

З.С. Горлачева

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ И АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ПЛАСТИНКИ ЛИСТА *PHYSALIS IXOCARPA* L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В ДОНБАСС

онтогенез, анатомия, семядоли, пластинка листа, *Physalis ixocarpa* L.

Метод структурного анализа является одним из важнейших методов изучения онтогенеза растений. Так, например, типы прорастания семян и строение проростков представляют значительный интерес с точки зрения эволюционной морфологии и филогении. Крупным вкладом в познание онтогенеза и филогении высших растений являются работы И.Т.Васильченко [2], В.К.Василевской [3, 4], А.Л.Тахтаджяна [9]. Эти авторы особое внимание обращают на строение семядолей. В.К.Василевская [4] считает, что в ювенильной фазе проявляются анцестральные черты строения листа и подчеркивает, что факторы среды воздействуют на продолжительность отдельных фаз онтогенеза растения, вызывая при этом изменения в строении листа. Кроме того, по ее мнению, главная роль в изменении строения листа принадлежит переходу растения в новую фазу онтогенеза.

Задачей наших исследований является изучение особенностей онтогенетического развития *Physalis ixocarpa* L. и анатомического строения его пластинки листа в ходе онтогенеза.

Периоды онтогенеза и возрастные состояния описаны по Г.А.Работнову с дополнениями О.В.Смирновой [8]. Фенологические наблюдения проводили по методике И.Н.Бейдеман [1]. В основу анатомических работ положена методика М.Н.Прозиной [7]. Анатомическое строение листовой пластинки проводили с помощью микроскопа МБР-3, для измерений использовали окуляр-микрометр. Изучены толщина листовой пластинки и составляющие мезофилла – палисадная и губчатая ткани, размеры клеток и число их рядов. Определяли количество устьиц в 1 мм², их длину и ширину, размеры клеток верхнего и нижнего эпидермисов. Все измерения проводили на 10 образцах в 20-кратной повторности. Опытные образцы выращивались в богарных условиях на коллекционном участке Донецкого ботанического сада НАН Украины.

Ph. ixocarpa – ценная овощная культура. При изучении роста и развития данного вида в условиях Донбасса установлены следующие периоды онтогенеза: латентный, прегенеративный и генеративный (рис).

Латентный период. Вес 1000 шт. семян – 1,2 г. Семена округло-почковидные, 2,0-2,5 мм длины, соломенного цвета, поверхность мелко-ямчатая. Семя с эндоспермом. Зародыш спирально закрученный, дифференцированный на 2 семядоли, гипокотиль и корешок, занимает, практически, большую часть объема семени. Семенная кожура состоит из эндотелия, остатков интегументальной паренхимы и эпидермиса. Плод ягода в диаметре 3–6 см, разной окраски – от светло-зеленой до светло-оранжевой иногда с фиолетовыми пятнами. Всхожесть и энергия прорастания семян высокие. В чашке Петри при комнатной температуре семена прорастают на третий день, очень дружно – до 50 %. В открытом грунте время прорастания от 17 до 26 дней и зависит от суммы положительных температур и влажности.

Прегенеративный период. *Состояние проростка.* Тип прорастания семян – надземный. При появлении всходов, в стадии петельки гипокотиль голый, только у

основания сомкнутых семядолей имеются малочисленные бугорки будущих волосков. На второй день роста на гипокотиле появляются очень короткие волоски. На третий день гипокотиль выпрямляется и имеет опушение по всей длине. Гипокотиль зеленый 1,5-2,5 см длиной, у основания слегка антоциановый. Корешок – 1 см длины. Семядоли 6 мм длины и 3 мм ширины, широко- или узколанцетные, варьируют по форме и размерам; снизу рассеянно опушены короткими волосками по всей пластинке и более длинными – по жилке, сверху – также рассеянно по всей поверхности и более густо к краю пластинки.

Ювенильное состояние. На четвертый день между семядолями видна почечка. Корень достигает длины 2,5 см, неразветвленный, у основания гипокотиле видны бугорки придаточных корней. На пятый-шестой день разворачивается первый лист. Его длина 1,5-1,7 см длиной и 0,8-1,0 см шириной, черешок до 0,3 см. С обеих сторон имеет рассеянное опушение тонкими волосками и видно слабое жилкование. Гипокотиль – до 2,5 см длины, на котором имеются уже 4-6 придаточных корешка.

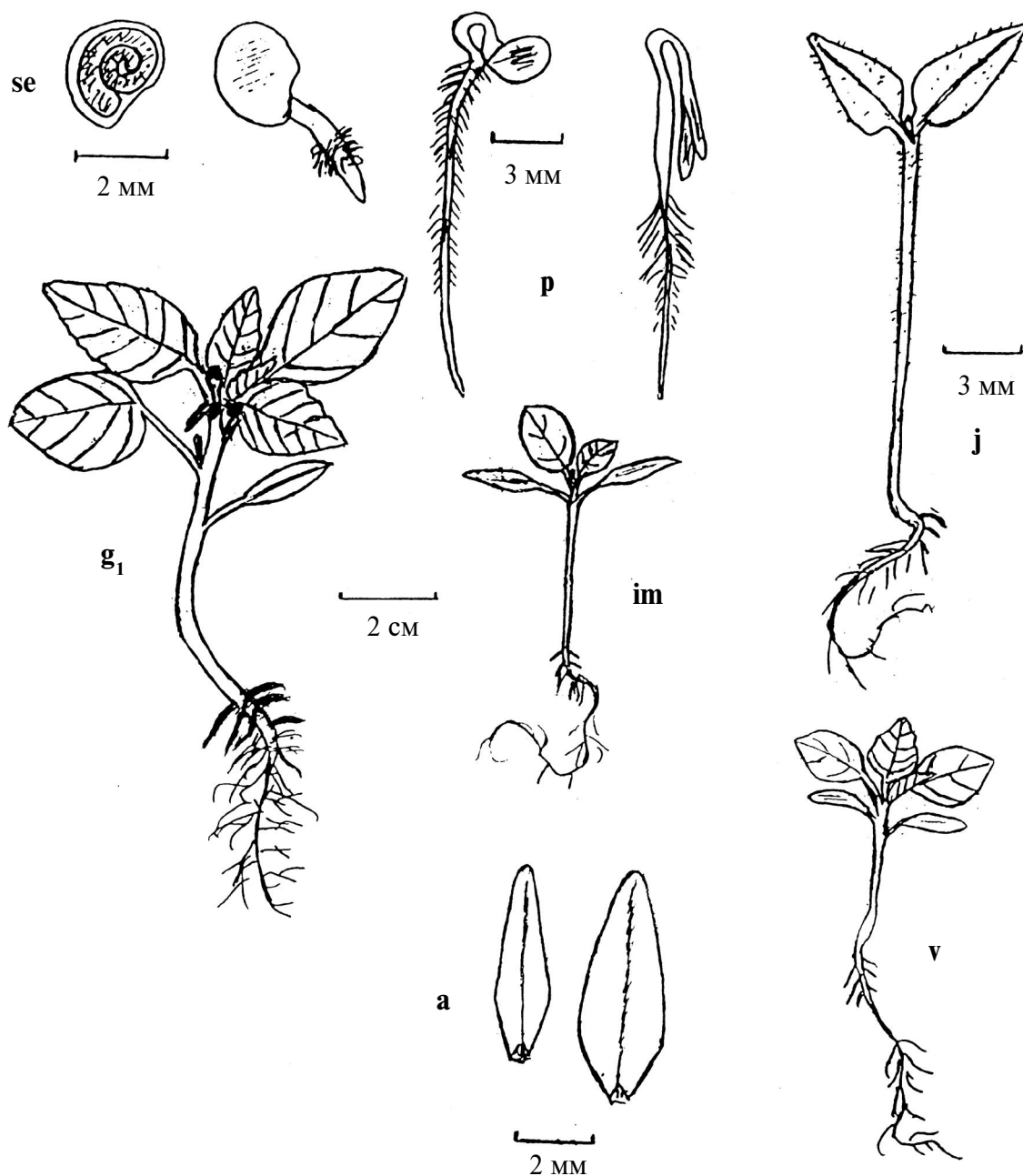
Имматурное состояние. После образования второго листа появляется эпикотиль 0,2 см длины, семядоли достигают длины 1,0-1,2 см и ширины – 0,4-0,5 см, черешок – 0,2 см, форма семядоли – ланцетная. Гипокотиль опушен оттопыренными волосками и имеет антоциановую окраску. Форма второго листа, как и первого, – продолговато-округлая, но немного крупнее – длина пластинки до 2,0 см, ширина 1,0-1,4 см, черешок – 0,6 см. Листья сближены и создается видимость супротивного их расположения.

Виргинильное состояние. Третий лист еще не крупный – длина 2,0-2,2 см, ширина 1,2-1,3 см, черешок – 1 см, но по морфологии уже похож на типичные листья взрослого растения – по краю пластинка мелкогородчатая, хорошо выражено жилкование. Первый и второй листья все еще сближены и супротивно расположены. Семядоли крупные – длина – до 1,7 см, ширина – 0,8 см, черешок – 1,0 см. Гипокотиль до 3,0-3,5 см, эпикотиль – до 1,0 см. Центральный корень ветвится, много придаточных корней. Гипокотиль и черешки листьев рассеянно опушены. В целом прегенеративный период составляет 20-28 дней.

Генеративный период. Первый бутон появляется у основания четвертого листа, который еще не достиг полного развития, но уже имеются небольшие супротивные пятый и шестой листья. Чаще всего при этом на растении все еще остаются семядоли, размеры пластинки такие же, как и в виргинильном состоянии, но их черешки заметно удлиняются до 1,5-2,0 см. Все листья, кроме первых четырех, имеют длинные черешки – 1,5-2,5 см. В основании черешков первых двух листьев видны почки побегов. Первые три листа – очередные. Высота побега до первого бутона сильно варьирует – от 4,0 до 20 см. По мере формирования бутона, у основания листа с бутоном развиваются побеги с зачатками очередных бутонов. Исходя из этого, начало бутонизации можно считать за начало перехода моноподиального ветвления к симподиальному. Все части растения имеют слабое опушение. Взрослое растение достигает высоты 50-70 см, куст ветвистый, раскидистый. Соцветие цимоеидного типа. Венчик желтый, с фиолетовыми пятнами у основания лепестков, сростнолепестной. Цветение и плодоношение растянуто и продолжается до заморозков.

Отмечены особенности онтогенетического развития *Ph. ixocarpa* в Донбассе, семядоли при достаточном увлажнении сохраняются на растении до фазы цветения, при этом значительно увеличиваются в размере; первый лист отличается от последующих листьев формой, краем листовой пластинки и более слабым жилкованием, размеры его в начале генеративного периода мало отличаются от типичных третьего-пятого листьев; в фазе плодоношения листья срединной формации намного крупнее первого листа, который в фазе плодоношения отмирает.

Одновременно нами было проведено изучение анатомического строения пластинки листа и семядолей в разные периоды онтогенеза. Рассматривали строение ассими-



Возрастные состояния *Physalis ixocarpa* L.:

se - покоящееся семя в разрезе; P - проросток; J - ювенильное состояние; im - имматурное состояние; V - виргинильное состояние; G₁ - молодое генеративное состояние; a - форма семядолей.

ляционной ткани верхнего и нижнего эпидермисов листьев разного возрастного периода и в разные фазы развития.

Листья *Ph. ixocarpa* дорсивентральные, тонкие - 37-39 мкм. Толщина верхнего и нижнего эпидермиса 2,0-2,9 мкм. Палисадная ткань образована одним рядом клеток. Коэффициент палисадности листа со среднего яруса - 51,3%. Клетки палисадной ткани вытянутые, плотные. Степень удлинненности клетки (отношение длины к ширине) чаще всего равна 6. Губчатая ткань имеет 3-4 ряда мелких, плотных клеток. Имеются включения. Очертание клеток верхнего эпидермиса округло-извилистое, нижнего -

крупно-волнистое. Проекция клеток верхнего эпидермиса – овальная, а нижнего – распластанная. Экспериментальные данные по результатам анатомического изучения пластинки листа в разные периоды развития представлены в таблицах 1, 2.

Анализ анатомического строения мезофилла семядолей на разных этапах онтогенеза показал сходство их строения со строением мезофилла настоящих листьев, который состоит из палисадной и губчатой ткани. Однако имеются и некоторые особенности в их строении. Так, в ювенильном состоянии толщина верхнего и нижнего эпидермиса семядолей равна $2,9 \pm 0,4$ мкм. Коэффициент палисадности мезофилла семядолей составляет 41%, губчатая ткань рыхлая и имеет 5 слоев, в то время как у первого и второго листьев коэффициент палисадности в этом состоянии выше и приблизительно равен 50 %, а число слоев губчатой ткани меньше – 3-4. В имматурном состоянии толщина семядолей и пластинки первого и второго листьев увеличивается и соответственно увеличивается высота палисадной и губчатой тканей, при этом клетки губчатой ткани гораздо крупнее, а число слоев не меняется. Коэффициент палисадности семядолей выше, но не намного и составляет 42,8 %. Что касается коэффициента палисадности у

Таблица 1. Морфометрические показатели структуры мезофилла листьев разного порядка вида *Physalis ixocarpa* L. в отдельные периоды онтогенеза в Донбассе

| Семядоли, порядок листа | Толщина, мкм, $M \pm m$ | | | | Число рядов губчатой ткани | Ширина клетки палисадной ткани, мкм, $M \pm m$ |
|---|-------------------------|---------------------|-------------------|-----------------------------------|-------------------------------------|--|
| | листовая пластинка | палисадная ткань | губчатая ткань | эпидермы а-верхняя б-нижняя | | |
| Прегенеративный период, ювенильное состояние (j) | | | | | | |
| Семядоля | 34,3±2,4 | 11,8±1,8 | 17,6±1,7 | а-2,9±0,1 | 5 | 1,9± 0,6 |
| Первый лист | 24,5±3,5 | 9,8±1,5 | 9,8±1,6 | а-1,5±0,04 б-1,9±0,1 | 3-4 | 1,9±1,3 |
| Второй лист | 27,4±2,3 | 11,8±2,7 | 11,8±3,1 | а-2,9±0,04 | 3-4 | 2,5±1,2 |
| имматурное состояние (im) | | | | | | |
| Семядоля | 39,2±1,5 | 14,7±1,4 | 19,6±1,8 | а-3,9±0,02 б-3,1±0,6 | 4-5 | 1,9±0,7 |
| Первый лист | 29,4±1,5 | 12,7±2,8 | 9,8±2,4 | а-2,9±0,08 б-1,9±0,1 | 3 | 2,9±1,2 |
| Второй лист | 32,3±2,1 | 19,6±2,2 | 9,8±1,8 | а-2,9±0,06 б-1,9±0,2 | 3-4 | 2,5±0,7 |
| Генеративный период, фаза бутонизации (Б1-Б2) | | | | | | |
| Семядоля | 44,1±3,0 | 19,6±1,5 | 22,5±0,9 | а-1,9±0,05 | 5 | 4,9±1,5 |
| Первый лист | 32,3±2,7 | 16,7±1,8 | 14,7±2,1 | а-2,9±0,05 б-1,9±0,8 | 3-4 | 2,9±1,3 |
| Второй лист | 34,4±2,3 | 16,7±3,5 | 16,8±1,6 | а-1,9±0,6 б-1,5±0,5 | 4 | 2,9±1,5 |
| Третий лист | 34,5±3,1 | 14,7±1,4 | 13,7±3,1 | а-1,9±0,06 б-1,5±0,8 | 3 | 1,9±1,2 |
| фаза плодоношения (P1-P2) | | | | | | |
| 1) лист со средней части побега | 39,2±2,7 | 16,7±2,8 | 14,7±1,1 | а-2,9±0,02 б-1,9±0,2 | 3-4 | 2,9±0,7 |

настоящих листьев, то он значительно возрос и равен - 56,4 (первый лист) и 66,7 % (второй лист). В генеративном периоде семядоли еще больше увеличиваются по всем параметрам, в том числе по высоте обоих слоев мезофилла, и, что интересно, такие показатели, как толщина семядоли, высота столбчатой и губчатой тканей намного выше, чем у первого и второго листьев. Что касается коэффициента палисадности, то у семядолей в генеративном периоде он стал выше - 46,5 %, а у первого и второго листьев снизился и равен - 50,0 %, очевидно за счет затенения их листьями из других ярусов. В фазе плодоношения семядоли отмерли, а лист со среднего яруса имеет приблизительно параметры первого и второго листьев в фазу бутонизации (табл. 1). Что касается строения эпидермиса, прослеживается следующая закономерность. У семядолей очертание клеток верхнего эпидермиса варьирует от почти прямолинейного (округлого) до крупноволнистого. У нижнего эпидермиса наблюдается очертание клеток разной степени извилистости. Эти показатели при смене периодов онтогенеза не меняются. У первого и второго листа очертание клеток верхнего эпидермиса от округлоизвилистого до округлого, а нижнего от мелко- до глубокоизвилистого. Размеры клеток эпидермиса

Таблица 2. Морфометрические показатели устьиц верхнего и нижнего эпидермиса листьев разного порядка *Physalis ixocarpa* L. в разных возрастных состояниях

| Семядоли, порядок листа | Верхний эпидермис | | | Нижний эпидермис | | |
|---|-------------------|----------------|-----------------------------------|------------------|----------------|------------|
| | Устьица | | | Устьица | | |
| | длина, мкм | ширина, мкм | количество в 1 мм ² | длина, мкм | ширина, мкм | количество |
| Прегенеративный период, ювенильное состояние | | | | | | |
| Семядоля | 3,2-3,3 | 12,4-2,5 | 18-20 | 2,9-3,3 | 2,2-2,9 | 16-18 |
| Первый лист | 2,9-3,3 | 2,4-2,5 | 10-14 | 2,4-3,3 | 2,9-3,3 | 45-50 |
| Второй лист | 2,9-3,3 | 2,6-2,9 | 10-13 | 2,4-3,3 | 1,9-2,4 | 56-60 |
| имматурное состояние | | | | | | |
| Семядоля | 4,0-4,3 | 2,6-2,9 | 8-10 | 3,8-4,0 | 2,6-2,9 | 8-9 |
| Первый лист | 2,9-3,3 | 2,6-2,9 | 20-25 | 2,4-3,3 | 1,9-2,9 | 40-47 |
| Второй лист | 2,9-3,3 | 2,6-2,9 | 20-25 | 2,9-3,3 | 2,4-2,9 | 40-45 |
| Генеративный период, фаза бутонизации | | | | | | |
| Семядоля | 4,3-4,8 | 2,9-3,3 | 7-9 | 5,0-5,7 | 3,3-3,8 | 5-6 |
| Первый лист | 3,3-4,8 | 2,4-2,9 | 19-20 | 2,9-3,3 | 2,1-2,6 | 30-35 |
| Второй лист | 2,9-3,9 | 3,3-3,8 | 16-18 | 2,4-3,3 | 2,6-3,1 | 40-43 |
| Третий лист | 2,9-3,3 | 2,9-3,3 | 50-54 | 2,9-3,3 | 2,4-2,9 | 50-56 |
| фаза плодоношения | | | | | | |
| 1) лист со средней части побега | 3,8-4,0 | 2,9-3,3 | 15-18 | 2,9-3,3 | 2,9-3,3 | 35-37 |

у семядолей в ходе онтогенеза увеличиваются. Так, в ювенильном состоянии длина клетки верхнего эпидермиса равна 4,8-8,6 мкм, а в генеративном периоде – 10,5-14,9 мкм, это же относится и к нижнему эпидермису. Увеличение размеров клеток эпидермиса наблюдается и у первого и у второго листа, но размах изменчивости меньше – в ювенильном состоянии длина клетки 4,8-7,1 мкм, в генеративном периоде – 7,1-8,6 мкм.

В процессе развития изменяются размеры и количество устьиц на эпидермисе (см. табл. 2). Семядоли на протяжении всей вегетации имеют очень крупные устьица – на верхнем эпидермисе длина устьиц – 3,3-4,8 мкм, на нижнем – 2,9-3,3 мкм, при этом в процессе онтогенеза размеры устьиц увеличиваются. Та же закономерность отмечена и для настоящих листьев. Наблюдаются очень большие колебания в размерах устьиц. Приведенные выше параметры – наиболее типичные и характерны для большинства устьиц, но встречаются и очень крупные (4,8 - 5,5 мкм длины), или очень мелкие устьица до 1,9 мкм. Однако таких устьиц немного и коэффициент вариации размеров устьиц низкий и равен 9,9 % на верхнем и 12,4 % на нижнем эпидермисе. Количество устьиц на единицу площади также меняется в зависимости от фазы развития и положения листа на побеге. В ювенильном состоянии семядоли имеют наибольшее количество устьиц 18-20 – на верхнем и немного меньше на нижнем эпидермисе – 16-18. По мере развития и роста растения количество устьиц на единицу площади снижается, особенно на нижнем эпидермисе. Необходимо отметить, что количество устьиц у семядолей уменьшается на единицу площади за счет увеличения площади их пластинки, но общее же количество устьиц остается относительно постоянным. Что же касается настоящих листьев, то в имматурном состоянии, по сравнению с ювенильным, количество устьиц увеличивается за счет образования новых единиц. Однако, к началу бутонизации образование новых устьиц прекращается, но площадь листовой пластинки продолжает увеличиваться. В результате количество устьиц на единицу площади уменьшается и на стадии плодоношения стабилизируется: на верхнем эпидермисе – 15-21, на нижнем – 30-37 устьиц, коэффициент вариации по данному показателю (количество устьиц) низкий – 4,5 %. (табл. 2).

Таким образом, в генеративном периоде *Ph.ixocarpa* происходят резкие изменения в строении листа и всего растения. С момента бутонизации изменяется тип ветвления – моноподиальное ветвление заменяется симподиальным, а листья приобретают типичную форму для данного вида. Семядоли достигают максимального размера и вскоре отмирают. При этом у семядолей коэффициент палисадности увеличивается, а у листьев среднего яруса уменьшается. Интересно отметить, что образование новых устьиц на эпидермисе семядолей прекращается в ювенильном состоянии, а у 1-4 листьев – в фазе бутонизации. И у всех последующих листьев, развивающихся по мере ветвления, количество устьиц приблизительно равно этим листьям (исключая самые верхние).

Показатели анатомо-морфологического строения листа *Ph.ixocarpa* подтверждает мезофильную природу вида. При этом первые листья, появившиеся до фазы бутонизации имеют больше элементов ксероморфности, по сравнению с листьями среднего яруса, что несколько противоречит закону В.Р. Заленского [5]. Вероятно причина в том, что эти листья различаются как по времени их заложения так и условиями развития. Так, в работе Е.А. Кондратьевой-Мельвиль [6] имеются данные о том, что структура первых листьев отличается от последующих по причине разного времени их заложения. Первые листья закладываются еще в зародыше, а последующие уже в более поздние фазы онтогенеза. И, кроме того, у *Ph. ixocarpa* различны условия развития первых и последующих листьев. Семядоли и первые листья развиваются в условиях более высокой освещенности, чем листья среднего яруса, что и находит отражение в их структуре.

Таким образом, проведенные исследования показали, что в онтогенезе *Ph. ixocarpa*

выражены три периода: латентный, прегенеративный и генеративный. Четвертый синильный период не выражен, так как растения погибают от заморозков в фазе плодоношения. Прегенеративная фаза короткая и составляет 20-28 дней, при этом растения имеет моноподиально нарастающий побег. Коренные изменения в строении всего растительного организма происходит с момента бутонизации. Разное анатомо-морфологическое строение первых и последующих листьев обусловлено разным временем заложения и условиями их развития. С другой стороны наличие большого числа ксероморфных признаков в анатомическом строении семядолей и первых листьев можно рассматривать как отражение более ксероморфных климатических и экологических условий, в которых протекала эволюция вида.

1. Бейдеман И.Н. Изучение фенологии растений // Полевая геоботаника: в 5 - ти т. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. - Т. 2. - 625 с.
2. Васильченко И.Т. О значении морфологии прорастания семян для систематики растений и истории их происхождения // БИН АН СССР. - 1936. - Вып. 3. - С. 7-66.
3. Василевская В.К. Анатомическое строение зародыша и проростка некоторых травянистых растений // Вестн. ЛГУ. - 1959. - Вып. 1. - С. 48-158.
4. Василевская В.К. Примитивные признаки анатомического строения проростков подсолнечника // Ботан. журн. - 1961. - № 6. - С. 125-134.
5. Заленский В.Р. Материалы к количественной анатомии различных листьев одних и тех же растений // Изв. Киевск. политехнического ин-та. - 1904. - С. 3-195.
6. Кондратьева-Мельвилль Е.А. Закономерности развития и структуры проростка и ювенильного растения желтой акации // Ботан. журн. - 1962. - № 11. - С. 1493-1501.
7. Прозина М.Н. Ботаническая микротехника. - М.: Высш. шк., 1960. - 205 с.
8. Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.Н. Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). - М.: Наука, 1976. - С. 14-61.
9. Тахтаджян А.Л. Вопросы эволюционной морфологии растений Л.: Ленинградского ун-та, 1954. - 214 с.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено: 28.03.05

УДК 581.14:581.8:582.951.2(477.62)

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ И АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ПЛАСТИНКИ ЛИСТА *PHYSALIS IXOCARPA* L. ПРИ ИНТРОДУКЦИИ В ДОНБАСС

З.С. Горлачева

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Результаты изучения особенностей онтогенетического развития показали, что в условиях Донбасса у *Physalis ixocarpa* L. выражены три периода: латентный, прегенеративный и генеративный. Четвертый синильный период не выражен, так как растения погибают от заморозков в состоянии активного плодоношения. Прегенеративная фаза короткая и составляет 20-28 дней. С момента бутонизации происходят коренные изменения в строении всего растительного организма. Показатели анатомо-морфологического строения листа подтверждают мезофильную природу вида. Однако наличие большого числа ксероморфных признаков в анатомическом строении семядолей и первых листьев можно рассматривать как отражение более ксероморфных климатических и экологических условий, в которых протекала эволюция вида.

UDC 581.14:581.8:582.951.2(477.62)

PECULIARITIES OF ONTOGENETIC DEVELOPMENT AND ANATOMIC STRUCTURE OF LAMINAE OF *PHYSALIS IXOCARPA* L. INTRODUCED TO DONBASS

Z.S. Gorlacheva

Donetsk Botanical Gardens, Nat. Acad. Sci. of Ukraine

The results of study of ontogenetic development peculiarities have shown that *Physalis ixocarpa* L. has three pronounced periods under conditions of Donbass: latent, pregenerative and generative. The fourth senile period is not pronounced because the plants die during the frosts in a state of active fructification. Pregenerative stage is short, it lasts for 20-28 days. From the moment of bud formation, fundamental changes in the structure of the whole plant organism take place. The indices of anatomical and morphological structure of leaves confirm mezophylous nature of the species. However, a large number of xeromorphic characters in anatomical structure of cotyledons and first leaves can be regarded as a representation of more xenophyle climatic and ecologic conditions under which the species evolution proceeded.