

З.С.Горлачева

ОСОБЕННОСТИ ОНТОГЕНЕЗА И АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ПЛАСТИНКИ ЛИСТА *PHYSALIS PUBESCENS* L. (*SOLANACEAE* JUSS.) НА РАЗНЫХ ФАЗАХ ЕГО РАЗВИТИЯ В УСЛОВИЯХ ДОНБАССА

онтогенез, анатомия листовой пластинки, *Physalis pubescens* L.

Physalis pubescens L. (физалис земляничный) – однолетник, ценное ягодное растение короткого дня. Родина Северная и Южная Америка.

Существует мнение [1,7], что естественный ареал вида может быть обусловлен не только благоприятными условиями существования, но и конкуренцией с другими видами, а оптимальные условия произрастания могут быть за пределами современного ареала. Интродукционный опыт многих исследователей показал [6,9], что организация вида наиболее полно раскрывается, когда растение оказывается вне привычных для него условий. При этом возможны самые разнообразные модификационные проявления. Однако ряд признаков отличается высокой стабильностью. Так, экспериментально доказано, что строение ассимиляционной ткани листа является родовым признаком и характеризуется стойкостью структуры. И ксерофиты, и мезофиты сохраняют свой тип строения листа даже при резко измененных условиях [3, 13]. Тем не менее, как показали собственные исследования, длительная интродукция некоторых видов в экологические условия Донбасса вызывает довольно значительные изменения в анатомо-морфологической структуре их листа [4,5].

Задачей исследований является изучение особенностей онтогенетического развития *Ph. pubescens* и анатомического строения пластинки листа в разные фазы его развития с целью выявления адаптационных возможностей данного вида и определения оптимальных условий выращивания его в Донбассе.

Исследования проводили на 20 экземплярах, произрастающих в коллекции Донецкого ботанического сада НАН Украины. Растения выращивали без полива. Периоды онтогенеза и возрастные состояния описаны по Г.А. Работнову с дополнениями О.В. Смирновой [12]. Фенологические наблюдения проводили по методике И.Н. Бейдеман [2]. В основу анатомических работ положена методика М.Н. Прозинной [9]. Изучение анатомического строения 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 количество их рядов. При описании эпидермиса использовали методику С.Ф.Захаревича [8]. Определяли количество устьиц в 1 мм², их длину и ширину, размеры клеток верхнего и нижнего эпидермиса. Все измерения проводили в 25-кратной повторности.

Рассмотрим поэтапно онтогенез *Ph. pubescens* и особенности анатомического строения пластинки листа в разные фазы его развития.

Латентный период. Семена *Ph. pubescens* округло-почковидные, 1–1,5 мм длиной и шириной, светло-желтые, поверхность блестящая, мелкобугорчатая. Семя с эндоспермом. Зародыш располагается по периферии семени, занимая 3/4 его объема (рис.). Семенная кожура состоит из эндотелия, остатков интегументальной паренхимы и эпидермиса. Плод – ягода, содержит 90–130 семян, вес 1000 семян – 0,66 г. В лабораторных условиях в чашках Петри семена не прорастают, ни на свету, ни в темноте. В теплице, при посеве в ящик с земляной смесью, семена прорастают на 10–12-й день. Всхожесть семян – 98 %, энергия прорастания – 62 %. В открытом

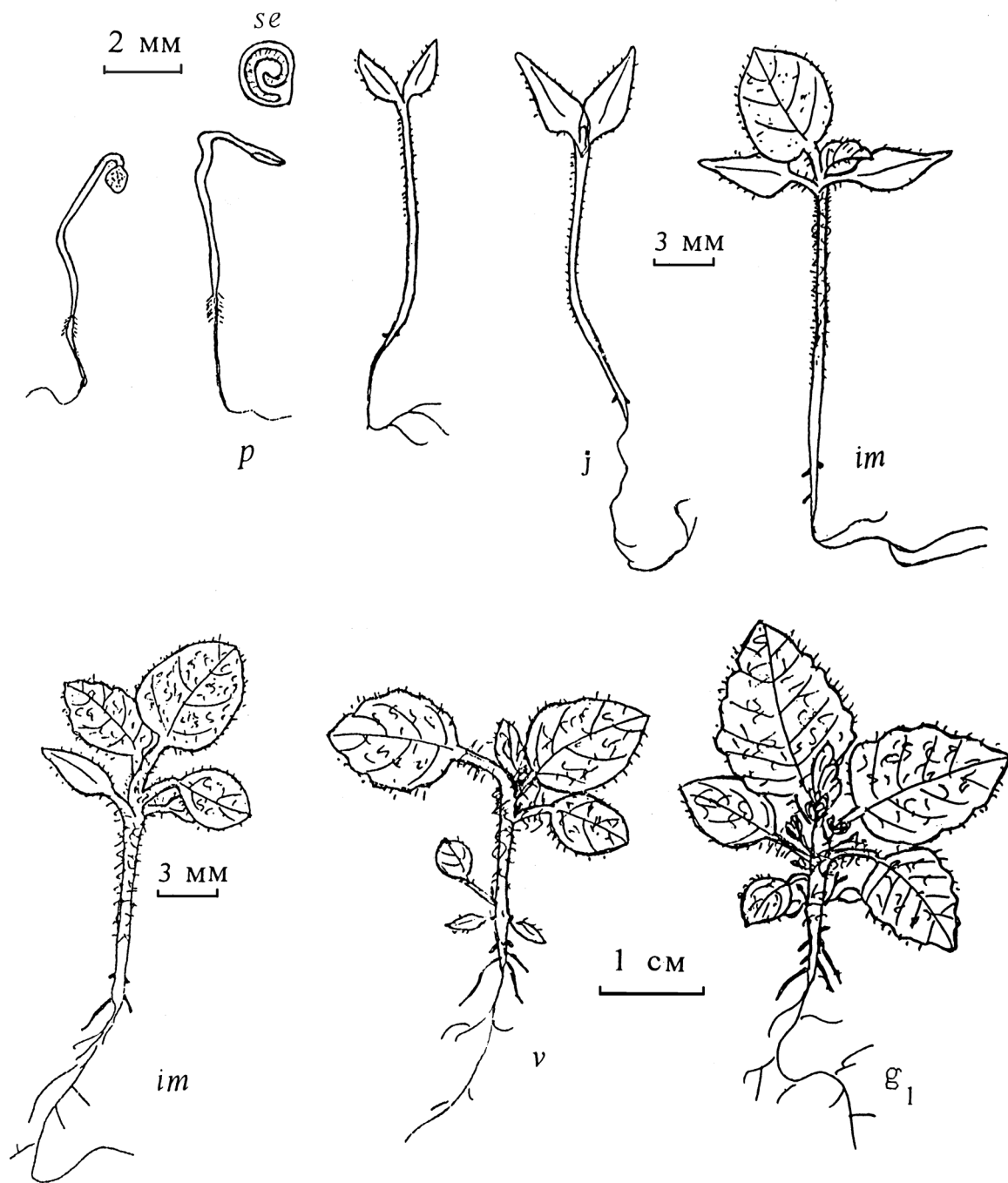


Рис. Возрастные состояния вида *Physalis pubescens* L.

se -покоящееся семя в разрезе; p - состояние проростка; j - ювенильное состояние; im - имматурное; v - виргинильное; g₁ - молодое генеративное.

грунте семена прорастают в зависимости от суммы температур от 12 до 35 дней. Семена сохраняют всхожесть 1-2 года. На второй год всхожесть их очень низкая, а период прорастания увеличивается. Сумма температур влияет и на прорастание семян в теплице. Опытные данные показали, что наименьший период прорастания семян в открытом грунте составляет 10-17 дней при сумме положительных температур не меньше 320 °С. При этом больший эффект достигается при условии, когда эта сумма достигается за небольшой промежуток времени. Так, при высеве семян физалиса земляничного очень рано (начало апреля), прорастание начинается

при большей сумме положительных температур (389,8-390,8 °С), чем, когда семена высевали в мае месяце (табл. 1). Следовательно, наиболее благоприятный период посева семян *Ph. pubescens* - это начало - середина мая.

Прегенеративный период. Проростки. Тип прорастания - надземный. При появлении всходов в стадии петельки гипокотиль голый. При выносе семядолей на поверхность гипокотиль может иметь разную длину, от 0,5 см до 2 см, это зависит от влажности и глубины заделки семян, длина корешка - 1 см. На нижней части гипокотыля, погруженного в почву, на границе с корешком имеются очень короткие всасывающие волоски. Через 1-2 дня семядоли раскрываются. Гипокотиль достигает длины 2,3-2,5 см, желто-зеленый, на протяжении 1 см от семядолей коротко опушенный. Длина корешка 1,3-1,7 см, на его верхней части всасывающие волоски до 0,1 мм, а на гипокотеле у основания корешка видны два бугорка придаточных корней. Семядоли ланцетные, зеленые, голые, только по краю очень редко опушены короткими "ресничками". Снизу тоже голые, только по жилке имеются единичные тонкие волоски. Длина семядолей 4-5 мм, ширина - 2-3 мм. На второй - третий день у семядолей появляется короткий черешок, длиной до 0,5-1,0 мм, с антоцианом (рис.).

Ювенильное состояние. - На четвертый день после появления всходов между семядолями уже хорошо видна почка первого листа. Гипокотиль в верхней части густо опушен короткими оттопыренными волосками. В средней части имеет антоциановую окраску. На погруженной в почву части гипокотыля хорошо видны четыре придаточных корешка от 2 до 5 мм длиной, а три в виде бугорков. Корень длиной - 1,5-2 см начинает ветвиться. Семядоли 6-7 мм длиной, 3 мм шириной, черешок опушен, 1 мм длиной. Семядоли опушены по краю и снизу по жилке. На 8-10 день роста оформляется первый лист, в пазухе черешка которого хорошо видна почка следующего листа. При этом усиливается опушение гипокотыля - волоски более длинные и густые, особенно густое опушение в верхней его части. Семядоли крупные, разные по размеру,

Таблица 1. Фазы и периоды развития *Physalis pubescens* L. в разные годы интродукции в Донбасс

Год	Дата		Период прорастания, дни	Начало бутонизации	Виргинальный период, дни
	высева семян	появление всходов			
1993	15.05	25.05	10	26.06	33
1995	23.04 15.050	22.05 31.05	29 17 320 °С*	8.07 3.07	48 35
1996	6.05	27.05	21 340,2°С	16.07	50
1997	5.05	22.05	17 338,6 °С	5.07	45
1998	9.04	11.05	33 389,8 °С	30.06	51
2001	11.04	14.05	33 390,4 °С	2.07	50
2002	2.04	7.05	35	27.06	52

Примечание: *в знаменателе - сумма положительных температур

длина их – 9–10 мм, ширина – 5,5–6,0 мм, черешок 2–3 мм, густо опушен. Опушение семядолей такое же как было раньше. Первый лист округлый длиной 6 мм, шириной – 5,5 мм ширины, длина черешка 2 мм. У этого листа хорошо видны 3 боковые жилки. Сверху по краю и снизу по жилкам лист рассеянно опушен длинными волосками. Черешок также опушен. Черешок имеет антоциановую окраску, а лист зеленый. На центральном корне имеются боковые, до 1 см длиной, придаточные корешки – 8 штук до 5 мм длиной.

Имматурное состояние. При появлении второго листка, первый значительно увеличивается в размерах: длиной 1,2 см и шириной 1,0 см, хорошо видна центральная жилка. С обеих сторон рассеянно опушен длинными волосками, черешок до 0,6–0,7 см длины, густо опушен. Размеры семядолей почти не изменились. Появляется короткий эпикотиль, до 2 мм длиной. С появлением третьего листа ветвление корня усиливается, появляется много придаточных корней. Гипокотиль густо опушен оттопыренными волосками, эпикотиль – длиной 0,6 см. Параметры семядолей не изменились. Первый лист стал крупнее – длина листовой пластинки 1,4 см, ширина – 1 см, длина черешка – 6 мм.

Виргинильное состояние. С появлением четвертого листа, длина корней достигает 5–6 см, развивается большое количество придаточных корней. Семядоли крупнее: длина их 1,0–1,2 см, ширина – 0,5–0,6 см, черешок до 4 мм. Первый лист также увеличивает свои размеры: черешок 5–6 мм, длина пластинки 16–19 мм, ширина – 15–17 мм, форма широко-яйцевидная. При достижении полного развития четвертого листа, длина черешка составляет 2,0–2,5 см, пластинка листа – 5,0–5,5 см длиной и 4,4–5,0 см шириной, в пазухах семядолей появляются зачатки побегов. Четвертый лист имеет типичную для данного вида форму пластинки с выемчатым краем. Листья и семядоли сверху рассеянно опушены короткими щетинками, снизу – только по жилкам. Черешки и стебель густо опушены.

Генеративный период. Генеративный период у *Ph. pubescens* составляет 48–52 дня. Появление бутонов отмечено при наличии у растения 6–7 листьев, в пазухе последних листьев. Семядоли отмерли. У первого листа только немного удлиняется черешок – до 1,2–1,5 см. В пазухах листьев и на месте семядолей появляются небольшие побеги. Листья очередные, но сильно сближены, стебель короткий – до 3 см длины. Листья крупные, но еще не достигли окончательных размеров: черешок 3,5–4,0 см, ширина пластинки – 5,5–6,5 см, длина – 6,5–7,0 см. Все растение более густо опушено короткими оттопыренными волосками. Листья опушены с обеих сторон короткими загнутыми волосками, а по жилке еще гуще опушены более длинными прямыми и извитыми волосками. В период цветения растение становится более мощным, однако высота его изменяется мало, увеличивается количество побегов и их размеры, а также размеры листьев. Соцветия цимеоидного типа. Цветки по одному в пазухе листа. Венчик желтый с фиолетовыми пятнами, сростнолепестной, коротко воронковидный, высота венчика 0,5 см, чашечка при цветке 0,3 см длины. В период завязывания плодов (начало июля) растение практически полностью сформировано. Высота центрального побега зависит от условий произрастания (температура, влажность, освещенность) и максимально составляет 10–25 см. В условиях эксперимента, при недостаточном влагообеспечении, высота растений достигала 7–8 см высоты, при наличии 6–8 побегов разной мощности и длиной 20–4 см. Плод – ягода, 10–15 мм в диаметре, масса – 1,0–1,6 г, желтые, в зрелом состоянии сладкие и ароматные.

Типичный лист со средней части побега имеет черешок длиной 2,5–3,0 см, пластинка листа длиной 8,0–8,5 см и шириной 7,0–7,5 см. Опушение соответствует стадии бутонизации. Цветение и плодоношение растянуто и продолжается вплоть до заморозков.

Одновременно было проведено изучение анатомического строения пластинки листа в разные периоды онтогенеза. Рассматривали строение ассимиляционной ткани и верхнего и нижнего эпидермиса листьев разного возрастного периода в разные фазы развития растений.

Таблица 2. Морфометрические показатели структуры мезофилла листьев разного порядка *Physalis pubescens* L. в отдельные периоды онтогенеза, Донецкий ботанический сад НАН Украины, 2002 г.

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	эпидерма		
Прегенеративный период						
всходы (р)						
защищенный грунт						
семядоли	24,5±2,4	11,9±1,8	10,7±1,6	2,0±0,04	4 ряда	2,0±0,08
открытый грунт						
семядоли	23,5±2,3	9,9±1,5	9,8±1,1	2,0±0,07	4 ряда	2,0±0,06
ювенильное состояние (j)						
защищенный грунт						
семядоли	29,4±2,3	13,7±1,8	9,8±1,0	2,0±0,07	2 ряда	4,9±1,3
первый лист	19,6±3,0	8,8±1,7	8,6±1,8	2,0±0,06	2–3 ряда	2,0±0,08
открытый грунт						
семядоли	47,0±3,5	19,6±1,5	19,6±0,9	2,9±0,08	3 ряда	4,9±1,5
первый лист	21,6±2,7	8,8±2,2	8,6±1,6	2,9±0,04	4 ряда	3,9±1,2
имматурное и виргинильное состояние (im+v)						
семядоли	62,8±2,5	29,3±2,3	30,5±2,1	2,9±0,05	4 ряда	4,9±0,09
первый лист	45,2±2,1	23,2±2,3	22,9±3,1	2,9±0,05	4 ряда	4,9±1,3
второй лист	4,5±1,4	22,6±3,5	22,3±1,6	2,9±0,03	4 ряда	4,9±1,5
Генеративный период						
бутонизация (g_1)						
первый лист	44,1±1,5	21,5±2,7	20,8±2,4	2,9±0,02	4 ряда	3,9±1,3
второй лист	42,8±2,7	19,1±1,4	20,4±3,1	2,9±0,06	4 ряда	3,9±1,2
начало цветения (g_2)						
первый лист	43,2±1,4	22,5±2,1	22,4±1,8	2,9±0,04	4 ряда	4,9±0,7
второй лист	48,7±2,7	23,8±2,8	23,2±1,1	2,9±0,06	4 ряда	4,9±0,5
начало плодоношения (g_3)						
второй лист	49,2±3,1	25,2±2,7	24,8±1,3	2,9±0,02	3 ряда	4,9±1,2

Как показали исследования, листья *Ph. pubescens* дорсивентральные, тонкие, 49–52 мкм. Верхний и нижний эпидермис 2,0–2,9 мкм. Палисадная ткань образована одним рядом клеток. Клетки вытянутые, плотно-сомкнутые, губчатая ткань состоит из 3–4 рядов разной плотности, межклетников нет. Имеются включения. Проекция клеток распластанная, очертание клеток верхнего эпидермиса слабоизвилистое, нижнего – глубокоизвилистое. Экспериментальные данные анатомического исследования пластинки листа в разные периоды развития *Ph. pubescens* представлены в таблицах 2, 3.

Согласно литературным данным [11], растения в ювенильном состоянии обладают рядом морфологических особенностей как в общем плане строения, так и в их анатомической структуре отдельных органов. Для проростков наиболее характерны листья с теневой анатомической структурой, которая имеет слабое развитие мезофилла и особенно палисадной

ткани, слабое жилкование, небольшое число устьиц на единицу площади. Однако, как показали исследования, структура мезофилла семядолей *Ph. pubescens* также хорошо развита, как и у листьев других порядков (табл. 2). При этом на протяжении всех возрастных периодов в основном увеличивается толщина мезофилла как пластинки листа, так и семядолей. Например, у всходов толщина семядолей составляет в среднем 23,5–24,5 мкм, а в имматурном состоянии – $62,8 \pm 0,8$ мкм. Толщина первого листа в ювенильном состоянии – $19,9 \pm 0,2$ мкм, а в генеративном периоде 43,1–44,2 мкм. Однако соотношение столбчатой и губчатой тканей относительно постоянно и приблизительно составляет по 50 %, то есть по мере увеличения толщины пластинки листа, при смене возрастных состояний, увеличивается высота обеих тканей. Так, если у первого листа высота палисадной ткани в ювенильном состоянии составляет 8,8 мкм, а губчатой 8,6 мкм, то в генеративном периоде в фазе цветения толщина палисадной ткани стала 22,5 мкм, а губчатой – 22,4 мкм. При этом увеличение слоя обеих тканей происходит за счет укрупнения клеток как в длину, так и в ширину. Кроме того, у губчатой ткани расположение клеток становится более рыхлым, а число рядов не меняется и равно 4–3 (см. табл. 2). Подобные изменения характерны для листьев всех порядков. Однако необходимо отметить, что у семядолей клетки палисадной ткани более вытянутые и узкие. У всходов отношение длины клетки палисадной ткани к ширине составляет 5:1. По мере развития и смены фаз мезофилл семядолей остается более “ксероморфным”, чем у первого листа. Так, в ювенильном состоянии отношение длины к ширине клетки палисадной ткани у семядолей составляет 4:1, у первого листа 2:1, а в имматурном состоянии – у семядолей 6:1 и у первого листа – 4:1. Что касается эпидермиса, то такие показатели как число устьиц и опушение также заметно меняется в зависимости от возраста растения. Отмечены значительные отличия количества устьиц у растений в защищенном и открытом грунте (табл. 3). В защищенном грунте их гораздо больше на эпидермисе, как семядолей, так и первого листа, что, очевидно, объясняется реакцией растений на более высокую сумму температур в теплице и свидетельствует о ярко выраженной приспособительной реакции вида к высоким температурам. В процессе онтогенеза происходит постепенное увеличение числа устьиц как на верхнем, так и на нижнем эпидермисе. Однако их число очень лабильно и зависит от температуры и степени инсоляции. Так, в ювенильном состоянии на верхнем эпидермисе первого листа (открытый грунт) значительно больше устьиц (20–25), чем на этом же листе в последующих возрастных состояниях (10–12), что можно объяснить увеличением числа верхних листьев, которые затеняют нижние. Что касается нижнего эпидермиса, то число устьиц его практически не зависит от степени облиственности растения, но у верхних листьев число устьиц значительно больше. Кроме того, в процессе онтогенеза меняются размеры клеток эпидермиса. По мере роста и приближения генеративной фазы растения, клетки мельчают, как на верхнем, так и на нижнем эпидермисе, но и тут играет роль степень освещения пластинки листа.

Таким образом, проведенные исследования показали, что в онтогенезе *Ph. pubescens* прослеживаются три периода: латентный, прегенеративный и генеративный. Четвертый или синильный период не выражен, так как растение погибает от осенних заморозков в состоянии плодоношения. Такие возрастные состояния как имматурное и виргинильное не имеют четких границ. Кроме того, виргинильное состояние очень короткое и первый бутон появляется на растении, не достигшем взрослого вегетативного состояния: центральный побег укороченный (до 1,5 см), а 5–6 листьев не имеют типичных видовых признаков. Необходимо отметить, что в неблагоприятных условиях произрастания (засуха, загущенность посевов) *Ph. pubescens* проявляет свойства неотении. При этом высота растений не превышает 3 см, ветвление практически отсутствует, имеются только небольшие зачатки побегов в пазухе листьев, листья мелкие – длиной до 2 см и шириной 1,5 см, цветение и плодоношение слабое.

Результаты изучения анатомического строения листа *Ph. pubescens* подтвердили его мезофильный характер. Однако большая степень плотности палисадной ткани у семядолей является очень интересным фактом, заслуживающим внимания. В процессе онтогенеза появляются некоторые ксероморфные признаки, а именно: увеличение количества устьиц и уменьшение размеров клеток. Высокую степень опушенности всех органов растения, нужно рассматривать как защиту от повышенной инсоляции, а не как ксероморфный признак.

Необходимо отметить, что такие качества как короткое виргинильное состояние, неотения, ксерофитизация эпидермиса свидетельствуют о высоком адаптационном потенциале *Ph. pubescens*, что позволяет данному виду, несмотря на мезофильный характер, произрастать в засушливых условиях Донбасса и при отсутствии искусственного полива проходить все фазы развития.

1. *Базилевская Н.А.* Об основах теории адаптации растений при интродукции // Бюл. Гл. ботан. сада АН СССР. – 1981. – Вып. 120. – С. 3-9.
2. *Бейдеман И.Н.* Изучение фенологии растений // Полевая геоботаника: В 5 т. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – Т. 2. – 625 с.
3. *Василевская В.К.* Изучение онтогенеза как один из методов экологической анатомии // Проблемы ботаники. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – Вып 1. – С. 264-281.
4. *Горлачева З.С.* Изучение адаптационной изменчивости эпидермы листа лука поникающего (*Allium nutans* L.) // Интродукция и акклиматизация растений. – 1998. – Вып. 30. – С. 72-77.
5. *Горлачева З.С.* Изменчивость биоморфологических признаков *Agastache foeniculum* O.Ktze. и *Agastache rugosa* (Fisch. et Mey.) O.Ktze. при интродукции в Донбассе // Промышленная ботаника. – 2001. – Вып. 1. – С. 120-125.
6. *Гродзинский А.М.* Популяционный подход при интродукции растений // Бюл. Гл. ботан. сада. АН СССР. – 1986. – Вып. 140. – С. 29-33.
7. *Зайцев Г.Н.* Оптимум и норма в интродукции растений. – М.: Наука, 1983. – 268 с.
8. *Захаревич С.Ф.* К методике описания эпидермиса листа // Вестник Ленинградского университета. – 1954. – № 4. – С. 65-75.
9. *Культясов М.В.* Экологические основы интродукции растений природной флоры // Труды Гл. ботан. сада АН СССР. – 1953. – Вып. 9 – С. 3-37.
10. *Прозина М.Н.* Ботаническая микротехника. – М.: Высш. шк., 1960. – 205 с.
11. *Серебряков И.Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Советская наука, 1952. – 391 с.
12. *Смирнова О.В., Заугольнова Л.Б., Ермакова И.М.* Ценопопуляции растений. – М.: Наука, 1976. – 217 с.
13. *Тюрин Е.В.* Интродукция зонтичных в Сибири. – Новосибирск: Наука, 1978. – 239 с.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 25.03.2003

УДК 635:581.522:577.95:581.8/45:635:6

Обенности онтогенеза и анатомического строения пластинки листа *Physalis pubescens* L. (*Solanaceae* Juss.) на разных фазах его развития в условиях Донбасса. / З.С.Горлачева // Промышленная ботаника. – 2003. – Вып. 3. – С. 158–165.

Приводится подробная характеристика этапов онтогенетического развития *Physalis pubescens* L. и особенности анатомического строения семядолей и первых листьев. Установлено, что такие возрастные состояния как имматурное и виргинильное не имеют четких границ, кроме того, виргинильное состояние очень короткое, а сенильный период не выражен, так как растение погибает от поздних, длительных осенних заморозков в состоянии цветения и плодоношения. Результаты изучения анатомического строения листа показали высокую лабильность таких признаков, как число устьиц и размеры клеток, и относительно постоянную структуру мезофилла независимо от фазы развития и порядка листа. Определен оптимальный срок высевы семян в открытый грунт.

UDK 635:581.522:577.95:581.8/45:635.6

Peculiarities of ontogeny and leaf blade anatomical structure of *Physalis pubescens* L. (*Solanaceae* Juss.) at the different stages of its development in the conditions of Donbass. / Z.S.Gorlacheva // Industrial botany. – 2003. – V. 3. – P. 158–165.

This study was conducted to give the detailed characteristics of the stages of ontogenetic development and peculiarities of the anatomic structure of seed-lobes and first leaves. It was noted that such age-states as immature and virgin ones had no distinct limits, virgin state being very short and senile period being not distinguishable, as the plant perished from the late durative frosts when blossoming and bearing fruits. Studies of the anatomic structure showed that such features as the number of stomas and cell size was labile, and the structure of mesophyll was relatively permanent notwithstanding the development phase and leaf order. The optimum terms of sowing seeds into the ground have been determined.