

Отмечая особенности макро- и микроструктуры придаточных корней покрытосеменных многолетников, принадлежащих к разным жизненным формам и таксонам, можно заключить, что всем исследованным видам-экстремалам в тундре свойственна единая стратегия, выражаясь в миниатюризации вегетативных органов. Однако для представителей различных таксонов характерны разные пути адаптации к экстремальным условиям среды, обусловленные как внутренними причинами (наличием или отсутствием камбия, степенью его активности и т. п.), так и факторами внешней среды. Для объективного заключения о путях адаптации особей любого вида арктической флоры к условиям среды необходим комплексный сравнительный анализ морфологической организации корневой системы, анатомической структуры корней и подземных органов побеговой природы, позволяющий безошибочно идентифицировать жизненную форму вида.

### Литература

- Воронин Н. С. Руководство к лабораторным занятиям по анатомии и морфологии растений. М.: Просвещение, 1972. 160 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Сов. наука, 1962. 377 с.
- Серебрякова Т. И. Жизненные формы растений // Жизнь растений. М.: Просвещение, 1974. Т. 1. С. 87–98.
- Таршис Г. И. Подземные органы многолетних травянистых растений. Свердловск: Изд-во СГПИ, 1975. 133 с.
- Таршис Л. Г. Анатомия подземных органов высших сосудистых растений. Екатеринбург: Изд-во УрО РАН, 2007. 221 с.
- Таршис Л. Г., Таршис Г. И. Миниатюризация структур у растений как адаптивная стратегия видов в экстремальных условиях среды // Материалы Всерос. конф. XII съезд РБО. Ч. 1. Петрозаводск, 2008. С. 232–234.
- Шилова Н. В. Ритмы роста и пути структурной адаптации тундровых растений. Л.: Наука, 1988. 212 с.
- Hagemann W. The relationship of anatomy to morphology in plants: a new theoretical perspective // Intern. J. Plant-Sciences. 1992. Vol. 153. №.3. Pt. 2. S. 38-48.
- Tarshis L. G. Structural diversity of roots: The comparative analysis and modeling // 7<sup>th</sup> ISRR Symposium Root Research and Applications. BOKU Wien, 2009. Short Paper Abstracts. P. 216

## РАЗНООБРАЗИЕ ПОЧЕК У ПОБЕГОВ РАЗНЫХ МОРФОФУНКЦИОНАЛЬНЫХ ТИПОВ В КРОНЕ ХУРМЫ КАВКАЗСКОЙ (*DIOSPYROS LOTUS* L.) НА ПОЗДНЕЙ ГЕНЕРАТИВНОЙ СТАДИИ

Е. В. Фатьянова, И. С. Антонова  
*alopecurus@mail.ru, ultmaceae@mail.ru*

Вопросы строения почек разных видов растений приобрели особую актуальность со времени создания Х. Раункиером системы жизненных форм, в основе которой лежат представления о способах защиты почек в неблагоприятных условиях.

приятный период. Роль знаний о внутрипочечной стадии развития побега для понимания строения и формирования растительного организма подчеркивали также И. Г. и Т. И. Серебряковы и их последователи (Серебряков, 1952, 1962; Шилова, 1969; Серебрякова, 1971, 1972).

Хурма кавказская (*Diospyros lotus L.*, *Ebenaceae Gurke*) – представитель тропического семейства эбеновых, принадлежащий к группе эволюционно молодых листопадных видов умеренного пояса.

Исследование разнообразия почек в кроне взрослых деревьев хурмы кавказской проведено на 32 женских модельных деревьях поздней генеративной стадии, произрастающих на территории Черноморского побережья Кавказа. Побеги для исследования были собраны с 2004 по 2009 год в феврале, почки не имели следов набухания. Специально проведенный анализ показал, что до начала разворачивания почек образования новых листовых зачатков не происходит, а имеющиеся находятся в состоянии покоя. В общей сложности рассмотрено 54 побеговые системы, 116 побегов и 591 почка. У почек подсчитывалось количество зачатков органов, измерялась длина каждого зачатка.

Морффункциональные группы побегов, исследованные с точки зрения разнообразия пазушных почек, и побеговые системы, формируемые ими, представлены на рис. 1.

Ростовые побеги (0,7–1,5 м, 30–72 листьев, диаметр основания 10–14 мм) формируют ростовые побеговые системы, обеспечивающие развитие многолетних осей ветви. Почки на них исследованы выборочно: верхние 5–6 подряд, а ниже – каждая пятая или десятая (в зависимости от количества почек на побеге). «Структурные» побеги (могут достигать 1 м длины, но диаметр их основания не превышает 8 мм) образуют побеговые комплексы среднего структурного уровня кроны, создающие фрагменты ветвей с продолжительностью жизни до 6–7 лет (рис. 1а). На «структурных» побегах исследованы почки в верхней, средней и нижней части побега. Мелкие побеги, выполняющие ассимиляционную и генеративную функции, составляют основную массу побегов кроны, то есть «заполняют» ее пространство. Они существуют до четырех лет, образуя характерные побеговые комплексы (рис. 1а), обозначенные нами как «заполняющие». На них исследованы все имеющиеся почки. Отдельно имеет смысл рассматривать малые побеговые системы, у которых на второй год жизни образуются исключительно эфемерные побеги. Такие комплексы, выполняя пластическую и генеративную функции, отмирают как единое образование после созревания плодов. Они обозначены в данном исследовании как «эфемерные» (рис. 1а). На этих побегах также исследованы все имеющиеся почки. В целом разнообразие побеговых систем взрослых растений хурмы кавказской охарактеризовано нами ранее (Антонова, Фатьянова, 2009).

Пазушные почки хурмы кавказской перед распусканием содержат зачатки листовых органов и зачатки цветков в пазухах органов, переходных от катафиллов к листьям срединной формации (Фатьянова, Антонова, 2009).

Для того чтобы показать, что почки в пределах побегов достоверно различны по «мощности» (то есть размерам и возможности развития), был использован признак суммы длин всех зачатков листовых органов в почке. У каждого из исследованных морфофункциональных типов побегов почки были сгруппированы по признаку количества зачатков и сравнивались по сумме длин зачатков. В результате у ростовых побегов было показано наличие восьми достоверно различающихся по «мощности» групп почек, у «структурных» – шести, у «заполняющих» – трех групп. Эфемерные побеги характеризуются малым разнообразием почек в их составе (количество зачатков варьировало от 9 до 12), и все эти почки отмирают после завершения вегетационного сезона. Они рассматривались как единая группа.

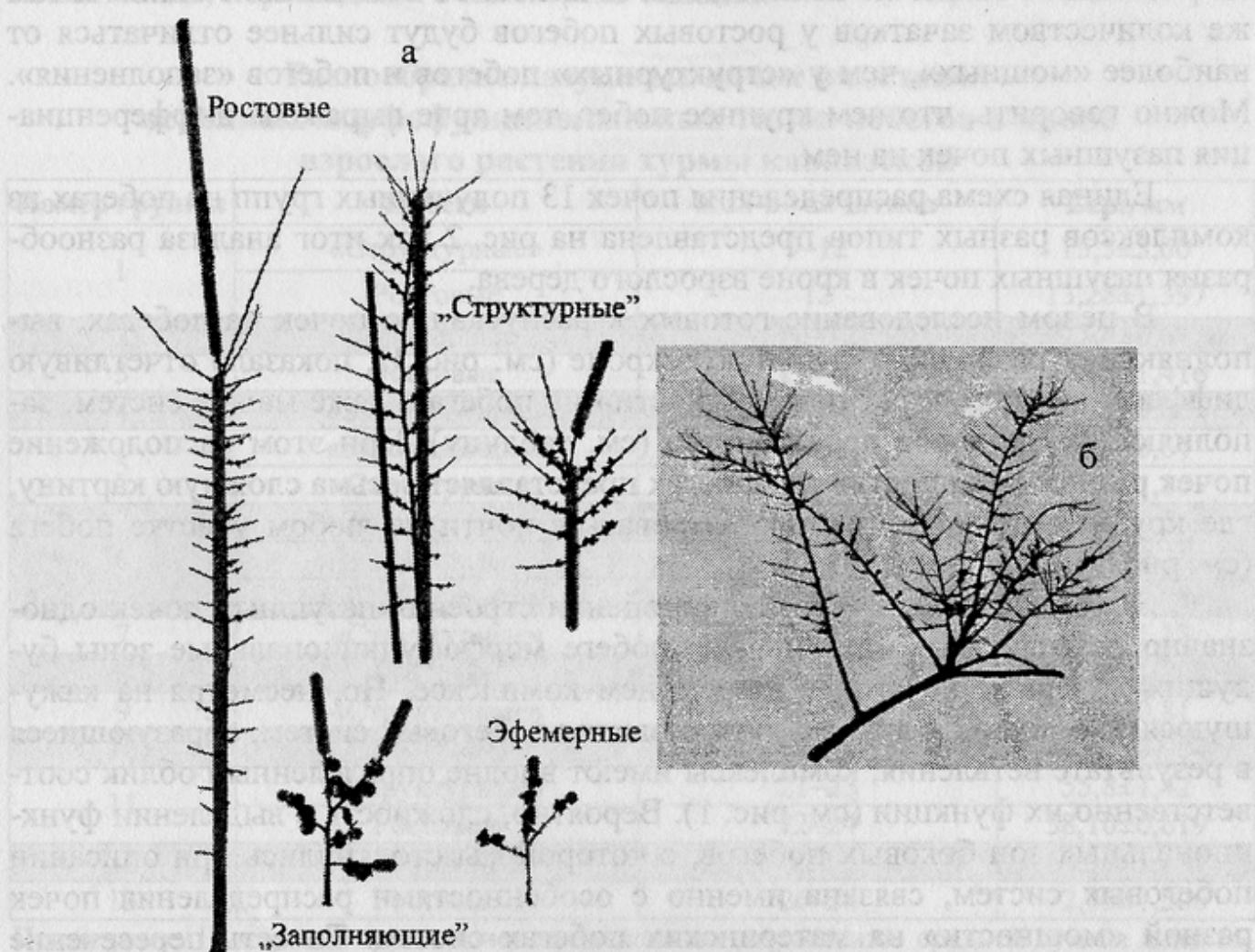


Рис. 1. Морфофункциональные группы побегов: а – основные морфофункциональные типы побегов хурмы кавказской и образуемые ими побеговые системы (выделены побеги, исследованные с точки зрения разнообразия почек); б – развитие побегов и побеговых систем из спящих почек на осевом побеге ветви хурмы кавказской

Изучение разнообразия пазушных почек на побегах с побеговых систем разных типов было завершено сопоставлением полученных групп. Выделенные у разных типов побеговых систем группы почек были ранжированы по средней сумме длин зачатков органов. Затем для соседних групп проводился анализ достоверности различий этого показателя с помощью одно-

факторного дисперсионного анализа. Полученная сквозная иерархия групп почек по «мощности», характеризующая в целом разнообразие почек в кроне взрослого растения *D. lotus*, показана в таблице ниже.

У основных побеговых систем кроны взрослого дерева хурмы кавказской выявлено 13 групп почек по их «мощности». Обращает на себя внимание тот факт, что и самые крупные, и самые небольшие почки формируются у ростовых побегов. Еще один интересный результат: почки завершающих свое развитие эфемерных побеговых систем, которые уже не раскрываются в следующий весенний сезон, оказываются, тем не менее, крупнее, чем самые слабые почки ростовых побегов, формирующиеся в нижней их части. А почки «заполняющих» и «структурных» побегов оказываются крупнее, чем почки ростовых с таким же количеством зачатков. То есть почки с одним и тем же количеством зачатков у ростовых побегов будут сильнее отличаться от наиболее «мощных», чем у «структурных» побегов и побегов «заполнения». Можно говорить, что чем крупнее побег, тем ярче выражена дифференциация пазушных почек на нем.

Единая схема распределения почек 13 полученных групп на побегах из комплексов разных типов представлена на рис. 2 как итог анализа разнообразия пазушных почек в кроне взрослого дерева.

В целом исследование готовых к распусканью почек на побегах, выполняющих различную функцию в кроне (см. рис. 1), показало отчетливую дифференциацию почек по «мощности» на побегах, даже малых систем, заполняющих кроновое пространство (см. таблицу). При этом расположение почек разной «мощности» на побегах представляет весьма сложную картину, где крупные почки могут сформироваться почти на любом участке побега (см. рис. 2).

Это не позволяет с помощью оценки строения пазушных почек однозначно разделить на материнском побеге морффункциональные зоны будущих дочерних побегов в двухлетнем комплексе. Но, несмотря на кажущуюся возможность любого пути развития побеговых систем, образующиеся в результате ветвления, комплексы имеют вполне определенный облик соответственно их функции (см. рис. 1). Вероятно, сложность в выделении функциональных зон боковых побегов, с которой мы столкнулись при описании побеговых систем, связана именно с особенностями распределения почек разной «мощности» на материнских побегах систем. То есть пересечение морффункциональных зон боковых побегов во всех исследованных типах побеговых систем, по-видимому, определяется смешанным расположением разных по «мощности» почек на материнском побеге.

В соседстве «сильных» и «слабых» почек на побеге хурмы кавказской угадывается черта тропического происхождения, некое разнообразие возможностей в формировании побеговых комплексов. То есть меньшая детерминированность развития, чем та, что наблюдается у растений умеренной зоны.

В развитии элементов вторичной кроны *D. lotus* находит свое отражение разнообразие возможностей создания побеговых систем разного про-

странственного строения. Пробуждение спящей почки возможно на любом участке длительно живущих осей в кроне (см. рис. 1б), и даже на небольших побегах со сроком жизни в пределах пяти лет может развиться побег из спящей почки.

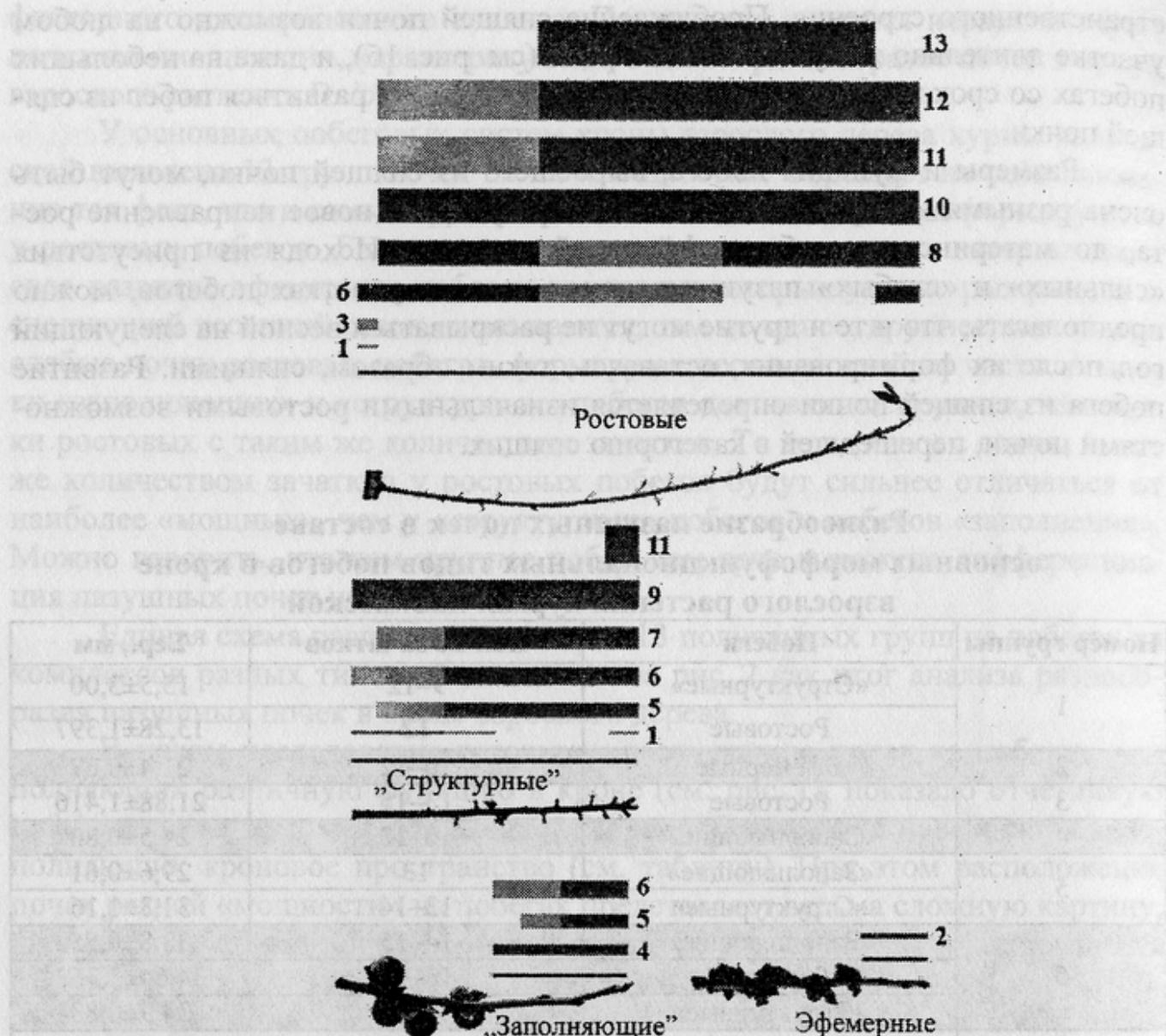
Размеры и функция побега, выросшего из спящей почки, могут быть очень разными – от ростового побега, образующего новое направление роста, до материнского побега эфемерной системы. Исходя из присутствия «сильных» и «слабых» пазушных почек на всех участках побегов, можно предполагать, что и те и другие могут не раскрываться весной на следующий год после их формирования, оставаясь, таким образом, спящими. Развитие побега из спящей почки определяется изначальными ростовыми возможностями почки, перешедшей в категорию спящих.

### Разнообразие пазушных почек в составе основных морфофункциональных типов побегов в кроне взрослого растения хурмы кавказской

Номер группы	Побеги	Кол-во зачатков	$\Sigma$ ср., мм
1	«Структурные»	9–12	15,5±3,00
	Ростовые	12	13,28±1,397
2	Эфемерные	10–12	21,4±0,67
3	Ростовые	13–15	21,88±1,416
4	«Заполняющие»	10–12	24,5±0,80
5	«Заполняющие»	13	29,6±0,61
	«Структурные»	13–14	31,3±1,16
6	«Заполняющие»	14–15	33,8±0,55
	Ростовые	16–18	34,64±1,362
	«Структурные»	15	34,9±0,88
7	«Структурные»	16–17	40,6±1,13
8	Ростовые	19	44,25±1,509
9	«Структурные»	18–20	46,7±0,81
10	Ростовые	20–21	49,17±0,904
11	«Структурные»	21–23	55,8±1,42
	Ростовые	22–24	58,10±0,619
12	Ростовые	25	63,57±1,117
13	Ростовые	26–28	72,75±1,506

Примечание. Нумерация групп почек приведена по возрастанию средней суммы длин зачатков органов.  $\Sigma$ ср. – Средняя сумма длин зачатков, мм (представлена с ошибкой среднего арифметического). Соседние группы различаются цветом заливки строк.

Именно морфологическая пластичность, проявляющаяся в развитии побеговых систем разного строения из спящих почек при формировании вторичной кроны, позволила этому виду расселиться в умеренном поясе, тогда как абсолютное большинство видов семейства – тропические растения теплого и влажного климата.



*Rис. 2. Расположение почек различной «мощности» на побегах основных морфофункциональных типов взрослого дерева *D. lotus*. Побеги представлены на фотографическом изображении и схематически – сплошной тонкой линией выше фото (основание – слева, верхушка – справа). Распределение почек показано с помощью линий разной толщины (самая тонкая линия – почки с наименьшей суммой длин зачатков органов, самая толстая – с наибольшей). Отсутствие линии означает отсутствие почек такой группы на данном участке побега. Темно-серая линия означает частое присутствие таких почек на данном участке, светло-серая – редкое (единичные почки).*

1 – 13 – нумерация групп почек, отсортированных по «мощности», совпадает с приведенной в таблице

#### Литература

- Антонова И. С., Фатянова Е. В. Изменение кроны *Diospyros lotus* L. на основе развития в онтогенезе некоторых типов побеговых систем // Вестник ТвГУ. 2009. Сер.: Биология и экология. № 12. С. 65–76.
- Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1952. 391 с.
- Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Выш. шк., 1962. 378 с.
- Серебрякова Т. И. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М.: Наука, 1971. 360 с.

- Серебрякова Т. И. Учение о жизненных формах на современном этапе // Итоги науки и техники. Ботаника. М., 1972. Т. 1. С. 84–169.
- Фатянова Е. В., Антонова И. С. Разнообразие почек в кроне взрослого дерева *Diospyros lotus* L. (*Ebenaceae Gurke*) // Труды VIII международной конференции по морфологии растений, посвященной памяти И. Г. и Т. И. Серебряковых. М., 2009. С. 231–237.
- Шилова Н. В. Формирование вегетативных почек у некоторых видов *Crataegus* // Бот. журн. 1969. Т. 54. № 8. С. 1169–1185.

## СТРУКТУРА И БИОЛОГИЯ ЦВЕТКА ГАЛОФИТОВ РАЗНЫХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ

Х. У. Халбекова, Д. М. Юсупова, Т. Е. Матюнина  
botany@uzsci.net

Изучение жизненных форм – биоморфология – лежит в основе многих разделов биологии. Именно система вегетативных органов создает жизненную форму, будучи необходимой в каждый момент жизни данного организма (Серебрякова, 1980). Жизненная форма – это биоэкологическая система, адаптированная к определенным условиям среды. Адаптация организмов осуществляется не отдельными органами, а онтогенезом в целом (Шмальгаузен, 1968). Выделение жизненных форм и экологических групп растений основано на вегетативных органах. В онтогенезе растений важную роль играет и адаптированность генеративных органов, которые считались малоподверженными влиянию экологических факторов и не учитывались в структурно-функциональной характеристики как биоморф, так и экологических групп. Ряд авторов (Матиенко и др., 1988; Терехин, 2000; Бутник, 2002) указывают на определенное влияние факторов среды на генеративные органы. В связи с этим представляет интерес рассмотрение структуры и биологии цветка у представителей разных жизненных форм в пределах определенной таксономической и экологической группы видов.

Объектами исследования явились представители семейства *Chenopodiaceae*, произрастающие в пустынной зоне Узбекистана на засоленных почвах. Это гипергалофиты трибы *Salicorniae* подсемейства *Cyclolobeae*: кустарник *Halostachys belangeriana* (Moq.) Botsch., полукустарничек *Halocnemum strobilaceum* (Pall.) M. Bieb., кустарничек *Kalidium caspicum* (L.) Ung.-Sternb., однолетник *Salicornia europaea* L. и эугалофиты из подсемейства *Spirolobeae*: однолетники *Suaeda heterophylla* (Kar. et Kir.) Bunge, *S. microsperma* (C. A. Mey.) Fenzl (Бочанцев, 1953). Наблюдения проведены в естественных условиях в юго-западном Кызылкуме и Мирзачуле, по *K. caspicum* в Ферганской долине в июне – ноябре 2005–2009 гг. Виды относятся к соленакапливающим (23–30% солей) растениям (Акжигитова, 1982). В местах произрастания видов отмечен хлоридно-сульфатный тип засоления при незначительной щелочности, постоянном наличии гипса ( $\text{CaSO}_4$ ) и глауберовой соли ( $\text{Na}_2\text{SO}_4$ ) в почвенном профиле. Морфологию и биологию цветка изучали на