**: 281–291.
- PRÖSCHOLD T., MARIN B., SCHLÖSSER U.G., MELKONIAN M. 2001.** Molecular phylogeny and taxonomic revision of *Chlamydomonas* (Chlorophyta). I. Emendation of *Chlamydomonas Ehrenberg* and *Chloromonas Gobi*, and description of *Oogamochlamys* gen. nov. and *Lobochlamys* gen. nov. *Protist.* **152**: 265–300.
- ROBERTS K. 1974.** Crystalline glycoprotein cell walls of algae: their structure, composition and assembly. *Phil. Trans. R. Soc. B* **268** (891): 129–146.
- WOESSNER J., GOODENOUGH U. 1994.** Volvocine cell walls and their constituent glycoproteins: An evolutionary perspective. *Protoplasma* **181** (1-4): 245–258.

## CELL TYPES AND THEIR STATUS IN CHLAMYDOMONAS-LIKE ALGAE (CHLOROPHYCEAE) ON AGAR MEDIUM CULTURE

M.M. PAVLOVSKA \* &amp; I.YU. KOSTIKOV

**Abstract.** The classification of cell types under agar culture was proposed. Six cell morphotypes were allocated. The statuses were identified depending on the reduction of monade attributes of cells. The variants of transition from one cell morphotype to another under dissolving mucilage were shown.

The monade, cocciod, palmeloid and gloeocysta morphotypes approximately equally represented in all clades. The asterococcus and mucogloeocysta morphotypes presented only in Reinhardtinia and Oogamochlamydia clades. Any morphotype isn't typical for all clades of *Chlamydomonas*-like algae at once.

The most of morphotypes numbers (5 from 6) are presented in Reinhardtinia clade. This demonstrates the diversity of the Reinhardtinia clade species. There are only one morphotype presented in Polytomina and Monadina clades. There are four morphotypes presented in Oogamochlamydia clade, three – in Moewusinia, two morphotypes – in Chloromonadina.

**Key words:** *Chlamydomonas*, morphology feature, agar medium, palmeloid stage

National Taras Shevchenko University of Kyiv ESC "Institute of Biology", 2 Acad. Glushkov Avenue, Kyiv 03022;  
\* annopol@rambler.ru

**АВТОРСЬКИЙ ПОКАЗЧИК  
АВТОРСКИЙ УКАЗАТЕЛЬ**

<b>А</b>	<b>К</b>	<b>Р</b>
Антонова И.С. ....193	Казакова Н.Л. ....193	Рыфф Л.Э. ....159
	Каземірська М.А. ....249	Рябченко А.С. ....117
<b>Б</b>	Карбовська В.М. ....279	
Бабенко Л.М. ....215	Кліщ Ю.Р. ....235	<b>С</b>
Безсмертна О.О. ....235	Кондратюк Т. ....267	Савинов И.А. ....117, 125
Берко Й. ....257	Костина О. ....167	Савиных Н.П. ....101, 173
Брянцева Ю.В. ....209	Костіков І.Ю. ....279, 285	Сытников Д.М. ....215
<b>В</b>	<b>Л</b>	<b>Ф</b>
Вашека О.В. ....235	Лаврентьев Н.В. ....129	Фирсов Г.А. ....129
	Лях А.М. ....209	Фіщук О.С. ....221
<b>Г</b>		
Гуреева И.И. ....135	<b>М</b>	<b>Ш</b>
	Муравник Л. ....167	Шабалкина С. ....179
<b>Д</b>		Шевченко С.В. ....107
Державина Н.М. ....143	<b>О</b>	
	Одінцова А.В. ....221	<b>Щ</b>
<b>Ж</b>	Олонова М.В. ....187	Щербатюк Н.Н. ....215
Жупанов І.В. ....245		
Журавлєва І. ....173	<b>П</b>	<b>Я</b>
	Павловська М.М. ....285	Яковлева О.В. ....129
<b>И</b>	Перегрим О. ....227	
Иващенко З.М. ....151	Пірогов М. ....275	

## AUTHOR INDEX

- |                         |        |                              |
|-------------------------|--------|------------------------------|
| <b>A</b>                |        |                              |
| Antonova I.S. ....      | 193    | Kaya Z. .... 79              |
| <b>B</b>                |        | Kazakova N.L. .... 193       |
| Babenko L.M. ....       | 215    | Kazemirska M.A. .... 249     |
| Bancheva S. ....        | 79     | Kim J. .... 63               |
| Barabasz-Krasny B. .... | 53     | Klishch J.R. .... 235        |
| Bąba W. ....            | 85     | Kondratiuk A.S. .... 63      |
| Berko Y. ....           | 257    | Kondratyuk S.Y. .... 63      |
| Bezsmertna O.O. ....    | 235    | Kondratyuk T. .... 267       |
| Binzet R. ....          | 79     | Kostikov I.Yu. .... 279, 285 |
| Bohdanowicz J. ....     | 25, 31 | Kostina O.V. .... 167        |
| Bosabalidis A.M. ....   | 49     | Kościńska-Pająk M. .... 19   |
| Bryantseva Yu.V. ....   | 209    | Kuta E. .... 25, 31          |
|                         |        | Kwiatkowska M. .... 31       |
| <b>D</b>                |        | <b>L</b>                     |
| Deroin T. ....          | 9      | Lavrentyev N.V. .... 129     |
| Derzhavina N.M. ....    | 143    | Lyakh A.M. .... 209          |
| <b>F</b>                |        | <b>M</b>                     |
| Firsov G.A. ....        | 129    | Mitka J. .... 85             |
| Fishchuk O. ....        | 221    | Możdżeń K. .... 73, 93       |
|                         |        | Muravnik L.E. .... 167       |
| <b>G</b>                |        | Musiał K. .... 19            |
| Gureyeva I.I. ....      | 135    | <b>N</b>                     |
| <b>H</b>                |        | Novikoff A.V. .... 35        |
| Hur J.-S. ....          | 63     | <b>O</b>                     |
| <b>I</b>                |        | Odintsova A. .... 221        |
| Ivaschenko Z.M. ....    | 151    | Olonova M.V. .... 187        |
| <b>J</b>                |        | <b>P</b>                     |
| Jabbour F. ....         | 35     | Pavlovska M.M. .... 285      |
| Jang S.-H. ....         | 63     | Peregrym O. .... 227         |
| Janiszewska K. ....     | 19     | Pilarska M. .... 31          |
| Jeong M.-H. ....        | 63     | Pirogov M.V. .... 63, 275    |
|                         |        | Poznańska E. .... 31         |
| <b>K</b>                |        | <b>R</b>                     |
| Kapusta M. ....         | 25     | Repka P. .... 93             |
| Karbovska V.M. ....     | 279    | Rojek J. .... 25             |
|                         |        | Ryabchenko A.S. .... 117     |
|                         |        | Ryff L.E. .... 159           |
|                         |        | Ryś M. .... 73               |
|                         |        | <b>S</b>                     |
|                         |        | Saja D. .... 73              |
|                         |        | Savinov I.A. .... 117, 125   |
|                         |        | Savinykh N.P. .... 101, 173  |
|                         |        | Shabalkina S. .... 179       |
|                         |        | Shcherbatyuk M.M. .... 215   |
|                         |        | Shevchenko S.V. .... 107     |
|                         |        | Shuka L. .... 31             |
|                         |        | Skoczowski A. .... 73        |
|                         |        | Słomka A. .... 31            |
|                         |        | Sołtys-Lelek A. .... 53      |
|                         |        | Stomakhina E. .... 69        |
|                         |        | Struebig M. .... 31          |
|                         |        | Sytnikov D.M. .... 215       |
|                         |        | Szczepanek K. .... 85        |
|                         |        | <b>T</b>                     |
|                         |        | Turis P. .... 53             |
|                         |        | Turisová I. .... 53          |
|                         |        | <b>V</b>                     |
|                         |        | Vasheka O.V. .... 235        |
|                         |        | <b>Y</b>                     |
|                         |        | Yakovleva O.V. .... 129      |
|                         |        | Yatsenko I.O. .... 45        |
|                         |        | Yatsenko O.V. .... 45        |
|                         |        | <b>Z</b>                     |
|                         |        | Zhupanov I.V. .... 245       |
|                         |        | Zhuravlyeva I. .... 173      |
|                         |        | <b>Ż</b>                     |
|                         |        | Żabicki P. .... 25           |



## ИНФОРМАЦИЯ ДЛЯ АВТОРОВ

*Современная Фитоморфология* выходит один раз в год, публикует оригинальные научные статьи, обзоры и короткие сообщения, которые касаются анатомических, морфологических, физиологических и таксономических с использованием морфологических признаков исследований растений и грибов в широком смысле. Преимущество отдается работам, написанным на английском языке, но также к рассмотрению принимаются публикации на украинском и русском языках.

Объем публикации – не ограничен; шрифт Times New Roman, размер – 12, отступ – 1,25 см, интервал – 1,5; все поля – по 2 см; выравнивание по ширине.

Последовательность текста: 1) УДК, 2) название публикации, 3) имена и фамилии авторов, 4) аннотация (не менее 100 слов) и ключевые слова на языке основного текста, 5) названия и адреса учреждений и e-mail авторов, 6) основной текст, 7) список использованных источников приведенного образца, 8) подписи к рисункам и таблицам на языке основного текста и продублированные на английском. В случае, если основной текст написан на русском либо украинском языках, тогда после подписей также подаются на английском языке: 1) название публикации, 2) имена и фамилии авторов, 3) аннотация (не менее 100 слов) и ключевые слова, 4) названия и адреса учреждений и e-mail авторов.

Ссылки в в тексте просим подавать следующим образом. Для одного автора: (KONDRACKI 1978); для двух авторов: (CAPELLETTI & POLDINI 1984); для трьох и более авторов: (CIEŚLIŃSKI *et al.* 2009). Допускаются также ссылки: KONDRACKI (1978: 55-60); (KONDRACKI 1978, 1980).

Материалы просим присылать на электронный ящик редакции ([novikoffav@gmail.com](mailto:novikoffav@gmail.com)). Текст следует подавать в форматах «.doc», «.docx» либо «.rtf». Рисунки следует подавать отдельными файлами в форматах «.jpg» або «.tiff» с разрешением не менее 300 dpi, или вставлять в конце текстового файла на отдельных страницах. Таблицы необходимо подавать отдельными файлами форматов «.xls» или «.xlsx», в конце текстового файла на отдельных страницах.

Каждый автор бесплатно получает pdf собственной статьи.

Редакция оставляет за собой право редактировать и отклонять материалы, которые не соответствуют правилам оформления либо тематике журнала.

*Образец оформления списка цитируемых источников:*

**CAPELLETTI E. & POLDINI L. 1984.** Seed morphology in some European aconites (*Aconitum*, Ranunculaceae). *Plant Syst. Evol.* **145**: 193-201.

**CIEŚLIŃSKI S., CZYŻEWSKA K., FABISZEWSKI J. 2003.** Red list of extinct and threatened lichens in Poland. In: K. CZYŻEWSKA (ed.), *The threat to lichens in Poland. Monogr. Bot.* **91**: 13-49 (in Polish).

**PACZOSKI J. 1927.** *Aconitum*. In: W. SZAFER (ed.), *Flora Polska.* **3**: 19-25. PWN, Warszawa-Krakow.

**KONDRACKI J. 1978.** *Karpaty.* Wydawnictwo Szkolne i Pedagogiczne, Warszawa.

Сучасна Фітоморфологія виходить один раз на рік, публікує оригінальні наукові статті, огляди та короткі повідомлення, що стосуються анатомічних, морфологічних, фізіологічних і таксономічних з використанням морфологічних ознак досліджень рослин та грибів у широкому розумінні. Перевага надається статтям, написаним англійською мовою, проте також приймаються до розгляду публікації, написані українською або російською мовами.

Обсяг публікації – не обмежений; шрифт Times New Roman, розмір – 12, відступ – 1,25 см, інтервал – 1,5; усі поля – по 2 см; вирівнювання по ширині.

Порядок тексту: 1) УДК, 2) назва публікації, 3) імена і прізвища авторів, 4) анотація (не менше 100 слів) і ключові слова мовою основного тексту, 5) назви і адреси установ і e-mail авторів, 6) основний текст, 7) список використаних джерел наведеного зразка, 8) підписи до рисунків і таблиць мовою основного тексту і продубльовані англійською мовою. У випадку, якщо основний текст подано українською або російською мовою, після підписів подаються англійською мовою: 1) назва публікації, 2) імена і прізвища авторів, 3) анотація (не менше 100 слів) і ключові слова, 4) назви і адреси установ і e-mail авторів.

Посилання в тексті просимо подавати наступним чином. Для одного автора: (KONDRACKI 1978); для двох авторів: (CAPELLETTI & POLDINI 1984); для трьох і більше авторів: (CIEŚLIŃSKI *et al.* 2009). Допускаються посилання: KONDRACKI (1978: 55-60); (KONDRACKI 1978, 1980).

Матеріали просимо надсилати на скриньку редакції ([novikoffav@gmail.com](mailto:novikoffav@gmail.com)). Текст слід надсилати у форматах «.doc», «.docx» або «.rtf». Рисунки слід подавати окремими файлами у форматі «.jpg» або «.tiff» з роздільністю не менше 300 dpi, або ж вставляти у кінці текстового файлу на окремих сторінках. Таблиці слід подавати окремими файлами у форматі «.xls» або «.xlsx», або ж розміщувати у кінці текстового файлу.

Кожен автор отримує безкоштовно pdf власної статті

Редакція залишає за собою право редагувати і відхиляти матеріали, які не відповідають правилам оформлення або ж тематиці журналу.

*Зразок оформлення списку використаних джерел:*

**CAPELLETTI E. & POLDINI L. 1984.** Seed morphology in some European aconites (*Aconitum*, Ranunculaceae). *Plant Syst. Evol.* **145**: 193-201.

**CIEŚLIŃSKI S., CZYŻEWSKA K., FABISZEWSKI J. 2003.** Red list of extinct and threatened lichens in Poland. In: K. CZYŻEWSKA (ed.), The threat to lichens in Poland. *Monogr. Bot.* **91**: 13-49 (in Polish).

**PACZOSKI J. 1927.** *Aconitum*. In: W. SZAFER (ed.), *Flora Polska*. **3**: 19-25. PWN, Warszawa-Krakow.

**KONDRACKI J. 1978.** *Karpaty*. Wydawnictwo Szkolne i Pedagogiczne, Warszawa.

# INFORMATION FOR AUTHORS

*Modern Phytomorphology* publishes original research articles, reviews and short reports covering anatomical, morphological, physiological and taxonomical on the base of morphology investigations of plants and fungi in wide sense. Journal prefers manuscripts written in English, but also accepts papers in Russian and Ukrainian.

*Modern Phytomorphology* is annual.

The manuscript size is unlimited; font – Times New Roman, size – 12 pt., indentation – 1,25 cm, 1,5-spaced, width fitted; margins 2 cm on all four sides.

Text sequence: 1) article title, 2) author's names, 3) abstract (no less than 100 words) and keywords in the language of main text, 4) institute, postal address, e-mail, 5) main text, 6) references by the following examples, 7) titles for figures and tables in the language of main text and in English. If the language of the main text is different from English, than you also must write in English by 10 pt.: 1) article title, 2) author's names, 3) abstract (no less than 100 words) and keywords, 4) institute, postal address, e-mail.

References in the text should be quoted as follows. For one author: (KONDRACKI 1978); for two authors: (CAPELLETTI & POLDINI 1984); for three or more authors: (CIEŚLIŃSKI *et al.* 2009). Also can be quoted as KONDRACKI (1978: 55-60) OR (KONDRACKI 1978, 1980).

Please send the manuscripts to the editor ([novikoffav@gmail.com](mailto:novikoffav@gmail.com)). Text should be saved as «.doc», «.docx» or «.rtf» files. Images should be given as separate “.jpg” or “.tiff” files (300 dpi), or they also may be placed at the end of the main file on the separated pages. Tables should be given as separate “.xls” or “.xlsx” files, or they can be placed at the end of the main file on the separate pages too.

Pdf of each paper are supplied to each author free of charge.

Editorial board reserves the right to edit and decline the papers which have format errors or do not correspond to the journal thematics.

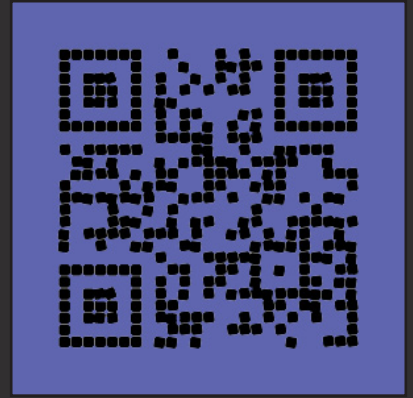
## References examples:

**CAPELLETTI E. & POLDINI L. 1984.** Seed morphology in some European aconites (*Aconitum*, Ranunculaceae). *Plant Syst. Evol.* **145**: 193-201.

**CIEŚLIŃSKI S., CZYŻEWSKA K., FABISZEWSKI J. 2003.** Red list of extinct and threatened lichens in Poland. In: K. CZYŻEWSKA (ed.), The threat to lichens in Poland. *Monogr. Bot.* **91**: 13-49 (in Polish).

**PACZOSKI J. 1927.** *Aconitum*. In: W. SZAFER (ed.), *Flora Polska*. **3**: 19-25. PWN, Warszawa-Krakow.

**KONDRACKI J. 1978.** Karpaty. Wydawnictwo Szkolne i Pedagogiczne, Warszawa.



The comparative study of plant structure, morphology and anatomy, has always been the backbone of plant systematics, which endeavours to elucidate plant diversity, phylogeny and evolution. The second half of the 20<sup>th</sup> century has been a fascinating period in which systematics and structural studies greatly profited from new techniques and methods.

Peter K. Endress et al. 2000

ISSN 2226-3063  
e-ISSN 2227-9555