



МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ИМЕНИ М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

ПРИНОШЕНИЕ ЛЮДМИЛЕ ИВАНОВНЕ ЛОТОВОЙ

**АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ:
ТРАДИЦИИ И ПЕРСПЕКТИВЫ**

*Международный симпозиум,
посвященный 90-летию профессора
Людмилы Ивановны Лотовой*

ЧАСТЬ 2

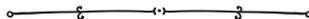
АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ: ТРАДИЦИИ И ПЕРСПЕКТИВЫ



Материалы Международного симпозиума,
посвященного 90-летию профессора
ЛЮДМИЛЫ ИВАНОВНЫ ЛОТОВОЙ

16–22 сентября 2019 г.

В двух частях



Часть 2

**ПРИНОШЕНИЕ
ЛЮДМИЛЕ ИВАНОВНЕ ЛОТОВОЙ**



Москва – 2019

*Издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского фонда фундаментальных исследований по проекту 19-04-20097*



Рецензенты:

А. М. Носов, д-р биол. наук, профессор
(Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова);

Т. Б. Силаева, д-р биол. наук, профессор
(Мордовский государственный университет имени Н. П. Огарева)

Анатомия растений: традиции и перспективы. Материалы Международного симпозиума, посвященного 90-летию профессора Людмилы Ивановны Лотовой. 16–22 сентября 2019 г. В двух частях. – Москва : МАКС Пресс, 2019.
ISBN 978-5-317-06198-2

Часть 2. Приношение Людмиле Ивановне Лотовой / Ред. А. К. Тимонин. – 324 с. : ил.

ISBN 978-5-317-06197-5

Настоящий сборник подготовлен к 90-летию со дня рождения выдающегося отечественного анатома растений Людмилы Ивановны Лотовой, свыше 65 лет проработавшей на кафедре высших растений МГУ. В сборник включены воспоминания самой Л.И. Лотовой, её коллег и учеников, ранее не публиковавшиеся работы Л.И. Лотовой по организации проводящего аппарата сосудистых растений, патологической анатомии яблонь, а также предложения по реорганизации научно-исследовательской работы кафедры, сохранившиеся фрагменты наработок к лекциям, приведён выверенный список её опубликованных работ; 8 специально подготовленных статей по таксономической, биоморфологической, карпологической и эволюционной анатомии соответствуют основным научным интересам Л.И. Лотовой.

Ключевые слова: ботаника, анатомия растений, карпология, история науки, Л.И. Лотова.

УДК 58

ББК 28.56

Plant anatomy: traditions and perspectives. Proceedings of the International Symposium, dedicated to the 90th anniversary of Prof. Ludmila Ivanovna Lotova. September 16–22, 2019. In two parts. – Moscow : MAKS Press, 2019.

ISBN 978-5-317-06198-2

Part 1. The offering to Ludmila Ivanovna Lotova / Ed. by A. C. Timonin. – 324 p.

ISBN 978-5-317-06197-5

This compilation is prepared for the 90th anniversary of late Prof. Ludmila Ivanovna Lotova, an outstanding Russian plant anatomist, who has worked at the Dept. of Higher Plants, Moscow University, for over 65 years. The compilation includes the memoirs of Lotova, her colleagues and students; Lotova's unpublished manuscripts which cover pathological anatomy of the apple tree; her previously unpublished essay of organization of the conductive apparatus of vascular plants; her discovered proposal for reorganizing research at the Department; found fragments of her lecture notes; verified list of Lotova's publications; and also 8 invited papers on taxonomical, biomorphological, carpological and evolutionary plant anatomy which match the scientific problems Lotova was most interested in.

Key words: botany, plant anatomy, carpology, history of science, L.I. Lotova.

ISBN 978-5-317-06198-2

ISBN 978-5-317-06197-5 (Часть 2)

© Авторы статей, 2019

© Биологический факультет МГУ
имени М. В. Ломоносова, 2019

© ООО «МАКС Пресс, 2019



16 сентября 1929 – 04 сентября 2017

ПРЕДИСЛОВИЕ

Стоя у колокольни, сложно расслышать партии отдельных колоколов в несущемся трезвоне. Но если постепенно отходить от колокольни, то трезвон становится всё глуше, но яснее проступает звук основного, самого большого колокола; потом остаётся только его звук. Так и время, унося нас от прошлого, приглушает многоголосие, сохраняя только немногие голоса. Чем дальше в прошлое уходит жизнь кафедры высших растений МГУ второй половины XX – начала XXI века, тем всё заметнее в ней проступает образ Людмилы Ивановны Лотовой...

Л.И. Лотова проработала на кафедре высших растений свыше 65 лет, более 55 лет она вела разнообразные занятия у студентов МГУ и стажёров факультета повышения квалификации, весьма плодотворно изучала анатомию растений. Её научное наследие поражает не числом публикаций, а высоким качеством и уровнем работ, и уже с 1970-х годов Л.И. Лотову воспринимали не иначе как ведущего советского и российского ботаника-анатома. По числу опубликованных учебных пособий Людмила Ивановна не знает равных не только на кафедре высших растений, но и на всём биологическом факультете. Написанный ею учебник широко разошёлся по стране и по-прежнему остаётся наиболее востребованным в современных российских университетах.

Л.И. Лотова принадлежала к той плеяде великих Учителей Московского университета, которые плохо отличали компетенции от квалификаций, совсем не умели заполнять электронные дневники студентов и вести собственные страницы в интернете и даже – страшно сказать – обходились без слова «креативный». Зато они прекрасно знали, что такое наука и университетское образование. Они не преподавали научные сведения, а обучали понимать предмет науки и методы работы с ним, умели научить студентов жить в науке и для науки. Их работа всегда была ярко окрашена индивидуальностью и служила примером высокого профессионализма, не менее значимым для развития студентов, чем содержательная часть проводимых ими занятий.

Публикуемые в этом сборнике воспоминания коллег и учеников Л.И. Лотовой позволяют в какой-то мере получить представления о ней как живом и очень незаурядном человеке. Сама Людмила Ивановна мемуаров не писала и не любила предаваться воспоминаниям, ограничиваясь краткими репликами по тому или иному случаю. Лишь дважды, в конце жизни, она неожиданно «разговорилась», и по счастливой случайности удалось частично записать её рассказы. Читая их, мы имеем редкую возможность взглянуть на мир глазами этого замечательного человека и, возможно, немного приблизиться к пониманию её личности.

В сборнике опубликованы также рукописи, которые Л.И. Лотова хранила многие годы, хотя архива как такового не завела. Отчёт об анатомическом исследовании заболевших яблонь на ВДНХ утратил актуальность – давно уже нет тех яблонь, и новые яблони страдают от новых напастей. Однако этот отчёт очень хорошо показывает, как скрупулёзно и полно Людмила Ивановна анализировала материал, как тщательно она подкрепляла выводы наблюдаемыми фактами – то, что всегда приходится максимально сокращать в публикациях по требованиям редакций журналов и издательств. набросок выступления на Ивановских чтениях, представляющий собой поразительно компактный, но глубокий анализ устройства проводящего аппарата сосудистых растений как целостной системы, напротив, и сегодня заслуживает внимания, по существу предвосхищая интегративный подход, набирающий популярность в современной ботанике.

Публикуемые фрагменты набросков к лекциям показывают, сколь долго и упорно Людмила Ивановна работала над той ясностью и чёткостью формулировок, той строгой логичностью и тем изяществом подачи материала, которыми отличались её лекции, учебник и учебные пособия.

Её соображения о рациональной организации научно-исследовательской работы на кафедре и сегодня не менее актуальны, чем в момент написания, в 1971 году.

Специально подготовленные для сборника научные статьи отражают проблематику, наиболее интересовавшую Л.И. Лотову. Статья В.Ю. Алёнкина и Р.П. Барыкиной перекликается с проведёнными Р.П. Барыкиной и Л.И. Лотовой исследованиями срастания корней кедров. В двух статьях Н.В. Чубатовой проанализирована анатомическая составляющая биоморфологической эволюции ломоносов. Изучение анатомических изменений, сопровождающих преобразования жизненных форм – одно из ранних направлений исследований Л.И. Лотовой.

Больше всего Л.И. Лотова работала в сфере таксономической анатомии растений – эта же проблематика затронута в статьях Е.Э. Северовой и А.П. Федотова и А.К. Тимонина. Эволюционную анатомию растений представляет статья Л.В. Озеровой и А.К. Тимонина. В последний период своей научной деятельности Людмила Ивановна стала отдавать приоритет исследованиям в области карпологии. Данное направление представлено в сборнике работами Т.Д. Веселовой, Х.Х. Джалиловой и А.К. Тимонина и С.В. Полевой.

В книге воспроизведены фотографии и документы из архива кафедры высших растений МГУ, а также фотографии, любезно предоставленные Ю.Е. Алексеевым, Р.П. Барыкиной, Т.Д. Веселовой, племянницей Л.И. Лотовой И. Кокоревой, Т.А. Троицкой, В.Р. Филиным.

А.К. Тимонин

ШТРИХИ К ПОРТРЕТУ

А.К. Тимонин

Timonin A.C. SKETCHES TO PORTRAYAL

Олицетворением кафедральной мудрости признала Людмилу Ивановну креативная молодёжь кафедры высших растений в конце 2002 г., когда кафедра, кажется, в последний раз отмечала новогодний праздник всем составом. И это признание было шуточным только по форме...



«Медаль», которой была удостоена Л.И. Лотова
на новогоднем празднике 2002 г.

За более чем двухвековую историю кафедры высших растений на ней работало свыше 350 человек. Одни – отдавали кафедре считанные месяцы, оставив по себе лишь смутные воспоминания и анкетные данные, зачастую неполные. Другие – трудились на кафедре десятилетиями, внося посильную лепту в её повседневную жизнь. Немногим – посчастливилось стать знаковыми фигурами, определявшими пути развития кафедры и её специфику.

Почти все такие избранные позаведовали кафедрой, подкрепляя свой немалый профессиональный авторитет административным ресурсом. Людмила Ивановна Лотова старательно избегала административных должностей, и лишь в конце 1970-х годов ненадолго проявила слабость и года три была заместителем заведующего кафедрой. Значительность личности Людмилы Ивановны и её значимость для кафедры высших растений были всецело обусловлены её личными качествами и исключительным профессионализмом. Мало кто из признанных кафедральных корифеев мог сравниться с ней по чёткости мысли, эрудированности, организованности и целеустремлённости. Л.И. Лотова не только многие годы была основным лектором по общефакультетским курсам,

осуществляемым кафедрой высших растений, но и неформально возглавляла методическую работу на кафедре. По существу ей мы обязаны тем, что анатомия растений перестала быть только учебной дисциплиной и стала полноценным и весьма весомым научным направлением в деятельности кафедры.

Самое необычное то, что вся многолетняя, столь яркая и результативная научная и педагогическая деятельность Л.И. Лотовой проходила во многом вопреки обстоятельствам, да и её собственным устремлениям. С детства у Людмилы Ивановны было слабое здоровье. Она часто простужалась и подолгу хворала, а из-за осложнений временами даже с трудом передвигалась и теряла сознание. С годами её здоровье несколько окрепло, но редко какой год проходил без пневмонии или тяжёлого бронхита. Слабое здоровье было постоянной помехой, но именно из-за него Людмила Ивановна стала анатомом на кафедре высших растений.

Л.И. Лотова родилась в семье советских служащих, живших на бывшей окраине Москвы, в Газовском переулке, между Сокольниками и исторической Немецкой слободой. Отец её, Иван Иванович Лотов, работал инженером в «Мосводоканале», а мама, Мария Лукинична, была медицинской сестрой и работала в Московском Коммунистическом военном госпитале (впоследствии – Главный военный клинический госпиталь имени академика Н.Н. Бурденко) с самим С.С. Юдиным. Работа в операционной требовала огромной выдержки, полной собранности и чёткости, ответственности и самоотдачи. Сполна обладая этими качествами, Мария Лукинична в полной мере передала их и дочери.

Уже в преклонные годы Людмила Ивановна вспоминала, как Мария Лукинична без уговоров и нотаций враз отучила её от расхлябанности. В 1930-е годы, да и позднее, в советских школах первоклассникам с первых дней задавали уроки на дом. Вначале это были какие-нибудь простые фигурки или орнаменты, которые надо было тщательно вырисовывать в разлинованной «в клеточку» тетради. Так дети развивали навык использования перьевой ручки и вписывания разнообразных штрихов в разлиновку, что облегчало овладение письмом и выработку чёткого почерка. Классу, в котором училась Людмила Ивановна, задали нарисовать брёвнышки. Как и остальные ученицы, она не обратила внимания и не запомнила, сколько и каких брёвнышек требовалось нарисовать. Мария Лукинична уверенно сказала, что из брёвен строят дома, и следовательно, надо нарисовать столько брёвнышек, чтобы хватило хотя бы на избушку. Весь вечер ушёл на вырисовывание брёвнышек, и только когда закончилась тетрадь (24 страницы!), Мария Лукинична признала, что нарисованных брёвнышек может хватить на домик. Разумеется, с невнимательностью и легкомыслием было навсегда покончено, и надо ли удивляться тому, что Людмила Ивановна была эталоном собранности и внимательности?

В 1947 г. Л.И. Лотова с золотой медалью окончила женскую среднюю школу № 319 г. Москвы. В школьные годы она не проявляла склонности

к ботанике, поскольку мечтала стать хирургом. Однако этому решительно воспротивилась Мария Лукинична, резонно заметив, что работа хирурга тяжела физически, и с таким слабым здоровьем Людмила Ивановна не только не справится с нагрузками, но и безответственно подвергнет опасности жизнь и здоровье оперируемого пациента. Физические трудности вряд ли испугали бы Людмилу Ивановну, но безответственность для неё была нестерпима, и от медицинской карьеры пришлось отказаться.

Отказавшись от намерения стать хирургом, она решила поступать в Московский университет на биолого-почвенный факультет, благо, что до него можно было доехать от дома на троллейбусе без пересадок, и это наилучшим образом отвечало состоянию её здоровья. В университете Людмилу Ивановну впечатлили лекции не только ботаника доцента Д.А. Транковского, но и зоологов профессора Л.А. Зенкевича и доцента В.А. Ракова. Специализироваться она стала всё же по кафедре высших растений, поскольку школьницей занималась в кружке на Станции юннатов, где увлекалась выращиванием флоксов. Однако выращиванием любимых флоксов Людмила Ивановна более не занималась, а стала анатомом – по-видимому, дала о себе знать мечта стать хирургом, да и блестящие лекции Д.А. Транковского по анатомии растений на первом курсе этому, несомненно, поспособствовали.

В университете Л.И. Лотову поджидали немалые трудности. Из-за тяжёлой и долгой болезни её чуть было не отчислили за неуспеваемость (академические отпуска в ту пору не практиковали, да и понятия такого, кажется, ещё не было). Лишь целеустремлённость и исключительная организованность в сочетании с мощным интеллектом позволили Людмиле Ивановне сдать все положенные экзамены и зачёты и продолжить обучение. Кроме того, с августа 1948 г. в Московском университете, как и по всей стране, началось решительное искоренение «буржуазного менделизма-вейсманизма-морганизма» и насаждение «передовой мичуринской биологии». Это привело к изрядной дезорганизации учебного процесса: многие ведущие преподаватели, и не только генетики, были отстранены от преподавания или вообще уволены, в попытках бессистемно изменять учебные планы и содержание курсов, качество образования падало.

К этим «глобальным» неурядицам добавились проблемы, специфичные для кафедры высших растений. Интересы и Д.А. Транковского, читавшего лекции по анатомии растений, и доцента М.Н. Прозиной, ведшей большой практикум с большим анатомическим разделом, лежали в области цитологии, эмбриологии и кариологии растений, а не анатомии, и предложить перспективную анатомическую тему студентке Л.И. Лотовой они не смогли. К тому же Д.А. Транковский, заподозренный в симпатиях к «буржуазной генетике», а главное – ещё с гимназических времён враждовавший с тогдашним деканом биолого-почвенного факультета И.И. Презентом, был отстранён от преподавания. С М.Н. Прозиной же отношения у Людмилы

Список

специуров III, IV и V курсов спец. Внесены растения на 1950/51 уч. год.

III курсе

1) Систематика покрытосемянных выс. растений проф. Г.А. Смирнов зар

$$\begin{array}{l} \text{5 сем} \quad 3 \times 18 = 54 \\ \text{6 сем} \quad 2 \times 10 = 20 \\ \hline \end{array}$$

$$\text{74 часа}$$

2) Эволюция растений проф. А.А. Урванов зар

$$\begin{array}{l} \text{6 сем} \quad 2 \times 10 = 20 \text{ з.} \end{array}$$

3) Ароматические растения проф. А.В. Кудряшов зар

$$\begin{array}{l} \text{6 сем} \quad 2 \times 10 = 20 \text{ з.} \end{array}$$

4) Специальн морфологии (морфология вегетативных органов) проф. И.Т. Вербова зар

$$\begin{array}{l} \text{6 сем} \quad 2 \times 10 = 20 \text{ з.} \end{array}$$

IV курсе

1) Цитология и эмбриология раст. проф. Р.И. Мейер зар
 проф. М.Н. Трошина

$$\begin{array}{l} \text{7 сем} \quad 2 \times 18 = 36 \text{ з.} \\ \text{8 сем} \quad 3 \times 10 = 30 \text{ з.} \\ \hline \end{array}$$

$$\text{66 з.}$$

2) Колебания растений проф. А.В. Кудряшов зар

$$\begin{array}{l} \text{8 сем} \quad 4 \times 10 = 40 \text{ з.} \\ \text{8 сем} \quad 2 \times 10 = 20 \text{ з.} \end{array}$$

$$\text{60 з. зар}$$

3) Лоботамия

4) Эмбриология (Вилф, Дитмарш) 7 сем $2 \times 18 = 36 \text{ з.}$!

5) Специальн анатомии раст. проф. Д.А. Трощинский зар
(микроразм. животных) 7 сем $2 \times 18 = 36 \text{ з.}$

б) Работы - сырьевые ресурсы доц. А. Д. Тиражковской
асс. и н. Колешарова

7) Микроэкономика (фрагменты табуляций) доц. А. Д. Тиражковской
7 сем. $3 \times 18 = 54 \text{ з}$
вар (практик)

8) курсы.

1) Статистика проф. Л. П. Крегорович вар.

9 сем. $3 \times 14 = 42 \text{ з}$
2) Культурные растения акад. Н. М. Мухомовский вар.

9 сем. $4 \times 14 = 56 \text{ з}$.

3) Специализация анатомии доц. М. Н. Прошина вар.
(микрочастицы растительных веществ)

9 сем. $4 \times 14 = 56 \text{ з}$.

Вар. курсы высшего растениеводства
#

Учебный план кафедры высших растений, по которому училась Л.И. Лотова

Ивановны «не сложились», хотя та и была руководителем её дипломной работы «Выяснение причины ломкости древесины карликовых подвоев яблони анатомическим методом». Дошло до того, что за полтора месяца до защиты дипломных работ М.Н. Прошина уехала в длительную экспедицию в район города Камышина, даже не поинтересовавшись состоянием лотовской дипломной работы. Ни мобильной телефонной связи, ни Интернета в то время не было, почтовое сообщение с экспедицией было медленным, и Людмила Ивановна в основном была предоставлена самой себе – и в самый ответственный момент подготовки дипломной работы действовала в значительной мере методом проб и ошибок. И только в начале осени, когда Л.И. Лотова уже работала лаборантом на кафедре высших растений, М.Н. Прошина взяла в кафедральной библиотеке «посмотреть из любопытства» её давно защищённую дипломную работу, по ознакомлению с которой не нашла ничего лучше, как выразить удивление от того, что работа получилась «вполне приличной». Ирония судьбы: после кончины М.Н. Прошиной в 1960 г. анатомический раздел большого практикума стала вести именно Л.И. Лотова!

Эта первая исследовательская работа Людмилы Ивановны очень ясно демонстрирует ту тщательность, с которой она прорабатывала материал. Она установила, что прочность отдельных клеток мало сказывается на ломкости древесины, а главную роль играют длина механических элементов, число и относительный объём лучей. Работа была построена в основном на статистической обработке мерных и счётных признаков, но к ней были приложены скрупулёзно выполненные детальные анатомические рисунки вторичной древесины, незаурядные в эстетическом отношении.

Л.И. Лотова окончила университет в 1952 г. с отличием и могла рассчитывать на продолжение обучения в аспирантуре. Однако квота на аспирантские места по биолого-почвенному факультету была невелика, и для Людмилы Ивановны места не оказалось из-за интригантства А.Н. Белозерского. Годом ранее К.И. Мейеру удалось договориться о выделении двух аспирантских мест для выпускниц-отличниц кафедры высших растений Р.П. Барыкиной и Т.П. Головой, а А.Н. Белозерский для своей кафедры смог выпросить меньше мест, чем хотел. Однако он курировал на биолого-почвенном факультете ботаническое направление – в статусе сначала директора Биолого-почвенного НИИ МГУ, а затем – заведующего Ботаническим отделением факультета. Пользуясь своим начальственным положением, он просто перевёл одно аспирантское место с кафедры высших растений на свою кафедру.

Сделать всё «по-тихому» не удалось, и чтобы замять скандал, было принято решение зачислить Р.П. Барыкину в аспирантуру в 1951 году, а Т.П. Голову – в 1952 году. В следующем, 1952 г., на кафедру высших растений было выделено всего одно аспирантское место, и аспиранткой, согласно прежним договорённостям, стала Т.П. Голова, а Л.И. Лотова осталась на кафедре в должности лаборанта.

Надо признать, что кафедра высших растений сильно выиграла от того, что на ней появился такой ответственный и организованный лаборант, поскольку именно в это время началась активная подготовка к перемещению биолого-почвенного факультета с улицы Герцена (теперь – Большая Никитская) в центре Москвы в новое здание на Ленинских (ныне – Воробьёвых) горах. Всю работу по учёту и пакованию кафедральных приборов, книг и учебных материалов вели Л.И. Лотова с лаборанткой З.А. Джагарян под руководством старшего лаборанта Л.Г. Суетовой. Непосредственная перевозка кафедрального добра была возложена на Л.И. Лотову и З.А. Джагарян, которым в качестве такелажников более или менее регулярно выделяли по 5 солдат срочной службы одной из подмосковных воинских частей. Несмотря на сопровождавшие переезд факультета неразбериху и постоянные авралы, ничего из кафедрального имущества не было утеряно или повреждено, и этим кафедра обязана, в первую очередь, лотовскому умению очень чётко и рационально организовать любую работу.

Всё это время кафедра высших растений в полном объёме осуществляла учебный процесс, и Людмила Ивановна как лаборант обслуживала занятия,



Л.И. Лотова,
лаборант кафедры высших растений. 1952 г.

т.е. по заказу преподавателей подбирала наглядные пособия, в нужном порядке размещала их в аудитории, готовила препараты и оборудование для практических занятий.

Эта работа, трудоёмкая сама по себе, осложнялась ещё и тем, что проходила в 1953/54 учебном году «на два дома»: биолого-почвенный факультет оставался в здании на улице Герцена, а геологический факультет, на котором ассистент В.Н. Вехов читал ботанику, уже обосновался в Главном здании на Ленинских горах. Между старым и новым комплексами университетских зданий ходил специально организованный автобус № 111, и Людмила Ивановна еженедельно отвозила и привозила на этом автобусе свёрнутые в рулон демонстрационные таблицы – компьютерных презентаций ведь тогда ещё не существовало.

При этом никого, в том числе и саму Л.И. Лотову, почему-то не смущало то, что тяжеленный рулон таблиц должна таскать через пол-Москвы хрупкая и отнюдь не пышущая здоровьем девушка. В 1950-е годы преподаватели не снисходили до лаборантской работы... К слову сказать, сама Людмила Ивановна, уже будучи профессором, в случае необходимости не брезговала лично подобрать демонстрационные таблицы или показать через эпидиаскоп рисунки из книг на своих лекциях, равно как и сделать заготовки временных препаратов для практического занятия.

7. Ком. 528-529. Тл. 40,4. Раб. зав. каф.		
Основа абвудования:		
Микрооскоп МВН?		/
Микрооскоп МВН.З		/
Микрооскоп Дуои.		/
Микроотам		/
Твердоскопий		/
Мтэйи.		
Ведуты микрооскопические наблюдения	программа	
	И.А. Мейер	
	кабинет	
	кабинет	
8. Ком. 524. Тл. 19,2. Оттисаеаар.		
Осн. абвудования:		
ММФ. Чувствительность		/
Центрифуга		/
Микроанализатор		/
По методу Мейера		/
Микрофотографический аппарат		/
Фото-контрастный аппарат		/
Интерференционный аппарат		/
Мтэйи:		
На Уголоскопическое абвудование	науч. кабинет	
абвудования	кабинет	
9. Ком. 525. Тл. 19,2. Спец. кабинет, иеи.		
Основа абвудования:		
Микрофотографический аппарат		/
Фото-контрастный аппарат		/
Интерференционный аппарат		/
Мтэйи:		
Наблюдения ведутся с помощью	приборов	
доц. П. Раппапорт		
И. Савицкий		
кабинет		

План использования помещений кафедры в новом здании на Ленинских горах.
1952 г.

Судя по росписи планируемого использования помещений кафедры в новом здании, предполагалось, что Л.И. Лотова будет работать лаборантом при заведующем кафедрой К.И. Мейере, но в 1954 году её привлекли к проведению занятий как преподавателя, и Людмила Ивановна резонно поставила вопрос о своём переводе на преподавательскую должность. В октябре 1954 г. её и перевели на должность преподавателя, что, конечно, более соответствовало реалиям. Это было временное решение, и в начале сентября следующего, 1955 г., Л.И. Лотова перешла на полставки ассистента, временно освободившейся после уменьшения нагрузки ассистента О.Н. Чистяковой после рождения ею дочери.

К.И. Мейер предполагал в течение года решить вопрос о переводе Л.И. Лотовой на постоянную полную ставку ассистента, и к лету 1956 г. подготовил все необходимые документы. Не имея склонности утруждать себя административными делами, он просто положил бумаги под стекло своего рабочего стола и передал по телефону Марии Лукиничне Лотовой, чтобы Людмила Ивановна по возвращении с летней практики взяла эти бумаги и шла в отдел кадров для зачисления на должность. Однако в указанном месте бумаг не оказалось, а профессор Л.В. Кудряшов, управлявший кафедрой именем К.И. Мейера, и его «правая рука» О.В. Вальцова прояснить ситуацию не смогли. «Возвращаться» в лаборанты Л.И. Лотова категорически отказалась,



Ассистент Л.И. Лотова, заместитель заведующего кафедрой профессор Л.В. Кудряшов и младший научный сотрудник Т.Д. Веселова. 1961 г.

Лотова Л. И. окончила Бюро по переводу французских
 МТУ по специальности «Металлургия» в 1953 г.
 По окончании курса она работала на кафедре высшего
 металлургии ~~и~~ на металлургическом заводе, а затем ассистентом.
 В этой должности находилась и в настоящее время.
 Уже на студенческой скамье она, заинтересовавшись
 аналитической металлургией, ~~она~~ ~~выступила~~ ~~прекрасно~~ ~~ис-~~
 следовании по аналитическому способу абсорбции, но
 не ~~и~~ ~~связано~~ ~~ее~~ ~~дипломной~~ ~~работой~~. Уже в ~~этой~~ ~~работе~~
~~она~~ выявила характерные черты Л. И. Лотовой: тон-
 кость наблюдений, способность к самостоятельному
 графическому решению, и вместе с тем редкая органи-
 зованность работы. Развивая далее научное и
 обменное, Л. И. Лотова темой для своей диссертации
 избрала сравнительно-аналитическое изучение карби-
 довых абсорбентов, имеющих ^{важное} теоретическое, но и прак-
 тическое значение. На основе изучения абсорбции
 ряда сорбентов этих абсорбентов, она дала основу Карби-
 довым ~~и~~ ~~выявила~~ ~~характер~~ ~~аналитическому~~ ~~данно~~ ~~аб-~~
 сорбции элементу, свойственному древесине
~~металла~~ из нее. Для того же периода произвели
 ряд других наблюдений и измерений, и для
 обработки их вывели методика вариационной статис-
 тики. В этом исследовании Л. И. Лотова показала себе
 умение зрительно наглядно работать, умевшим разба-
 лачивать и вместе с тем Карбидами способностями древесины.
 Вместе с тем, Л. И. Лотова ~~предвзвешив~~ ~~просто~~
 добывает. Практическое значение по разложению

Черновик характеристики Л. И. Лотовой для ходатайства
 о переводе её на должность ассистента. Автограф К. И. Мейера

и после переговоров пришлось им с О.Н. Чистяковой ещё почти два года делить ассистентскую ставку, а К.И. Мейеру – обращаться непосредственно к ректору И.Г. Петровскому. В результате в июне 1958 г. Людмила Ивановна стала полным ассистентом кафедры высших растений.

В 1966 г. Л.В. Кудряшов, уже заведовавший кафедрой высших растений, планировал перевести Л.И. Лотову на должность доцента, но она уступила настойчивым требованиям ассистента В.Н. Тихомирова, который готовился стать директором Ботанического сада МГУ и был сильно озабочен своей статусностью. Доцентом Людмила Ивановна стала в самом конце марта 1967 г. В 1983 г. защитила докторскую диссертацию, но прошло ещё 6 лет особых усилий Г.П. Гапочки и В.Н. Тихомирова, прежде чем она смогла занять подobaющую должность профессора кафедры, в которой и проработала до середины 2005 г., после чего перешла на должность профессора-консультанта.

Хотя Л.И. Лотова вместо аспирантуры попала в лаборанты, она сразу же приступила к выполнению диссертационной работы. В то время научным руководителем всех выполняемых на кафедре высших растений кандидатских диссертаций числился заведовавший кафедрой К.И. Мейер. Он был знаком практически со всеми ведущими ботаниками в стране и за рубежом, состоял с ними в переписке, получал и прочитывал множество научных работ. Время от времени он раздавал сотрудникам библиографические карточки тех статей, которые он считал полезными для соответствующих научных изысканий. К выдаче библиографических карточек сводилось и руководство исследованиями аспирантов и соискателей. В действительности же диссертационными работами руководили другие сотрудники кафедры; они же определяли и тему работы. Таким фактическим руководителем диссертационной работы Людмилы Ивановны стал доцент Д.А. Транковский, которого вновь допустили до профессиональной деятельности на кафедре высших растений.

Л.И. Лотова всегда очень тепло, с неизменным пиететом вспоминала о Д.А. Транковском. Он обладал энциклопедическими познаниями и был блестящим лектором и микроскопистом, но заниматься научными исследованиями не любил, да подозреваю, толком и не умел. Выполненные им за годы работы на кафедре исследования фактически сводятся к описанию препаратов, в них не чувствуется никакой серьёзной последовательно разрабатываемой проблематики. Учитывая анатомические наклонности Людмилы Ивановны, он предложил ей продолжить исследования карликовых подвоев яблони, с которыми в то время много занимались в Плодоовощном институте им. И.В. Мичурина (современный Мичуринский государственный аграрный университет) в связи с предполагаемым внедрением в стране карликового плодоводства. Такое решение как нельзя лучше соответствовало партийной установке на превращение советской науки в непосредственную производительную силу, но по существу не содержало никакой чётко сформулированной научной задачи. Неудивительно, что работа Л.И. Лотовой над диссертаци-

Отчет по учебной работе кафедры Высших растений
Биолого-Почвенного факультета НГУ за 1955/56 учебный год.

1. Учебно-производственная база.

Малый практикум, проводимый кафедрой по анатомии в 1 семестре, морфологии и высшим растениям во 2 семестре проводится параллельно в 4-х одновременно группах в лабораториях малого практикума. Все 4 лаборатории снабжены новыми микроскопами М-10 и лупами ШИ /по 18 шт. на лабораторию./
В текущем учебном году для удобства обслуживания все материалы, необходимые для обеспечения занятий/как спиртовой материал, гербарий, препараты, реактивы и т.д./были размещены в этих же лабораториях и лишь по возможности по мере надобности в течение года из запаса, который хранится в лаборант-

ские образцы материала оказались в таком положении и срочно на ходу пришлось перестроиться и обеспечить курсы «Морфология» прочим проф. Л. В. Кудряшова для стационара, канд. биол. наук ас. Л. В. Савельев для аспирантов.

На кафедре всего один солидный профессор Н. Г. Серебряков/заведует кафедрой ботаники в педагогическом институте./

На кафедре имеются молодые преподаватели, которые всего 2-ой, 3-ий год ведут занятия. Можно не отметить, что они очень тщательно готовят и занятия, хорошо проводят занятия и ведут свою научную работу так ас. Р. П. Лотова по поручению кафедры прочла несколько лекций по анатомии растений вполне успешно. Ас. Лотова Л. И. веда ботанику педагогическую работу одновременно закончила свою работу над диссертацией и сдала все канд. экзамены.

В связи с болезнью преподавательской кафедры и болезнью преподавателя
Н. Г. Серебряков./

Фрагмент кафедрального отчёта с характеристикой деятельности Л.И. Лотовой

ей затягивалась, хотя она и обработала сотни анатомических препаратов, провела многочисленные промеры и подсчёты мерных и счётных признаков ксилемы и флоэмы, изготовила множество превосходных по детальности и точности, филигранных рисунков срезов.

В конце концов, отдел аспирантуры запросил у К.И. Мейера объяснений отсутствия результата работы соискателя Л.И. Лотовой, а он – призвал к ответу Людмилу Ивановну, которая честно призналась, что не имеет ни малейшего понятия о том, что следовало бы написать в диссертации. К.И. Мейер распорядился показать ему все полученные результаты, и Людмила Ивановна скрупулёзно подобрала и разложила по порядку все рисунки и цифровые таблицы в 516-й учебной аудитории, заняв весь центральный четырёхметровый стол. К.И. Мейер неспешно, с остановками пошёл вокруг стола, а Л.И. Лотова с присущей ей чёткостью подробно рассказывала про каждый рисунок и таблицу. Часа через два стол был обойдён, К.И. Мейер направился к двери, на ходу изрек: «Ну вот и напишите всё, что Вы сейчас наговорили», – и удалился, а Л.И. Лотова принялась писать. На каком-то этапе ей удалось с помощью

Д.А. Гранковского получить консультацию ведущего советского ботаника-анатома тех лет А.А. Яценко-Хмелевского, который подсказал, как следует подать материал и расставить акценты. Так получилась её кандидатская диссертация «Анатомическое исследование карликовых подвоев для яблони», которую она успешно защитила в 1957 г.

Единственным значимым результатом этой работы сама Л.И. Лотова считала воспроизведённое из дипломной работы объяснение ломкости ветвей и стволов карликовых подвоев короткостью волокнистых трахеид и повышенной паренхиматизацией вторичной ксилемы. Однако в диссертационной работе также была установлена корреляция лёгкости укоренения черенков яблони с удельным объёмом лучей вторичной древесины и слабым развитием твёрдого луба. Попутно выявлена природа желваковидных наростов в основании ствола и крупных ветвей (бернотов), представляющих собой нераз-

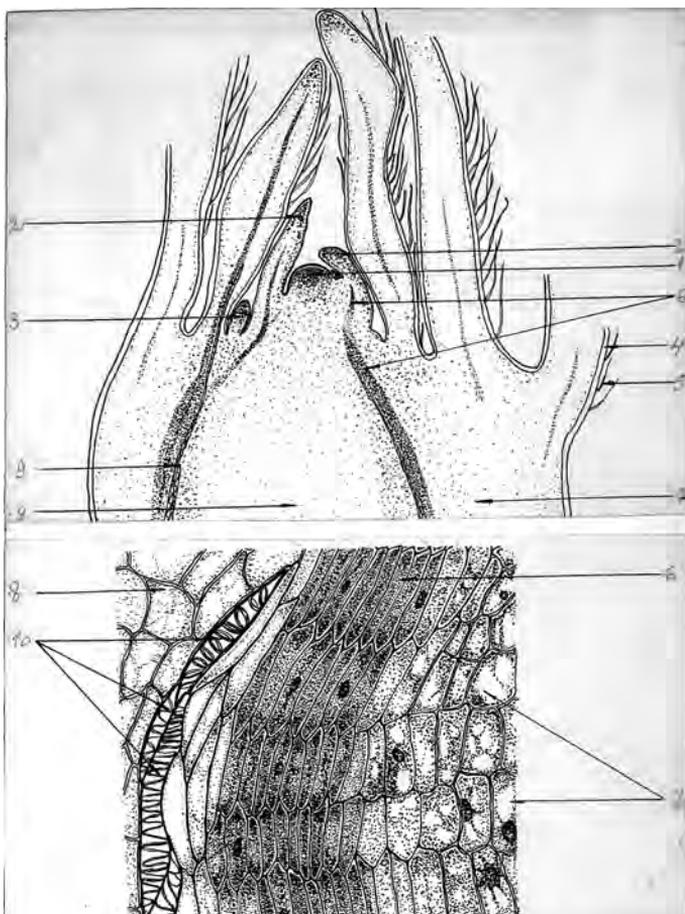


Рисунок к работе Л.И. Лотовой

«О некоторых особенностях развития проводящей системы побегов яблони».
Тушь. Оригинал

вивающиеся адвентивные почки, дифференцирующиеся во вторичном лубе, и показано, что они способны массово продуцировать придаточные корни, сильно повышая укореняемость черенков и вызывая попутно свилеватость древесины.

Защитив диссертацию, Л.И. Лотова продолжила сугубо прикладные исследования яблонь. Однако основным интересом для неё стали представлять корреляции анатомических признаков стеблей с морозостойкостью растений. Проведя анатомическое исследование вторичной ксилемы образцов разных сортов и видов яблони, интродуцированных в Ботаническом саду МГУ, Людмила Ивановна установила корреляцию пониженной зимостойкости с поздним затуханием камбиальной активности, что приводит к недоразвитию поздней древесины и как следствие – к обогащению вторичной древесины тяжелой паренхимой, обладающей низкой морозостойчивостью.

К исследованию корреляции морозостойкости яблонь с анатомическими их особенностями Л.И. Лотова обращалась и позднее, когда вместе со своей аспиранткой Л.П. Зелинской изучила покоящиеся вегетативные почки у 18 видов *Malus* и близких родов из уникальной коллекции Ботанического сада МГУ. Они выявили, что высокая морозостойкость в условиях интродукции присуща тем видам, у которых гистогенез почечных чешуй происходит достаточно быстро для того, чтобы к концу вегетационного сезона они смогли выработать толстую кутикулу, перидерму и воздухоносные полости в мезофилле, а также лигнифицированные клеточные стенки в мезофилле.

В 1950-е гг. в Советском Союзе в рамках реализации Сталинского плана преобразования природы были развёрнуты научные и практические работы по созданию лесозащитных полос в зоне рискованного земледелия в южных областях европейской части страны. Кафедра высших растений участвовала в этих работах, и одну из тем составляло изучение вегетативного размножения древесных пород, перспективных для использования в полезащитных насаждениях и озеленении. Л.И. Лотова в диссертационной работе изучала анатомию укореняющихся черенков, и её подключение к этой тематике было вполне логичным и представляло в определённом смысле развитие её диссертационной работы. Со своей самой близкой подругой ассистентом Р.П. Барыкиной она исследовала анатомически образование корневых отпрысков у вводимых в культуру *Phellodendron amurense* и *Prinsepia sinensis*. Они показали, что адвентивные почки закладываются в области камбиальной зоны лучей, а лёгкость их образования обусловлена отсутствием или весьма слабым развитием в коре механических элементов, обилием запасующей паренхимы как во вторичном лубе, так и во вторичной древесине.

Чуть ранее Л.И. Лотова и Р.П. Барыкина (Лярская) совместно с сотрудником Государственного Никитского ботанического сада Г.Д. Ярославцевым изучили анатомически случайно обнаруженные им естественно сросшиеся корни двух разных видов *Cedrus*. Основным результатом этой работы было

выявление сильной паренхиматизации вторичной ксилемы, весьма причудливых форм трахеид, клеток ксилемной тяжевой и лучевой паренхимы и их высокого полиморфизма, что авторы интерпретировали как следствие несопадения осей симметрии срастающихся корней.

В начале 1960-х годов Л.И. Лотова активно сотрудничала с НИИ сельского хозяйства центральных районов Нечернозёмной зоны (теперь – Федеральный исследовательский центр «Немчиновка») в исследовании полегаемости растений и вскрываемости плодов разных сортов бобов. Она установила, что устойчивость к полеганию в основном обеспечивает вторичная ксилема, удельный объём которой в целом сортоспецифичен, но варьирует в зависимости от способов посева, причём несколько по-разному у разных сортов. Совместно с профессором В.С. Федотовым Людмила Ивановна показала, что нежелательное вскрывание плода, присущее ряду сортов, обусловлено полным развитием пергаментного слоя и паренхимных разделительных слоёв в области вентрального шва и дорсального пучка, вызываемым доминантными аллелями несцепленных генов.

Все эти разноплановые прикладные исследования хорошо вписывались в партийную линию на превращение науки в непосредственную производительную силу, а качество получаемых результатов позволяло без труда публиковать статьи в ведущих советских научных журналах; данные о срастании корней кедров даже вошли в фундаментальный учебник К. Эзау «Plant anatomy». Однако прикладные исследования при больших трудозатратах приводили к решению пусть и важных, но очень частных вопросов, тогда как Л.И. Лотова, несомненно, стремилась заниматься серьёзной научной проблемой, выводящей на крупные теоретические обобщения. Даже в сугубо прикладных работах она пыталась нащупать выход в проблематику фундаментальной ботаники. Так, частное явление фасциации у бобов сорта «Польские кормовые» Л.И. Лотова рассматривала в контексте атавистических явлений в эволюции растений. Поскольку прикладные исследования оставляли слишком мало возможностей для глубоких теоретических изысканий и обобщений, Л.И. Лотова в конце 1950-х – начале 1960-х годов усиленно искала перспективную тему для своей научной работы.

По-видимому, к таким поискам относится сравнительное изучение анатомических преобразований стеблей в ходе эволюции жизненных форм от деревьев к кустарникам и травам у голо- и покрытосеменных растений. Возможно, на этот выбор повлияли работы Р.П. Барыкиной, как раз в это время начавшей свои многолетние фундаментальные исследования биоморф в экологическом и эволюционном аспектах. Уже первые полученные результаты позволили Л.И. Лотовой сделать вывод о принципиальном сходстве анатомических изменений у голо- и покрытосеменных растений, проявляющихся не только в ослаблении вторичного утолщения, но и в укорочении веретеновидных инициалей камбия и их ксилемных производных, а также в уменьшении скле-



Поиски своего места в науке
требуют полной сосредоточенности и отрешённости

рификации вторичной флоэмы. У покрытосеменных трав к этому добавляется увеличение относительного объёма сердцевины. Однако продолжения эти исследования не получили – вероятно, морфология Людмилу Ивановну серьёзно не заинтересовала.

В 1959 году на кафедру вернулся одноклассник Людмилы Ивановны Г.Б. Кедров, приступивший к филигранным исследованиям организации вторичной ксилемы, которые стали подлинным украшением мировой ксилотомии¹. К ксилотомии обращался и В.Р. Филин², ставший в 1960 г. ассистентом кафедры высших растений. Л.И. Лотова также подумывала заняться древесиной, но Д.А. Транковский отговорил её от этой затеи, указав, что ксилотомистов в мире слишком много, и всё, что она откроет, смогут открыть и без неё. Вместо этого он посоветовал Людмиле Ивановне заняться анатомией вторичной коры, с чем она по недолгому размышлению и согласилась.

В анатомии коры в то время лидирующее положение занимала группа К. Эзау, практиковавшая изучение всё более тонкой структуры элементов

¹ См. *Kedrov G.B.* 2012. Functioning wood // *Wulfenia*. Vol. 19. P. 57–95.

² *Филин В.Р.* 1965. О диагностическом значении тяжёлых трахеид хвойных // Ред. С.Г. Соин. Рефераты научных сообщений. По материалам второй годичной научной отчётной конференции, 13–15 апреля 1965 г. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 175–176. *Филин В.Р.* 1968. Об упрощённых порках хвойных // *Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол.* Т. 73. № 6. С. 65–81.

флоэмы, в первую очередь, ситовидных элементов. Остальные анатомы «тянулись» за этой группой и подражали ей. Л.И. Лотова также отдала дань общему поветрию, углубившись в детали генезиса проводящих элементов флоэмы и ксилемы и тяжелой флоэмной паренхимы. Она заключила, что проводящие элементы обеих тканей проходят многоядерную стадию в своём развитии, а клетки тяжелой паренхимы не только проходят многоядерную стадию с последующей деградацией избыточных ядер, но и способны делиться без фрагмопласта. Подобными ошибочными выводами тогда пестрели работы многих анатомов, включая признанных корифеев И. Бейли, К. Эзау, Р. Эверта, и только последующий прогресс электронной микроскопии позволил верно описать генезис элементов проводящих тканей растений. Л.И. Лотова также описала изменения вторичной стенки ситовидных клеток у сосен при гидратации, которые интерпретировала по моде того времени как ослизнение.

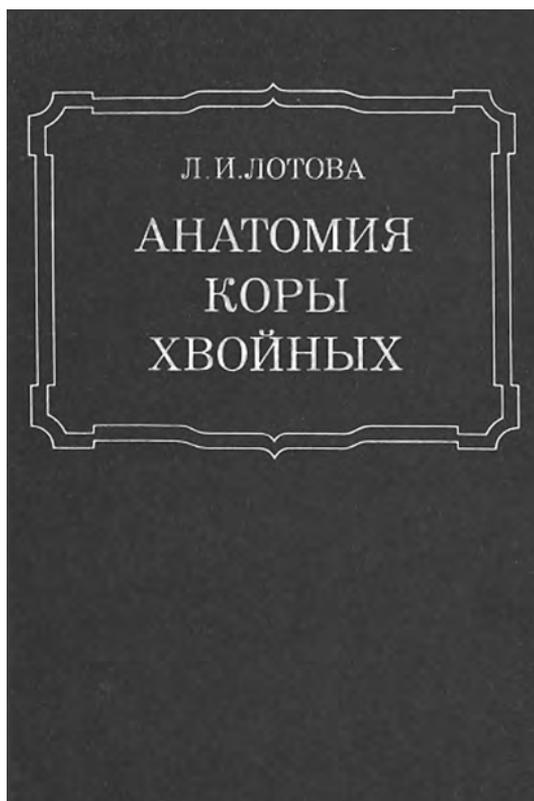
Однако очень скоро Л.И. Лотова пошла собственным путём и стала развивать сравнительно-таксономическое направление в анатомии коры, причём ввела в практику исследование не только анатомии собственно вторичной флоэмы, но и всей коры как целостного, хотя и гетерогенного комплекса тканей снаружи камбия. Объектом своих исследований она выбрала современные Pinopsida, кору которых интенсивно изучала около 15 лет. Получить необходимый материал из-за рубежа в конце 1960-х и в 1970-е годы было практически невозможно, и Людмиле Ивановне во многих случаях приходилось использовать довольно скудный материал из коллекций ботанических садов и дендрариев, а также куски коры, случайно сохранившиеся на образцах древесин из ксилотомических коллекций Ботанического института им. В.Л. Комарова АН СССР и Ленинградской лесотехнической академии им. С.М. Кирова (современный Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет им. С.М. Кирова). Тем не менее, с присущим ей упорством она собрала репрезентативную выборку, по которой стало возможным получить достаточно полную картину структурного разнообразия и анатомической эволюции коры в этом классе.

Исключительно чётко спланировав и организовав работу, Л.И. Лотова за полтора десятка лет в одиночку выполнила намеченную тему и оформила результаты в виде докторской диссертации, защищённой в 1983 г. Она разработала чёткий план анатомического описания кортекса и вторичной коры хвойных, дала подробные характеристики этих структур для всех общепринятых семейств Pinopsida, выявила признаки, наиболее полно показывающие эволюционные трансформации луба. Людмила Ивановна наглядно показала несовпадение паттернов полиморфизма признаков древесины и луба и, более того, отдельных признаков луба в данном классе и пришла к выводу о необходимости анализировать признаки в совокупности. Реализуя этот подход, она выделила 3 типа анатомической организации луба хвойных с несколькими подтипами, различающимися гистологическим составом луба, особенностями

расположения его структурных элементов, строением лучей, смолывыделительной системы, типом дилатации, выявила конвергентные и параллельные линии эволюции луба как целостной системы. Проведённые исследования коры хвойных выдвинули Л.И. Лотову в ряд ведущих советских ботаников-анатомов. Она активно участвовала в важнейших ботанических конференциях, входила в состав Координационного совета по современным проблемам древесиноведения.

В 1987 г. докторская диссертация Л.И. Лотовой была опубликована в виде монографии. Познание устройства вторичной флоэмы хвойных сильно продвинулось с тех пор, но и сегодня, спустя 30 лет, эта монография остаётся самым полным сводным описанием анатомии коры Pinopsida, включая и кортекс. Библиотека Мичиганского университета предоставляет неограниченный доступ к электронной версии монографии – разумеется, за универсальную резервную валюту. А вот Библиотека МГУ подобной услуги не предоставляет ни за валюту, ни за рубли, ни даром...

С 1980-х годов Л.И. Лотова со своими учениками приступила к планомерному изучению анатомии коры двудольных растений. В силу огромного разнообразия этого таксона полученные результаты неизбежно оказались



Классическая монография Л.И. Лотовой

фрагментарными и более частными. Была показана перспективность использования анатомических признаков коры для уточнения таксономической структуры отдельных родов (*Viburnum*, *Salix*, *Fraxinus*), а также таксономического членения семейства *Caprifoliaceae* s. ampl. Достаточно целостную картину анатомической организации коры удалось получить для небольших по числу родов семейств *Betulaceae* и *Fagaceae*. По архитектонике коры и строению гистологических элементов вторичной флоэмы в первом семействе выявлены 2 группы родов, во втором – 3, лишь частично совпадающие с выделяемыми в обоих семействах таксонами. Вместе с М.В. Ниловой Людмила Ивановна установила, что у представителей традиционных *Mimosoideae* ситовидные пластинки исключительно сложные, тогда как у представителей *Caesalpinioideae* ситовидные пластинки и сложные, и простые, что, однако, не свидетельствует однозначно о большей эволюционной продвинутости последних.

Почти 10 лет продолжалось анатомическое исследование коры *Rosaceae*. Новаторским в этой работе стало изучение наряду с древесными и кустарниковыми представителями также трав, в том числе и однолетников. Кора травянистых розоцветных бедна таксономически значимыми признаками, но в ряде случаев помогает обосновать самостоятельность отдельных родов (*Acomastylis*, *Erythrocoma*, *Novosieversia* и *Parageum* относительно *Geum*, *Drymocallis* относительно *Potentilla* и др.). В анатомическом строении коры древесных и кустарниковых розоцветных были выявлены таксономически значимые признаки. Полиморфизм анатомии коры в этом семействе был проанализирован кладистически, что позволило наметить 4 группы родов, 2 из которых – группа *Prunus* и группа *Malus* – совпадают с кладами, выделяемыми и по молекулярно-генетическим признакам, хотя и в несколько изменённом составе, но не подтверждают близкое родство традиционных *Maloideae* и *Spiraeoideae*. Две другие группы содержат все остальные роды розоцветных, подчас в очень неожиданных сочетаниях. В ходе реконструкции эволюции анатомических признаков коры розоцветных были замечены многочисленные гомоплазии и реверсии. Самым неожиданным результатом оказалось то, что розоцветные исходно имели простые ситовидные пластинки, а сложные возникали многократно и независимо в разных группах родов и лишь в единичных случаях вновь преобразовывались в простые ситовидные пластинки.

Наряду со сравнительно-таксономическими работами перу Л.И. Лотовой принадлежит и ряд обзорно-аналитических сочинений по организации и эволюции флоэмных элементов, замечательные исключительной компактностью и чёткостью изложения материала. Анализируя разнообразие проводящих ассимиляты структур у высших растений, она пришла к выводу, что их эволюция проходила в направлениях, специфичных для каждого высшего таксона. При этом Людмила Ивановна сделала неожиданный вывод, что ситовидные элементы отсутствуют не только у всех мохообразных, но и у плауновидных, поскольку их проводящие элементы, хотя и обладают во многих слу-



Обобщающая работа по анатомии коры розоцветных

чаях хорошо выраженной конечной стенкой, напоминающей ситовидную пластинку, но сообщаются между собой через плазмодесменные, а не ситовидные каналы. Л.И. Лотова чётко разграничила понятия «ситовидная клетка» и «ситовидная трубка», аргументировала несводимость ситовидных трубок покрытосеменных растений к тяжам ситовидных клеток высших Gnetopsida (и это – на пике популярности антофитной гипотезы, прокламировавшей особую близость этих двух таксонов и противопоставлявшей их всем остальным семенным растениям!). Соглашаясь с широко распространённым мнением об универсальном эволюционном укорочении ситовидных элементов, она чётко указала, что у папоротников оно достигалось поперечным делением прокаम्биальных клеток, а не эволюционным укорочением инициалей меристемы, как у семенных растений.

Рассматривая морфофункциональную связь ситовидных и паренхимных элементов флоэмы, Л.И. Лотова отметила, что они всегда функционально взаимосвязаны, но характер паренхимных элементов глубоко различен в разных таксонах. На основании этого она сделала вывод, что в эволюции флоэмы происходил переход от паренхимных клеток, не выделявшихся строением (плауновидные, папоротники, гнетовые), к структурно специализированным клеткам Страсбургера в тяжевой (саговниковые, гинкговые, многие хвойные) и лучевой (некоторые хвойные) флоэмной паренхиме, а также к паренхимным

клеткам хвошей, факультативно связанным онтогенетически с ситовидными клетками, и, наконец, к сопровождающим клеткам цветковых, облигатно онтогенетически связанным с члеником ситовидной трубки.

Важным проявлением прогрессивной эволюции флоэмы Л.И. Лотова признала возрастающую упорядоченность взаимного расположения разных компонентов этой ткани.

Проанализировав разнообразие лучей во вторичной флоэме всех основных групп семенных растений, Людмила Ивановна пришла к выводу, что все лучи функционально гетероцеллюлярны, хотя и могут состоять из морфологически однотипных клеток, и потому предложила использовать термины «сложный» и «простой» луч вместо соответственно «гетеро-» и «гомоцеллюлярного», ранее введённых Е.С. Чавчавадзе для древесинных лучей хвойных (соответственно с лучевыми трахеидами и без оных). Она также обратила внимание на преобразование флоэмных лучей в ходе дилатации флоэмы, которая может изменять не только форму луча, но и его структурный тип и соотношения с другими лучами.

Л.И. Лотова показала, что не только возрастные изменения лучей, но и дилатационное преобразование всей коры в непроводящей зоне зависит от наличия и архитектоники механических элементов. Она выделила 2 контрастных типа луба: открытый и закрытый, которые не составляют единой линии эволюционной трансформации коры.

В ходе глубоких размышлений об эволюции коры семенных растений Л.И. Лотова пришла к выводу, что повсеместно практикуемый анализ структуры отдельных гистологических элементов коры недостаточен и должен быть дополнен анатомо-физиологическим анализом коры как единой системы и, более того, – анатомо-физиологическим анализом всего проводящего аппарата как «целостной структурно-функциональной системы, эволюция которой шла по пути усиления взаимосвязи между комплексами однородных элементов... Если для эволюции древесины наибольшее значение имела оптимизация водопроводяще-механического комплекса, то эволюционные преобразования луба сопровождались усилением связи проводящей и паренхимной систем и дифференциацией последней на разные типы клеток: запасующие, клетки Страсбургера хвойных и сопровождающие клетки покрытосеменных растений. Паренхимная система луба по сравнению с той же системой древесины более динамична и способна к реализации многих потенциальных возможностей, присущих живым тканям» (Лотова, 1989, с. 101).

Выяснение как общих, так и специфичных для разных таксонов закономерностей таких эволюционных преобразований – это, по существу, предложенная Л.И. Лотовой целостная программа тотального анатомического изучения коры и флоэмы.

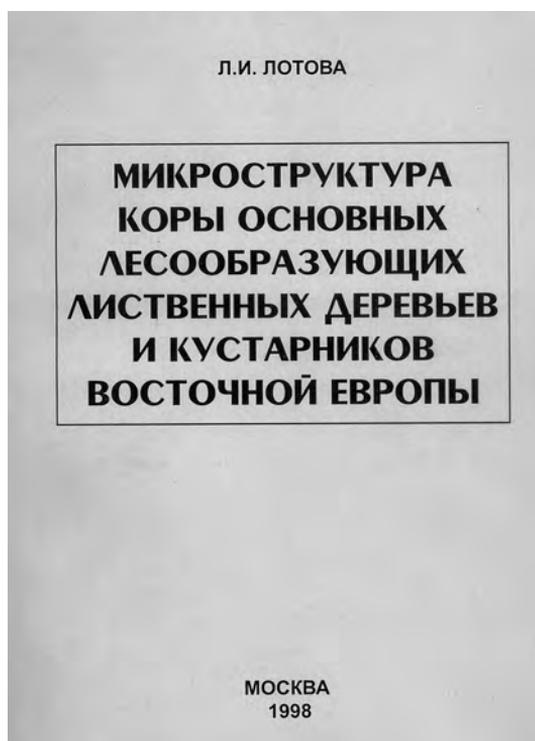
Яркие, но всё же лишь первые, шаги в реализации этой программы сделала сама Людмила Ивановна. Найдётся ли новый исследователь, столь же

целестремлённый, дотошный и терпеливый, столь же одарённый мощным аналитическим умом, чтобы продвинуться далее?

Сосредоточившись на теоретических аспектах анатомии коры, Л.И. Лотова не упускала из виду и сугубо прикладное значение получаемых результатов. Она составила ключ для определения семейств хвойных по анатомическим признакам вторичного луба, а также ключ для определения родов и атлас по анатомии коры лиственных древесных пород СССР. В течение нескольких лет Л.И. Лотова руководила одной из исследовательских тем Киевского НИИ судебных экспертиз УССР.

Впрочем, сугубо утилитарный поиск диагностических признаков привёл Людмилу Ивановну к детальному изучению коры *Ginkgo biloba*, в ходе которого она выявила принципиальное отличие ситовидных полей, кристаллических включений и взаимного расположения ситовидных клеток, волокон и паренхимных тяжей у этого вида от таковых у хвойных растений (при некотором сходстве общей архитектоники вторичной коры у *Ginkgo*, *Podocarpaceae* и *Taxaceae*). Эти данные заставляют более сдержанно воспринимать развиваемые в последнее время представления об особой близости *Ginkgoopsida* и *Pinopsida*.

В 1990-е годы Л.И. Лотова всё больше внимания стала уделять анатомии перикарпия и семенной кожуры, не порывая и с анатомией коры. Это



Образец прикладного исследования

было связано с многолетним кафедральным проектом по подготовке много томного справочника по анатомии плодов. Возглавлял проект профессор А.П. Меликян, а Людмила Ивановна была ключевым исполнителем: она не только исследовала анатомию плодов ряда таксонов, но и сверяла и унифицировала все «разношёрстные» описания остальных участников проекта, окончательно готовила тексты подготовляемых томов. Проект неожиданно и резко прервался из-за гибели А.П. Меликяна. Подготовленные к публикации рукописи разошлись по его ученикам. Некоторые из них опубликовали эти материалы в сильно облегчённом и сокращённом виде – и, разумеется, без упоминания Л.И. Лотовой. Людмила Ивановна опубликовала только результаты анатомического изучения плодов ряда Fabaceae и Brassicaceae, в которых описала специфику строения их перикарпия, связанную с особенностями вскрывания плода, и показала высокую инерционность в эволюционных перестройках анатомии перикарпия в ходе изменений способа диссеминации. Её работа по анатомии перикарпия Maloideae выполнена в таксономическом контексте, в ней установлена специфика структуры перикарпия в двух трибах этого подсемейства, а также намечены признаки, потенциально значимые для диагностики отдельных видов и межродовых гибридов.

Людмила Ивановна обладала обострённым чувством долга, и для неё было органичным подключаться к кафедральным научным темам, даже малоинтересным для неё лично. В советское время и экономика, и наука функционировали соответственно пятилетним планам. В 1975 г. пришедший к власти на кафедре В.Н. Тихомиров провозгласил в качестве общекафедральной задачи на очередную пятилетку исследование порядка Centrospermae. Возглавлять эту тему он назначил доцента А.Н. Сладкова, а сам как занимался ранее систематикой зонтичных и манжеток и флорой Средней России, так и продолжил заниматься. Пример его оказался заразительным. Не только кафедральные мэтры профессор Н.А. Базилевская, доценты Р.П. Барыкина, В.Н. Вехов и О.Н. Чистякова, но даже младшие научные сотрудники С.А. Смирнова и К.П. Глазунова сохранили прежние темы своих научных изысканий. А вот Людмила Ивановна стала руководить студенческими курсовыми и дипломными работами по анатомии амарантовых и гвоздичных, несмотря на то, что именно на это время пришёлся завершающий этап её работы над собственной докторской диссертацией.

В середине 1980-х годов в Советском Союзе была запущена общегосударственная продовольственная программа, и под руководством или при прямом участии Л.И. Лотовой на кафедре высших растений была изучена анатомия разных видов и сортов *Fragaria*, вышеупомянутых почек яблони, спермодермы и перикарпия разных видов *Lupinus*.

Несомненно, что Л.И. Лотова сделала бы ещё больше в области фундаментальной науки, если бы не «отвлекалась» на работы по общекафедральным темам, но тогда она изменила бы своей очень цельной натуре.

СРАВНИТЕЛЬНО-АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ
ПЛОДОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВА MALOIDEAE
(ROSACEAE)

И.С. Граменко, Л.И. Лотова

Gramenko I.S., Lotova L.I. COMPARATIVE ANATOMY OF FRUITS IN REPRESENTATIVES OF MALOIDEAE (ROSACEAE). Syncarpous and hemisyncarpous gynoecium are revealed in both tribes investigated. Pseudoparasitropous gynoecium is also revealed in some representatives of the tribe Cnateae. All investigated species have indistinctive anatomical zones in their fruits. In tribe Cnateae, the pulp must have come from the hypanthium tissues and the putamen must be homologous with the whole pericarpium of Malaeae species. However, the outer tissue of the putamen could have derived from the inner tissue of hypanthium. In tribe Malaeae, the pulp is a complex derivative of hypanthium and carpel tissues, though the inner tissues of the carpels are lignified in few representatives of the tribe (*Malus* sp., *Sorbus aucuparia* etc.). The fruits in both tribes initially grow diffusely by means of multidirectional divisions of their cells (anticlinal cell divisions prevail in the epidermis). The fruits grow by means of pulp cell growth after the fruit cells have ceased dividing. The fruits of intergeneric hybrids are anatomically similar with those of either parent. The gynoecium type, characters of epidermal and hypodermal cells, presence of sclereids and phloboaphen-bearing cells and their disposition are all of diagnostic value. *Mespilus germanica* differs from other representatives of tribe Cnateae in some anatomical traits of its fruits.

Подсемейство Maloideae семейства Rosaceae, распространённое главным образом в умеренных и субтропических областях северного полушария, включает 23 рода и около 600 видов (Гладкова, 1970), многие из которых являются ценными плодами и декоративными растениями. Иногда его рассматривают как отдельное семейство Malaceae (Small, 1933). В подсемействе Maloideae чаще всего различают 2 трибы: Malaeae (*Strawalezia*, *Photinia*, *Eriobotrya*, *Rhaphiopholia*, *Sorbus*, *Aronia*, *Pyrus*, *Malus*, *Eriolobus*, *Amelanchier*, *Paraphyllum*, *Docynia*, *Cydonia*, *Pseudocyonia*, *Chaenomeles*) и Cnateae (*Cotoneaster*, *Malacomeles*, *Chamaemeles*, *Pyracantha*, *Crataegus*, *Mespilus*, *Hesperomeles*, *Ostryomeles*) (Schulze-Menz, 1964; Lehtinen, 1971; Тахтаджян, 1987), иногда включая в него также Lindleyeae (*Lindleya*, *Vauquelinia*) (Тахтаджян, 1987; Тахтиджян, 1997) и Кагемекские (*Kageneckia*) (Тахтиджян, 1997). Однако Дж.Р. Ройер с соавторами (Royler et al., 1991) считают, что разделение подсемейства Maloideae на трибы основано лишь на строении «сердцевидного» плода и не подтверждается другими признаками плода и цветка. В подсемействе часто выделяют межродовые гибриды: *Sorbo-pyrus*, *Sorbaronia*, *Amelasorbus*, *Sorbo-cotoneaster*, *Crataegomespilus* и др. (Гладкова, 1981).

Для всех представителей этого подсемейства характерен плод яблоко (Горюнов, 1841; Гоби, 1921; McDaniels, 1940; и др.), однако анатомия плодов достаточно хорошо изучена лишь у некоторых наиболее распространённых видов. Данные по анатомии плодов остальных представителей подсемейства весьма скудны и касаются только отдельных признаков, что не позволяет составить общего представления об их анатомическом строении. В то же время анатомо-карпологические признаки могут быть использованы для уточнения системы того или иного таксона и диагностики его представителей. Так, многие авторы отмечают, что такие признаки как толщина кутикулы, форма и размеры клеток эпидермы, число слоёв, размеры и степень утолщения оболочек клеток гиподермы могут служить для диагностики от-

85

Первая страница последней прижизненной
научной публикации Л.И. Лотовой

В далеком 1952 г. Людмила Ивановна вошла в науку с изучением анатомии древесин яблонь. В 2015 г. она завершила свои научные изыскания анатомией плодов яблоневых...

Научные публикации Людмилы Ивановны создают далеко неполное и крайне одностороннее впечатление о ней как о ботанике. В зрелые годы она ограничивалась практически только анатомией коры и карпологией. Однако она была одним из самых широко эрудированных отечественных ботаников конца XX – начала XXI века. В своих теоретических рассуждениях она с лёгкостью оперировала данными, построениями и концепциями ботаников, зоологов, биогеографов, палеонтологов, цитологов, био- и геохимиков. В бумагах Л.И. Лотовой обнаружилась подборка статей А. Мёйзе по развиваемой им антокормной теории цветка, казалось бы, совсем далёкой от профессиональных интересов Людмилы Ивановны. Не знаю, забывала ли она что-либо из своих обширнейших познаний. Она могла сходу рассказать о диагностических признаках *Carex elongata* и указать на допущенные ошибки в изложении эмбриологии Gnetopsida, при этом очень часто ссылалась на конкретные работы конкретных авторов.

На Первой Всесоюзной конференции по анатомии растений Л.И. Лотовой было поручено сделать обзор стендовых докладов (т.е. постеров). По каким-то причинам организаторы конференции приняли много работ по ультраструктуре экины. Чётко и высокопрофессионально обобрав традиционные анатомические работы, Людмила Ивановна ехидно заметила, что не понимает, что делать с палинологическими докладами, поскольку экина как часть клеточной оболочки едва ли относится к сфере анатомии растений, а затем – всё так же чётко и профессионально оценила и эти доклады. Пожалуй, посредственно знала она только положения ботанической номенклатуры, поскольку сознательно избегала их, полагая не без оснований, что этот раздел ботаники весьма слабо связан с познанием самих растений. В.Н. Вехов, сам имевший обширные познания в самых разных областях ботаники, как-то заметил, что консультации у Людмилы Ивановны уникальны тем, что нет нужды проверять и уточнять сказанное ею – настолько точны и полны были её ответы. К этому следует добавить, что Л.И. Лотова не только обладала глубокими познаниями и широким кругозором, но и могла выявить и очень чётко изложить основные положения и ошибки практически любой работы. Эту её способность многократно использовали редакции отечественных научных журналов и диссертационные советы для рецензирования представляемых работ.

Широкая эрудиция, глубокие познания в разных областях ботаники и потрясающее умение очень чётко и кратко излагать свои мысли выдвинули Л.И. Лотову в ряд ведущих преподавателей биологического факультета. А начиналось всё рутинно: как почти все сотрудники кафедры, Людмила Ивановна в авральном порядке, без какой-либо предварительной подготовки, была отправлена вести летнюю полевую практику студентов первого курса. Практика проходила на Учебно-опытной агробиологической станции «Чашниково» (современный Центр МГУ «Чашниково»), которую тогда ещё только начинали обустраивать и осваивать. В таком же положении оказалась и Р.П. Барыкина, заканчивавшая аспирантуру и планировавшая летом писать диссертацию. Обе они в студенческие годы не слишком усердствовали в познании флоры, да и места были им малознакомы, поскольку их практики проходили вдали от биостанции. Поэтому им пришлось ежедневно вначале самим заучивать экскурсионный маршрут и встречающиеся на нём растения, а уж затем преподносить это знание студентам.

Людмиле Ивановне и Римме Павловне помогали ассистенты В.Н. Вехов и Н.В. Самсель. В.Н. Вехов показывал маршруты, называл растения, много рассказывал про них, но почему-то все пути вели сквозь высокие густые заросли крапивы, о чём Людмила Ивановна сожалела и многие годы спустя. Н.В. Самсель, человек пожилой, на маршруты с ними не ходила, но жертвовала своей послеобеденной дремой, чтобы поучить их. Поэтому им приходилось быстро пробежать маршрут и нарвать растений, которые они раскладывали

Д/отд. Биология март 1962 122р

	1962					1963					1964					1965				
	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	1	2	3	4	5
1. Карпович	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
2. Молоков	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
3. Сенин	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
4. Федоров	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
5. Фрайкин	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
6. Семенов	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
7. Машиков	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
8. Замушнов	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
9. Шенкина	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
10. Ефремов	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
11. Лисункин	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
12. Замушнов	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
13. Маркин	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
14. Сериков	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
15. Данилевский	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+

- | | | | |
|--------------------|----|------------------|-----------------|
| 1. Ranunculaceae | 6 | Umbelliferae | 11. Compositae |
| 2. Rosaceae | 7 | Labiatae | 12. Orchidaceae |
| 3. Leguminosae | 8 | Borraginaceae | 13. Yunculaceae |
| 4. Caryophyllaceae | 9 | Scrophulariaceae | 14. Cypraceae |
| 5. Cruciferae | 10 | Campanulaceae | 15. Gramineae |

	Растения				Озеленки				Латин.	Степень	Степень	Степень	Степень	Степень
	плод	листья	цветы	плод	плод	листья	цветы	плод						
Карпович	8-5-9	5-6	2	5-8	18+6+4+19+9	130	5.5.5.4.5	130	5	5	5	5	5	64081
Молоков	1+30	1-6	6	13	30+13+19+5+19	130	4/2 5.5.4	130	5	5	5	5	5	64116
Сенин	1-1	5	6	2	17+10+15+10+3	130	4.3.3.4.1	130	5	5	5	5	5	64019
Федоров	4-3-4	5+2	3+1	5-7	19+12+8+5	130	5.5.5	130	5	5	5	5	5	64161
Фрайкин	6-6-1	4+3-1	3+1	2+9	16+10+4+13+13+5	130	4-5-5	130	5	5	5	5	5	64317
Семенов	5-7	3	1+3	6-9	10+12+12+10	130	5.5.5.5	130	5	5	5	5	5	64145
Машиков	2+18	1-9	1+3	1+10	21+6+13+13+10	130	5.5.5	130	5	5	5	5	5	64068
Замушнов	3-5+3	1-7	1+3	2+9	21+17+25+17+18	130	4.5.5.5	130	5	5	5	5	5	64068
Шенкина	22	9-5	6	15	31+30+20	130	5.5.5.5	130	5	5	5	5	5	64318
Ефремов	18	11	8	12+9	12+9	130	11-5	130	5	5	5	5	5	64357
Лисункин	6+4-5	12	2	5-8	18+16+10+12+12+19+4	130	4+4+1+0+3	130	5	5	5	5	5	64352
Замушнов	5+1+1	2+6	3+2+2	1+4	15+15+19+12	130	3.3.3	130	5	5	5	5	5	64229
Маркин	6-5-2	2+1-6	1	2+1-1	18+12+17+18+15	130	2.5-5.5.5	130	5	5	5	5	5	64124
Сериков	0-1	8	1	1+4	33+29+16+15	130	2-5.5.4.5	130	5	5	5	5	5	64121
Данилевский	2+2+10.5	1+4	1+4	4+2	20+14+8	130	4.4.4.5.4	130	5	5	5	5	5	64121

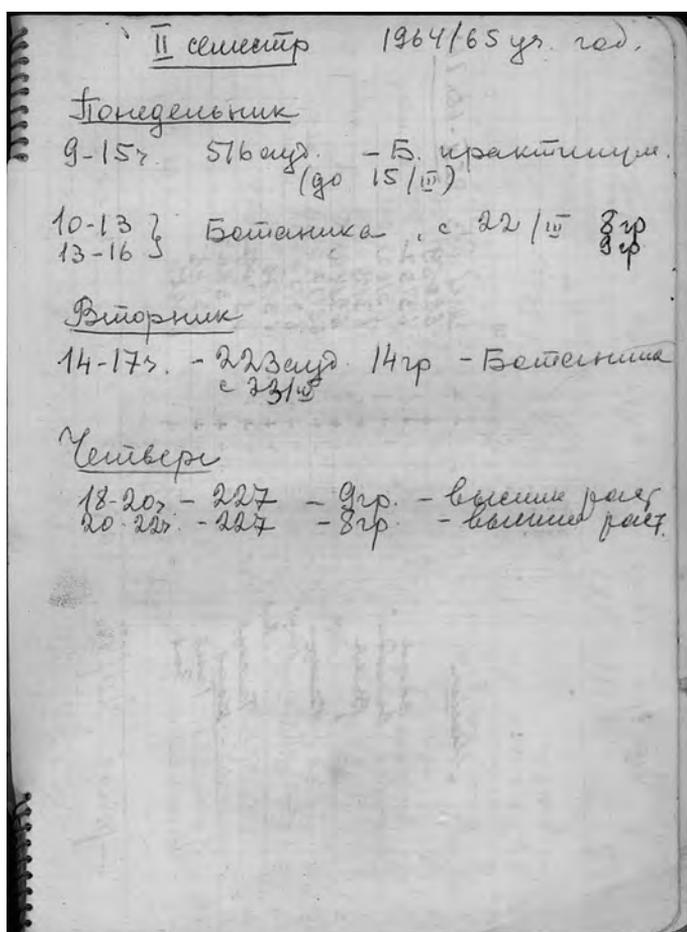
Бот. 2.1 - 2шт.

Л.И. Лотова тщательно фиксировала отработку студентами занятий летней практики, отмечая посещение студентами занятий, отработку учебных заданий, промежуточные и окончательные оценки. Сохранились тетради с записями по всем группам, в которых Людмила Ивановна вела летнюю практику с 1954 по 1983 г. Образец такой записи по группе кафедры биофизики за 1965 г.

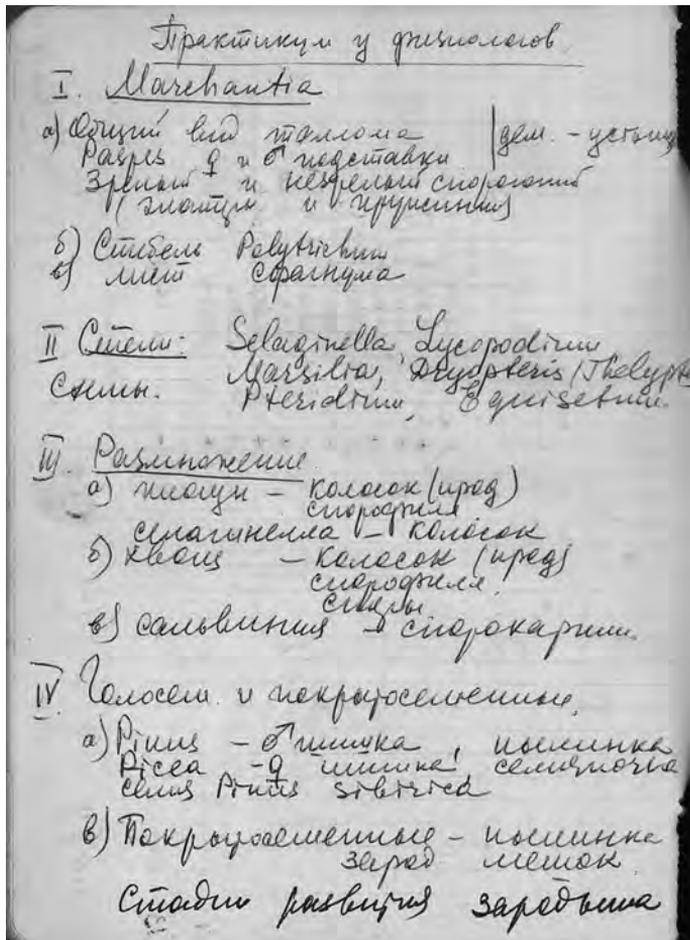
вокруг Нины Викарьевны на одеяле и зазубривали со слуха названия и отличительные признаки.

Л.И. Лотова успешно прошла «боевое крещение» – и до 1983 года, пока позволяло здоровье, исправно вела летние практики студентов биофака, хотя и недолюбливала этот учебный курс. Студенты же, напротив, бывали очень довольны занятиями у Людмилы Ивановны, несмотря на её высокую требовательность.

В середине 1950-х годов Л.И. Лотова стала вести и малые практикумы по ботанике. Она умудрялась в объяснении перед практическими работами за 20 минут изложить весь материал, необходимый для отработки заданий, тогда как другим преподавателям требовалось по часу, а то и по полтора, на объяснения – и всё равно их объяснения грешили неполнотой и неточностями. Сама же Людмила Ивановна всегда приводила в пример К.И. Мейера, кото-



Отдельные тетради были отведены для записей занятий малого практикума.
Лист такой тетради с расписанием занятий на семестр



Л.И. Лотова тщательно продумывала и обрабатывала объяснения к практическим занятиям. Одна из бесчисленных подготовительных записей

рый обычно укладывался в 15 минут, и сокрушалась о том, что ей никак не удаётся избежать многословности, из-за чего объяснения затягиваются.

К.И. Мейер благосклонно относился к разработке молодыми сотрудниками кафедры лекционных курсов, которые он затем отвергал или вводил в учебный план как обязательные либо факультативные. Л.И. Лотова с 1958 года стала читать обязательный специальный курс по эволюционной анатомии растений. До этого времени на кафедре преподавали анатомию доценты Д.А. Транковский и М.Н. Прозина, но это были утилитарно-фрагментарные спецкурсы. Л.И. Лотова подготовила целостный лекционный курс, и по сути именно она положила начало полноценному анатомическому образованию студентов кафедры высших растений. С самого начала этот курс был содержательно насыщен и тщательно выстроен. Людмила Ивановна читала его

почти 40 лет, продолжая совершенствоваться, а когда закончила в 1994 году, то оказалось, что нет никого, кто был бы способен продолжить данный курс.

Курс «Анатомия растений» сохраняется в учебном плане кафедры высших растений, но это уже совсем другой курс – шедевры повторить невозможно, и даже подражать – не получается!

В августе 1960 г. скончалась М.Н. Прозина, которая вела на кафедре большой практикум с большим анатомическим разделом, и Л.И. Лотовой было поручено взять этот раздел на себя – и уже с октября приступить к его проведению. Существенно переработав и структуру, и содержание раздела, Людмила Ивановна вела его до 2001 года, и вот уже почти 20 лет мы пытаемся максимально полно сохранять её наработки – вопреки навязываемым бесконечным перестройкам учебных планов и самих форм подготовки студентов.

С 1978 по 2007 г. Л.И. Лотова читала лекции по цитологии растений для студентов кафедры высших растений, а в 1990-х и 2000-х годах преподавала на кафедре физиологии растений специально созданный ею лекционно-практический курс «Функциональная анатомия растений».



Занятия большого практикума были глубоко продуманы и тщательно спланированы.

Лист из тетради подготовительных записей к большому практикуму

Рисунки

1. Рисунок "Микрология".

"Требования к микр. рисунку: детали, отдельные
сечения: вклин-белков. Указательные
зачеркены углы. Рельеф и точка.



лине.

Указательные линии, контурность
Точка: акцентность, расцвет.
Губительное качество.

2. Анатомический рисунок.

Микрофотография и схема.

3. Рисунок анатомии.

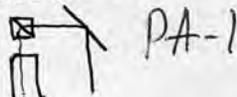


Диаграмма.

Сечение: линии латинские

Терминология. Рисунок.

Работа с об. 1, 3, 7 - коническая
линия - схема.

4. Требования к схеме: Ошибка, различия
у.м.м. Уточнение. Не надо микр., структура
клетки. Сосуды. Рельеф от отражения
Степень - в. рисунки. Южная

5. Детализация рисунка.

"Классификация" в микр. - неважно
"Классификация" микр. фотографии.
(Заряд. линии, рельеф, структура
красное в значительной мере и).

6. Рисунок анатомии: линии, сечения
объем, т.к. сине свца подают

Разработанная Л.И. Лотовой инструкция
по выполнению рисунков по заданиям большого практикума

В увеличении.

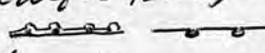
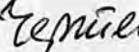
Верхней. клетки. Толщина. Блеск.
Содержание клетки: ядро, цитоплазма
Силы излучения. др. включения.

7. Требования - толщина линии,
диаметр точек - Различительная
способность (не смешать)
Аккуратность
~~Иллюстрация~~ - ~~важно~~
Надпись - линии. Легенда

8. Материалы:

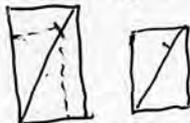
Бумага. Качество бумаги. Вайман.
Наборы черт. бумаги. Велеск. 105
Карандаши. Конструктор. Кок-1. Коль
ТМ. КВ, Ф.

Зачеркнуть карандашом. Вагнеровская
кашевая бумага.
Резинка.

9. Определения для черт. Толщина линии.  Штриховка.
Высокая черта  Штриховка.
Гейделовская. Черточками черт,
Рендо - шпательное.

Точка. Качество линии. Не разводить
линию до безвидия. Крепкий шпатель.

10. Машинка: Устранение недостатков



Клинья

карандашное покрытие,

Разработанная Л.И. Лотовой инструкция
по выполнению рисунков по заданиям большого практикума
(продолжение)

Здания биологического факультета
Сентябрь 1983.

1. Мамоченко Е. 5.5.4 - ошито
2. Клейменова А. 4.4.3 - ошито
3. Гейшанова К. 4.4.3 - ошито
4. Бершова Д. 3.4.4 - ошито
5. Курякова Т. 2.2.3 - ошито
6. - из Трун-Томаша 2.2.3 - ошито
Г.П.

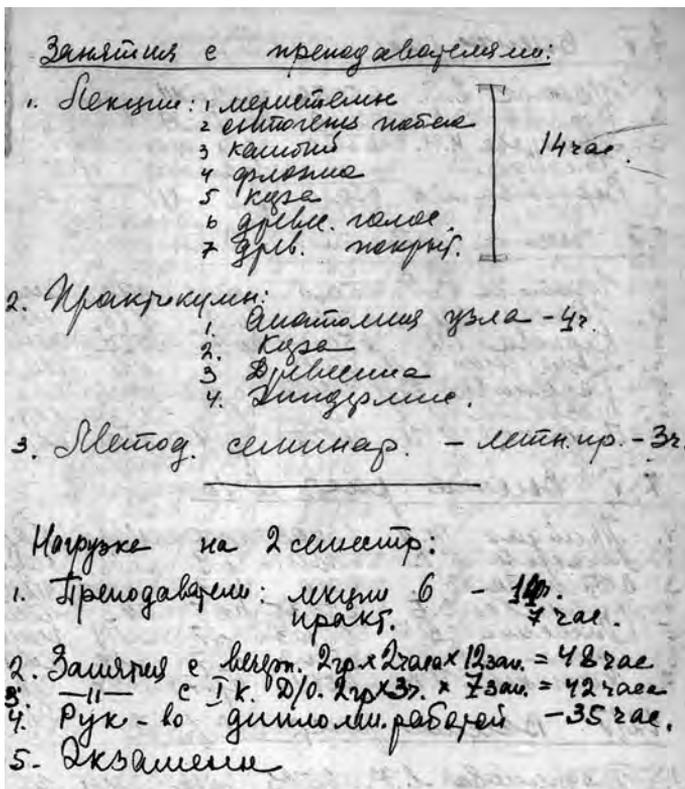
Большой практикум - № 518

Имя	Сентябрь 1983												Всего	Оценки
	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24		
1. Ликирская Вика	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	18	Зачет
2. Кехлидзе Маша	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	18	Зачет
3. Мамуров Сергей	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	14	Зачет
4. Воробей Ольга	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	11	Зачет
5. Карпов Андрей	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	11	Зачет
6. Курякова Татьяна	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
7. Ивашова Маша	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
8. Замкелая Надежда	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
9. Ермишова Елена	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
10. Сидорова М.В.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		

Прохождение студентами большого практикума
было зафиксировано не менее чётко,
чем отработка малого практикума и летних практик

С 1972 г. Людмила Ивановна приступила к чтению лекций по общефакультетскому курсу, менявшемуся соответственно изменениям учебных планов: «Морфология и анатомия растений», «Общая ботаника», «Высшие растения», опять «Морфология и анатомия растений». Л.И. Лотова также читала лекции слушателям факультета повышения квалификации МГУ, слушателям курсов повышения квалификации экспертов, организованных Генеральной прокуратурой СССР, выступала на школах по теоретической морфологии растений. В 1970–1980-е годы она была куратором стажировавшихся на кафедре высших растений преподавателей других вузов и руководила их квалификационными работами.

Л.И. Лотова всегда стремилась к предельной ясности представлений о предмете, поиск которой побудил её специально провести анализ стеллярной организации сосудистых растений и природы перицикла в стеблях. Наиболее интересными и значимыми мне представляются аналитический обзор разно-



Разработанный Л.И. Лотовой план подготовки стажёров

образа меристем и разработанная Людмилой Ивановной их стройная классификация, в которой гармонично сочетаются структурные, топографические и онтогенетические критерии.

В 2005 г. Л.И. Лотова отошла от работы со студентами, но продолжала консультировать коллег и аспирантов.

Все лекционные курсы Людмилы Ивановны были глубоко продуманы, насыщены содержанием и тщательно выстроены, в том числе и по времени. Не было случая, чтобы ей не хватило времени для изложения запланированного или, наоборот, остались неиспользованные минуты. Она стандартно завершала лекцию фразой: «А теперь, если у вас появились вопросы, я попытаюсь на них ответить», – и после этого сразу звенел звонок. (Разумеется, это не исключало ответов на вопросы, но происходило это уже в перерыве.)

Л.И. Лотова считала, что в лекциях не должно быть ни одного лишнего слова, и твёрдо воплощала этот принцип. К тому же говорила она довольно быстро, ровным голосом, без пауз и эмоций. Поэтому воспринимать её лекции на слух было нелегко, и многие студенты роптали. Но, положенные на бумагу, лекции эти поражали чёткостью, компактностью, ясностью и полнотой, я бы даже сказал, изящностью изложения материала. Все наиболее разумные

студенты готовились к экзамену по конспектам и не испытывали никакой нужды штудировать учебник.

По-видимому, Людмила Ивановна ощущала проблемы, возникавшие у студентов на её лекциях. На моей памяти она никогда не проявляла энтузиазма в отношении чтения лекций, но с большим воодушевлением и старанием писала разноплановые учебные пособия. Первый опыт такого рода она получила уже на рубеже 1950-х и 1960-х годов, участвуя в авторском коллективе под руководством Д.А. Транковского, писавшем «Практикум по анатомии растений». Это пособие, которое ведущий советский ботаник-анатом А.А. Яценко-Хмелевский признал лучшим, широко использовалось в вузах Советского Союза и выдержало 3 издания.

Это было единственное учебное пособие, в котором Л.И. Лотовой досталась роль рядового исполнителя. Все последующие пособия или разделы в коллективных пособиях были выстроены по её замыслу.

За двухвековую историю кафедры высших растений на ней не было никого, кто мог бы приблизиться к Л.И. Лотовой по числу, разнообразию и ка-



Наиболее востребованные учебники и учебные пособия

честву учебно-методических сочинений. Выдающимся её достижением стал фундаментальный учебник «Морфология и анатомия высших растений», с незначительными изменениями вышедший уже 8-м изданием. Нет нужды характеризовать все эти сочинения – по ним надо просто учиться, и не одним только студентам. Любому самому опытному профессору было бы полезно поучиться на работах Л.И. Лотовой тому, как следует преподносить материал.

За рамками публикаций и отчётов осталась не менее важная и плодотворная часть образовательно-педагогической деятельности Л.И. Лотовой. Многие годы она курировала педагогическую практику аспирантов и соискателей, вводила их в учебный процесс. Сначала аспирант или соискатель присутствовал на занятии, проводимом самой Людмилой Ивановной, вникая по мере сил и сообразительности в построение её объяснения и индивидуальной работы со студентами. Затем Людмила Ивановна присутствовала на занятиях этого аспиранта, терпеливо выслушивая его объяснения, скрупулёзно фиксируя все «ляпы» и благоглупости на маленьких листочках бумаги, которые, выходя из аудитории, потихоньку отдавала для последующего ознакомления и исправления допущенных ошибок. Читать такие записки иногда было стыдно, а чаще – очень стыдно. Зато прошедшие лотовскую школу в дальнейшем уже на уровне инстинктов избегали ошибок. Такая практика обеспечивала передачу высоких стандартов преподавания, которыми долго славилась кафедра высших растений.

С 1980-х годов Л.И. Лотова была основным оценщиком программ разрабатываемых на кафедре курсов и очень много работала с их авторами, неуклонно добиваясь необходимой целостности, чёткости и сбалансированности. И сейчас некоторые кафедральные курсы всё ещё несут отблеск педагогического мастерства Людмилы Ивановны. В 1970-х и 1980-х годах она была членом учебного сектора цехкома профсоюзной организации отделения общей биологии биологического факультета, а в начале XXI века несколько лет поработала в учебно-методической комиссии биологического факультета. Л.И. Лотова была разработчиком или соразработчиком программ по ботанике для Московского государственного университета и государственных образовательных стандартов по специальности «Ботаника».

Не раз Л.И. Лотова выступала официальным или неофициальным критиком подготавливаемых на кафедре диссертаций. Все твёрдо знали, что если «пройти» Людмилу Ивановну, то можно спокойно идти в любой совет – успешная защита обеспечена. При этом критика с её стороны никогда не была уничтожающей. Чётко и бескомпромиссно отмечая все слабые места работы, она ясно показывала и способы преодолеть выявленные недостатки. И это тоже было хорошей школой для начинающих ботаников.

К просветительско-педагогической деятельности Л.И. Лотовой, наверное, следует отнести и рецензии иностранных книг, опубликованные в журнале «Новые книги за рубежом», и статьи в энциклопедии и словарях, и под-



готовленный «Словарь фитоанатомических терминов». Перечислить же её консультации ботаникам, преподавателям вузов, практикам совершенно невозможно.

В 2004 году кафедра высших растений отмечала 200-летие своего существования. Г.П. Гапочка, возглавлявший кафедру в конце 1990-х годов, взялся подготовить исторический буклет к этой дате, но разболелся и скончался в 2003 году. За подготовку «жизнеописания» кафедры в авральном порядке взялась Л.И. Лотова, которой помогали несколько сотрудников кафедры. Всех их она включила в соавторы, хотя их вклад был несопоставим с её вкладом. Людмила Ивановна организовала работу так эффективно, что к юбилею из печати вышла книга «Кафедре высших растений 200 лет!», практически целиком написанная Людмилой Ивановной по черновым наброскам, сделанным по её указаниям членами рабочей группы. Хорошо известна максима: «О мёртвых – хорошо или ничего». Людмила Ивановна в своём повествовании смогла обо всех сказать что-то хорошее, хотя не у всех достижения были так весомы, как она написала.

Выступ в работе за 2010 учебный год
профессора (исполн.) кафедры высших расте-
ний Л.И. Лотовой

1. В качестве члена ГАК №2 биологического факультета присутствовала на занятиях по диалектическим и 3 мажорских работ студентам кафедры анатомии и физиологии, высших растений, анатомии, селекции, гидробиологии, ботаники, микробиологии и физиологии растений. Педагогическая нагрузка составила 43 часа (по плану на семестр).
 2. Проведена лекция-семинар в рамках в эмиграции у студентов кафедры высших растений Института Лек...
 3. Написан и принят в печать учебник «Ботаника высших растений», написанный в соавторстве с доктором БСХА Е.И. Кузнецовой. Объем учебника около 80 п.л. В настоящее время работа проводится по всем вопросам в его оформлении, некоторые материалы в соответствии с требованиями, предъявленными в издательстве.
 4. Была членом редколлегии XII Московского совещания по вопросам растений, посвященной 250-летию С.А. Тюринга.
- 20.11.2010
Л. Лотова

Л.И. Лотова не могла не сознавать масштабности своей личности и своего особого статуса в отечественной ботанике, но никогда не демонстрировала превосходства, не кичилась достижениями. Её 65-летняя работа на биологическом факультете была отмечена медалью ордена «За заслуги перед Отечеством» II степени (2003 г.), медалью «Ветеран труда» (1984 г.), нагрудными знаками Министерства высшего и специального среднего образования СССР «Победитель соцсоревнования 1975 г.», «Ударник XI пятилетки», «За отличные успехи в работе высшей школы», нагрудными знаками «225 лет МГУ» и «250 лет МГУ», грамотами Государственного комитета СССР по народному образованию и Министерства высшего и среднего специального образования РСФСР, ректората МГУ и биологического факультета МГУ, почётным званием «Заслуженный профессор Московского университета» (2001 г.), премией имени Д.А. Сабинина.

Это, конечно, далеко не соответствует её свершениям на благо Московского университета и кафедры высших растений, но ведь и бриллиант ценен не оправой!



«Со мной не случилось никаких событий, наоборот, я сам бывал событием», – утверждал Б. Шоу. Готовя эту заметку, я по крупицам собирал весьма скудные сведения о жизненном пути Людмилы Ивановны. Наверное, в её жизни и не было бурных событий. Но, перечитывая её работы, вспоминая общение с ней, её поступки и слова, ясно вижу, что сама Людмила Ивановна была очень ярким событием в жизни нашей кафедры.

ПУБЛИКАЦИИ Л.И. ЛОТОВОЙ

1. *Лотова Л.И. 1957.* Анатомическое исследование карликовых подвоев для яблони. Автореферат дисс... канд. биол. наук. М. 18 с.
2. *Лотова Л.И. 1957.* Некоторые данные об анатомии карликовых подвоев яблони // Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почвовед., геол., геогр. №. 2. С. 59–65.
3. *Лотова Л.И. 1957.* Анатомическое исследование процессов корнеобразования при вегетативном размножении карликовых подвоев яблони // Докл. АН СССР. Т. 113. № 6. С. 1369–1372.
4. *Лотова Л.И. 1958.* Сравнительно-анатомическое исследование древесины высокорослых и карликовых форм яблони (*Malus*) // Бот. журн. Т. 43. № 12. С. 1728–1734.
5. *Лотова Л.И. 1959.* Анатомическое исследование коры высокорослых и низкорослых яблонь // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почвовед. № 3. С. 45–58.
6. *Лотова Л.И., Лярская Р.П. 1959.* Некоторые анатомические особенности срастания корней гималайского и атласского кедров // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 4. С. 99–104.
7. *Лотова Л.И. 1960.* О некоторых особенностях анатомического строения хрупкой древесины карликовых подвоев для яблони // Ред. Н.В. Цицин. Сообщения Московского отделения Всесоюзного ботанического общества. М.: Изд-во АН СССР. Т. 1. С. 125–128.
8. *Лотова Л.И., Лярская Р.П., Ярославцев Г.Д. 1960.* Анатомия сросшихся корней двух видов кедр // Ред. М.А. Кочкин. Сборник работ Государственного Никитского ботанического сада по дендрологии и декоративному садоводству / Труды Гос. Никитского бот. сада. Ялта. Т. 32. С. 81–99.
9. *Лотова Л.И. 1962.* Анатомия побегов двух жизненных форм можжевельника // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 3. С. 113–121.
10. *Барыкина Р.П., Лотова Л.И. 1962.* К вопросу о вегетативном размножении амурского бархата // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почвовед. № 1. С. 46–58.
11. *Барыкина Р.П., Кострикова Л.Н., Кочемарова И.П., Лотова Л.И., Транковский Д.А., Чистякова О.Н. 1963.* Практикум по анатомии растений. М.: Росвузиздат. 184 с.
12. *Лотова Л.И. 1964.* О значении анатомических признаков для диагностики морозоустойчивости яблонь // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 4. С. 106–112.
13. *Лотова Л.И. 1964.* Анатомическое исследование кормовых бобов (*Vicia faba* L.) // Ред. С.Г. Соин. Первая годичная научная отчетная конфе-

- ренция 9–12 марта 1964 г. Рефераты докладов. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 207.
14. *Лотова Л.И., Морозова Е.М. 1964.* Структурная эволюция побегов трёх жизненных форм софоры // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почвовед. № 3. С. 30–39.
 15. *Лотова Л.И. 1965.* Анатомическое исследование стеблей кормовых бобов в связи с их устойчивостью против полегания // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 4. С. 38–48.
 16. *Лотова Л.И. 1966.* О некоторых анатомических особенностях развития побегов яблони // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 3. С. 87–97.
 17. *Барыкина Р.П., Лотова Л.И. 1966.* Анатомо-морфологическое исследование семян и корневых отпрысков плоскосемянника // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почвовед. № 5. С. 60–67.
 18. *Лотова Л.И. 1967.* О фасциации стебля русских бобов // Ред. А.А. Уранов, А.В. Благовещенский, Л.В. Кудряшов, А.Н. Сладков. Морфология растений. Сборник статей, посвящённый памяти профессора К.И. Мейера. М.: Наука. С. 77–81.
 19. *Лотова Л.И., Кашуро В.Ф. 1967.* Влияние различных способов посева на устойчивость кормовых бобов к полеганию // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 2. С. 74–79.
 20. *Федотов В.С., Лотова Л.И. 1967.* О сортовых различиях в анатомическом строении перикарпия кормовых бобов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 2. С. 54–60.
 21. *Лотова Л.И., Федотов В.С. 1967.* Наследование гибридными формами кормовых бобов особенностей анатомического строения перикарпия, препятствующих растрескиванию плодов // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. № 3. С. 33–41.
 22. *Лотова Л.И. 1967.* О многоядерной стадии развития ситовидных элементов и трахеид хвойных растений // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почвовед. № 5. С. 137–149.
 23. *Лотова Л.И. 1968.* Желатинизированные слои в стенках ситовидных элементов приморской сосны // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почвовед. № 3. С. 90–94.
 24. *Лотова Л.И. 1968.* Структурные изменения вторичного луба сосен в связи с образованием корки // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почвовед. № 6. С. 53–62.
 25. *Лотова Л.И. 1968.* Формирование тяжёлой лубяной паренхимы у хвойных растений // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 3. С. 77–81.
 26. *Лотова Л.И. 1968.* [Рец.] Braune W., Leman A., Taubert H. Pflanzenanatomisches Praktikum. Jena. Fischer. 1967 // Науч. книги за рубежом. Сер. В. № 3. С. 73–76.

27. *Лотова Л.И. 1969.* Кристаллические включения в клетках коровой паренхимы сосен // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почвовед. № 3. С. 112–115.
28. *Лотова Л.И. 1970.* О смолывыделительной системе коры лиственниц // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почвовед. № 5. С. 36–40.
29. *Лотова Л.И. 1970.* Сходство и различия в анатомической структуре коры лиственницы, ели и лжетсуги // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почвовед. № 6. С. 29–36.
30. *Барыкина Р.П., Кострикова Л.Н., Кочемарова И.П., Лотова Л.И., Транковский Д.А., Чистякова О.Н. 1971.* Практикум по анатомии растений: Методическое руководство для малого практикума. М.: Изд-во Моск. ун-та. 192 с.
31. *Лотова Л.И. 1971.* Анатомическая структура коры некоторых видов пихты // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почвовед. № 3. С. 50–56.
32. *Лотова Л.И. 1971.* О структуре коры *Ginkgo biloba* L. // Ред. Л.В. Кудряшов. Морфология цветковых растений. М.: Наука. С. 127–134.
33. *Лотова Л.И. 1971.* Направления структурной специализации вторичной флоэмы сосновых // Ред. В.Н. Тихомиров. Четвёртое Московское совещание по филогении растений. (Тезисы докладов совещания 12–15 октября 1971 г.). М.: Изд-во Моск. ун-та. Т. 1. С. 70–73.
34. *Вехов В.Н., Лотова Л.И., Филин В.Р. 1973.* Пособие по систематике цветковых растений: Руководство для летней практики. М.: Изд-во Моск. ун-та. 54 с.
35. *Лотова Л.И. 1973.* Анатомия коры *Keteleeria fortunei* Carr. // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почвовед. № 3. С. 53–57.
36. *Лотова Л.И. 1974.* Оболочка растительной клетки // Большая советская энциклопедия. 3-е изд. М.: Сов. энциклопедия. Т. 18. С. 207.
37. *Вехов В.Н., Лотова Л.И., Сладков А.Н., Филин В.Р. 1974.* Пособие по систематике цветковых растений: Методическое руководство для летней практики. М.: Изд-во Моск. ун-та. 212 с.
38. *Лотова Л.И. 1975.* О корреляции анатомических признаков древесины и луба в семействе сосновых // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почвовед. № 1. С. 41–51.
39. *Лотова Л.И. 1975.* Направления структурной эволюции вторичной флоэмы хвойных // Тезисы докладов, представленных XII Международному ботаническому конгрессу. 3–10 июля 1975 г. Л.: Наука. Т. 1. С. 255.
40. *Лотова Л.И. 1975.* Раздел V. Анатомический метод в систематике растений // МГУ. Биологический факультет. Кафедра морфологии и систематики высших растений. Специализация «Систематика высших растений». Большой практикум. М.: Биологический факультет МГУ [ротапринт]. С. 5–10.
41. *Лотова Л.И. 1976.* Анатомические особенности коры араукариевых // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почвовед. № 6. С. 56–61.

42. *Лотова Л.И.* 1976. Об эволюционном значении анатомических признаков вторичной флоэмы хвойных // Ред. В.Н. Тихомиров. Материалы пятого Московского совещания по филогении растений (декабрь 1976 г.). М.: Наука. С. 98–101.
43. *Лотова Л.И.* 1976. Ситовидные трубки // Большая советская энциклопедия. 3-е изд. М.: Сов. энциклопедия. Т. 23. С. 480–481.
44. *Лотова Л.И.* 1976. Сосуды (трахеи) у растений // Большая советская энциклопедия. 3-е изд. М.: Сов. энциклопедия. Т. 24. С. 206.
45. *Лотова Л.И.* 1976. Стебель // Большая советская энциклопедия. 3-е изд. М.: Сов. энциклопедия. Т. 24. С. 468–469.
46. *Лотова Л.И.* 1976. Стелярная теория // Большая советская энциклопедия. 3-е изд. М.: Сов. энциклопедия. Т. 24. С. 479–481.
47. *Гребенщикова В.И., Лейкина В.И., Лотова Л.И., Онищенко Г.Е., Ченцов Ю.С., Шорникова М.В., Шубникова Е.А.* 1977. Малый практикум по цитологии. М.: Изд-во Моск. ун-та. 288 с.
48. *Лотова Л.И.* 1977. О классификации меристем // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. № 2. С. 64–75.
49. *Лотова Л.И.* 1977. Анатомия молодых побегов и вторичной флоэмы таксодиевых // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. № 4. С. 21–29.
50. *Лотова Л.И.* 1977. Ткани растений // Большая советская энциклопедия. 3-е изд. М.: Сов. энциклопедия. Т. 26. С. 9.
51. *Лотова Л.И.* 1978. [Рец.] Esau K. Anatomy of seed plants. 2nd ed. New York: Willey, 1977 // Науч. книги за рубежом. Сер. В. № 11. С. 25–27.
52. *Барыкина Р.П., Кострикова Л.Н., Кочемарова И.П., Лотова Л.И., Гранковский Д.А., Чистякова О.Н.* 1979. Практикум по анатомии растений: Учебное пособие для студентов биологических специальностей вузов. 3-е изд. М.: Высш. школа. 224 с.
53. *Лотова Л.И.* 1979. Об анатомии коры тиссовых, головчатотиссовых и ногоплодниковых // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. № 3. С. 3–13.
54. *Лотова Л.И.* 1979. Смоловыделительная система коры хвойных растений // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 3. С. 55–62.
55. *Лотова Л.И.* 1979. [Рец.] Strasburger E. Lehrbuch der Botanik. 31. Aufl. Stuttgart: Fischer, 1978 // Науч. книги за рубежом. Сер. В. № 9. С. 21–24.
56. *Вехов В.Н., Лотова Л.И., Филин В.Р.* 1980. Практикум по анатомии и морфологии высших растений. (Вегетативные органы.) М.: Изд-во Моск. ун-та. 196 с.
57. *Горленко М.В., Тихомиров В.Н., Лотова Л.И., Сладков А.Н., Дундин Ю.К.* 1980. Программа курса «Ботаника» для государственных университетов. Специальность: 2019 Биология. М.: Изд-во Моск. ун-та. 29 с.
58. *Лотова Л.И.* 1980. [Рец.] Braune W., Leman A., Taubert H. Pflanzenanatomisches Praktikum. 3. Aufl. Jena: Fischer, 1979 // Науч. книги за рубежом. Сер. В. № 2. С. 27–29.

59. *Лотова Л.И.* 1980. [Рец.] Butterfass T. Patterns of chloroplast reproduction. Wien: Springer, 1979 // Науч. книги за рубежом. Сер. В. № 11. С. 31–34.
60. *Лотова Л.И.* 1981. Анатомическая структура коры кипарисовых // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. № 1. С. 3–9.
61. *Лотова Л.И.* 1981. Структурные типы луба хвойных растений. I. Общая характеристика структурных типов и обсуждение признаков, используемых для выяснения их эволюции // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 2. С. 71–77.
62. *Лотова Л.И.* 1981. Структурные типы луба хвойных растений. II. Возможные направления структурной эволюции луба // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 5. С. 66–70.
63. *Лотова Л.И.* 1981. Строение растительной клетки: Учебно-методическое пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та. 32 с.
64. *Лотова Л.И.* 1981. О критериях примитивности строения ситовидных элементов // Ред. В.Н. Тихомиров. Морфологическая эволюция высших растений. (Материалы VI Московского совещания по филогении растений, посвящённого 100-летию со дня рождения профессора Московского университета Константина Игнатьевича Мейера. Декабрь 1981 г.) М.: Наука. С. 80–82.
65. *Лотова Л.И., Меликян А.П.* 1981. [Рец.] Монография о древесине хвойных. Е.С. Чавчавадзе. Древесина хвойных. Морфологические особенности, диагностическое значение. Л.: Наука, 1979 // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 86. № 2. С. 128–129.
66. *Лотова Л.И.* 1982. Анатомия коры хвойных. Дисс... доктора биол. наук. М.: МГУ. 369 с. Автореферат дисс... доктора биол. наук. М. 34 с.
67. *Лотова Л.И.* 1982. Об описании коры хвойных растений // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 87. № 2. С. 81–90.
68. *Лотова Л.И.* 1982. Определение семейств хвойных по анатомическим признакам вторичного луба // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 2. С. 71–76.
69. *Лотова Л.И.* 1982. Руководство к малому практикуму по морфологии высших растений. М.: Изд-во Моск. ун-та. 60 с.
70. *Тимонин А.К., Лотова Л.И.* 1982. Типичное строение устьичного аппарата стеблей некоторых видов *Amaranthus* L. // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 1. С. 69–75.
71. *Тимонин А.К., Лотова Л.И.* 1982. Атипичное строение устьичного аппарата стеблей некоторых видов *Amaranthus* L. // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 9. С. 75–79.
72. *Лотова Л.И.* 1983. [Рец.] O'Brien T.P., McCully M.E. The study of structure: Principles and selected methods. Melbourne: Termacarphi, 1981 // Науч. книги за рубежом. Сер. В. № 11. С. 46–49.

73. *Лотова Л.И.* **1984.** Анатомия коры некоторых представителей порядка Fagales // Ред. журн. «Биол. науки». М. 23 с. Деп. в ВИНТИ, № 2643–84.
74. *Лотова Л.И.* **1984.** [Рец.] Gatling D., Grayson J. Identification of vegetable fibres. London: Chapman and Hall, 1982 // Науч. книги за рубежом. Сер. В. № 4. С. 35–37.
75. *Лотова Л.И.* **1984.** [Рец.] Braune W., Leman A., Taubert H. Pflanzenanatomisches Praktikum II. Jena: Fischer, 1982 // Науч. книги за рубежом. Сер. В. № 5. С. 16–18.
76. *Лотова Л.И.* **1984.** [Рец.] Kutschera L., Lichtenegger E. Wurzelatlas mitteleuropaeischer Gruenlandpflanzen. Bd. 1. Monocotyledonae. Stuttgart: Fischer, 1982 // Науч. книги за рубежом. Сер. В. № 6. С. 37–39.
77. *Лотова Л.И.* **1984.** Некоторые вопросы эволюции флоэмы // Ред. А.Е. Васильев. I Всесоюзная конференция по анатомии растений: Тезисы докладов. Л.: Наука. С. 94.
78. *Лотова Л.И., Малыченко Е.В.* **1984.** Анатомические особенности видов земляники разной ploидности // Ред. журн. «Биол. науки». М. 10 с. Деп. в ВИНТИ, № 1761–84 Деп.
79. *Лотова Л.И.* **1985.** Соотношение твёрдого луба и смолеместилищ в коре некоторых хвойных // Изв. высш. уч. завед. Лесной журн. № 4. С. 23–28.
80. *Лотова Л.И.* **1985.** Структурная эволюция ситовидных элементов высших растений // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 5. С. 19–29.
81. *Лотова Л.И.* **1985.** Современное состояние и перспективы развития анатомических исследований коры древесных растений в СССР // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 11. С. 9–18.
82. *Лотова Л.И., Тимонин А.К.* **1985.** О характере вторичного роста осевых органов *Amaranthus L.* // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 90. № 4. С. 77–88.
83. *Самсонова Т.Н., Лотова Л.И.* **1985.** Диагностические признаки коры лиственных пород деревьев // Криминалистика и судебная экспертиза. № 30. С. 69–79.
84. *Вехов В.Н., Лотова Л.И., Филин В.Р.* **1986.** Пособие по систематике высших растений. Ч. 1. Архегиональные и однодольные растения: Учебно-методическое пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та. 66 с.
85. *Вехов В.Н., Лотова Л.И., Филин В.Р.* **1986.** Пособие по систематике высших растений. Ч. 2. Двудольные растения: Учебно-методическое пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та. 89 с.
86. *Лотова Л.И.* **1986.** Об онтогенетической и функциональной взаимосвязи структурных элементов лептома // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 6. С. 6–16.

87. *Лотова Л.И.* **1986.** Анатомия коры *Carpinus betulus* L. и её таксономическое значение // Изв. высш. уч. завед. Лесной журн. № 6. С. 8–13.
88. *Лотова Л.И.* **1986.** О кодексах примитивности структурных признаков и уровнях эволюционного развития проводящего аппарата высших растений // Ред. В.Н. Тихомиров. Источники информации в филогенетической систематике растений. М.: Наука. С. 45–46.
89. *Лотова Л.И.* **1986.** Древесина // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. С. 184.
90. *Лотова Л.И.* **1986.** Камбий // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. С. 241–242.
91. *Лотова Л.И.* **1986.** Камбиформ // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. С. 242.
92. *Лотова Л.И.* **1986.** Ксилема // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. С. 301.
93. *Лотова Л.И.* **1986.** Луб // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. С. 331.
94. *Лотова Л.И.* **1986.** Механические ткани // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. С. 356.
95. *Лотова Л.И.* **1986.** Покровная ткань // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. С. 489.
96. *Лотова Л.И.* **1986.** Флоэма // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. М.: Сов. энциклопедия. С. 676.
97. *Малыченко Е.В., Лотова Л.И.* **1986.** Анатомия коры видов рода *Salix* (Salicaceae) средней полосы европейской части СССР // Бот. журн. Т. 71. № 8. С. 1060–1066.
98. *Тихомиров В.Н., Павлов В.Н., Культиасов И.М., Лёвкина Л.М., Лотова Л.И., Сизова Т.П., Солдатенкова Ю.П.* **1986.** Программа летней практики по ботанике // Программы учебных практик для студентов I и II курсов биологического факультета МГУ. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 5–15.
99. *Зелинская Л.П., Лотова Л.И.* **1987.** Анатомические особенности вегетативных почек видов рода *Malus* (Rosaceae) // Бот. журн. Т. 72. № 2. С. 201–208.
100. *Котов А.А., Лотова Л.И.* **1987.** Анатомические особенности перицикла стеблей гвоздичных в связи с функциональной специализацией побегов // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 12. С. 67–73.
101. *Лотова Л.И.* **1987.** Анатомия коры хвойных. М.: Наука. 152 с.
102. *Лотова Л.И.* **1987.** Диагностика лиственных древесных пород по микроструктуре коры // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 92. № 1. С. 72–81.
103. *Лотова Л.И.* **1987.** Руководство к малому практикуму по ботанике. Высшие растения. 2 изд. М.: Изд-во Моск. ун-та. 74 с.

104. *Лотова Л.И., Котов А.А. 1987.* Понятие перицикла в связи с выяснением природы экстраксиллярных волокон в стеблях гвоздичных // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 1. С. 73–81.
105. *Яценко-Хмелевский А.А., Лотова Л.И. 1987.* Строение коры хвойных: Текст лекций. Л.: ЛТА. 48 с.
106. *Лотова Л.И. 1988.* Структурные особенности лубяных лучей хвойных и лиственных древесных пород в сравнении с их древесинными лучами // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 8. С. 61–67.
107. *Лотова Л.И. 1988.* Анатомия коры как таксономический признак растений // Актуальные вопросы ботаники в СССР: Тезисы докладов VIII делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества. Алма-Ата: Наука. С. 388–389.
108. *Шорникова М.В., Лотова Л.И., Онищенко Г.Е., Шубникова Е.А., Гребенщикова В.И., Лейкина В.И., Ченцов Ю.С. 1988.* Практикум по цитологии: Учебное пособие. М.: Изд-во Моск. ун-та. 294 с.
109. *Гревцова Н.А., Лотова Л.И. 1989.* Структура семенной кожуры некоторых американских видов люпина // Теоретическая и прикладная карпология: Тезисы докладов Всесоюзной конференции (30 октября – 1 ноября 1989 г.). Кишинёв: Штиинца. С. 48.
110. *Лотова Л.И. 1989.* Морфолого-функциональные аспекты эволюции проводящего аппарата высших растений // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 94. № 2. С. 92–102.
111. *Лотова Л.И. 1989.* Древесина // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. 2-е изд. М.: Сов. энциклопедия. С. 184.
112. *Лотова Л.И. 1989.* Камбий // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. 2-е изд. М.: Сов. энциклопедия. С. 241–242.
113. *Лотова Л.И. 1989.* Камбиформ // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. 2-е изд. М.: Сов. энциклопедия. С. 242.
114. *Лотова Л.И. 1989.* Ксилема // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. 2-е изд. М.: Сов. энциклопедия. С. 301.
115. *Лотова Л.И. 1989.* Луб // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. 2-е изд. М.: Сов. энциклопедия. С. 331.
116. *Лотова Л.И. 1989.* Механические ткани // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. 2-е изд. М.: Сов. энциклопедия. С. 356.
117. *Лотова Л.И. 1989.* Покровная ткань // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. 2-е изд. М.: Сов. энциклопедия. С. 489.
118. *Лотова Л.И. 1989.* Флоэма // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. 2-е изд. М.: Сов. энциклопедия. С. 676.
119. *Лотова Л.И., Тимонин А.К. 1989.* Сравнительная анатомия высших растений: Учебно-методическое пособие для студентов биологических факультетов государственных университетов. М.: Изд-во Моск. ун-та. 80 с.

120. *Лотова Л.И., Тимонин А.К. 1990.* Анатомия стеблей и вторичных проводящих тканей древесных растений: Учебно-методическое пособие для студентов биологических факультетов государственных университетов. М.: Изд-во Моск. ун-та. 64 с.
121. *Лотова Л.И. 1991.* Анатомические особенности семенной кожуры некоторых американских видов люпина в связи с твердосемянностью // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 7. С. 95–102.
122. *Лотова Л.И. 1991.* Стереом коры древесных растений // Всесоюзный семинар «Образование и строение древесной ткани», посвящённый 100-летию со дня рождения академика Латвийской академии наук П.Н. Одицова: Тезисы докладов. Рига: Ин-т химии древесины. С. 20.
123. *Лотова Л.И. 1991.* Гетеробатмия в строении проводящего аппарата древесных растений // Ред. В.Н. Тихомиров. Общебиологические аспекты филогении растений. М.: Наука. С. 74–75.
124. *Лотова Л.И., Белов А.К. 1991.* Анатомия перикарпия некоторых американских видов люпина // Ред. журн. «Биол. науки». М. 10 с. Деп. в ВИНТИ, № 1096.
125. *Лотова Л.И., Гревцова Н.А. 1991.* Орнаментация поверхности спермодермы люпина как таксономический признак // Ред. В.Н. Тихомиров. Филогения и систематика растений. (Материалы VIII Московского совещания по филогении растений). М.: Наука. С. 63–64.
126. *Калиниченко И.М., Лотова Л.И. 1994.* Государственный образовательный стандарт высшего профессионального образования. Государственные требования к минимуму содержания и уровню подготовки выпускника по специальности 011900 – ботаника. М. 16 с.
127. *Лотова Л.И., Тимонин А.К. 1995.* О таксономическом значении анатомических признаков коры в семействе Betulaceae s. l. // Бот. журн. Т. 80. № 7. С. 39–49.
128. *Лосева С.И., Лотова Л.И. 1996.* Анатомические особенности перикарпия и спермодермы бобовых с разными способами диссеминации // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 101. № 2. С. 86–94.
129. *Лотова Л.И. 1996.* Анатомия растений в системе высшего образования // Ред. В.М. Ерёмин, М.П. Жигар. Современные проблемы анатомии растений: Материалы международной конференции. Брест, октябрь 1996 г. Брест: БрГУ. С. 34.
130. *Лотова Л.И., Тимонин А.К. 1996.* Анатомия коры буковых (Fagaceae) и её таксономическое значение // Бот. журн. Т. 81. № 3. С. 60–74.
131. *Лотова Л.И., Тимонин А.К. 1996.* Опыт использования анатомических признаков коры в систематике спирейных // Ред. В.М. Ерёмин, М.П. Жигар. Современные проблемы анатомии растений: Материалы международной конференции. Брест, октябрь 1996 г. Брест: БрГУ. С. 35.

132. *Лотова Л.И., Тимонин А.К. 1996.* Анатомия коры как таксономический признак в семействе розоцветных (Rosaceae) // Ред. В.Н. Тихомиров. IX Московское совещание по филогении растений: Материалы. М.: Изд. секции ботаники Моск. о-ва испытат. прир. и каф. высших растений биол. ф-та Моск. ун-та. С. 81–83.
133. *Филин В.Р., Тихомиров В.Н., Дундин Ю.К., Лотова Л.И. 1996.* Ботаника. Высшие растения // Программы биологических дисциплин для студентов 1–2 курсов. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 12–31.
134. *Чураков Б.П., Лотова Л.И. 1996.* Анатомия и морфология растений: Учебно-методическое пособие по курсу медицинской ботаники. Ульяновск: Изд. Ульян. ун-та. 85 с.
135. *Громенко И.С., Лотова Л.И. 1997.* Анатомия плодов представителей подсемейства Maloideae (Rosaceae) // Ред. Е.А. Мирославов. Труды международной конференции по анатомии и морфологии растений (посвящается 150-летию со дня рождения И.П. Бородина) (2–6 июня 1997 г.). СПб.: Диада. С. 38–39.
136. *Lotowa L.I. 1997.* Zu den Beziehungen zwischen verschiedenen Typen von Stelen in den hoeheren Pflanzen // Scripta Bot. Belg. Bd. 15. S. 105.
137. *Лотова Л.И. 1997.* Анатомия коры древесных представителей подсемейства Rosoideae (Rosaceae) // Ред. Е.А. Мирославов. Труды международной конференции по анатомии и морфологии растений (посвящается 150-летию со дня рождения И.П. Бородина) (2–6 июня 1997 г.). СПб.: Диада. С. 84–85.
138. *Лотова Л.И., Нилова М.В. 1997.* Анатомия коры видов рода *Viburnum* L. // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 102. № 1. С. 53–57.
139. *Лотова Л.И., Тимонин А.К. 1997.* Определение древесных пород по анатомическим признакам древесины и коры: Учебно-методическое пособие для студентов биологических факультетов государственных университетов. М.: Т-во науч. изд. КМК. 40 с.
140. *Чураков Б.П., Лотова Л.И. 1997.* Систематика низших растений: Учебно-методическое пособие по курсу медицинской ботаники. Ульяновск: Изд. Ульян. ун-та. 137 с.
141. *Лотова Л.И., Нилова М.В. 1998.* Анатомия коры видов рода *Lonicera* L. // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 103. № 1. С. 41–46.
142. *Лотова Л.И., Тимонин А.К. 1998.* Анатомия коры *Exochorda* в связи с положением рода в системе семейства Rosaceae // Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков: Тезисы докладов, представленных II (X) съезду Русского ботанического общества (26–29 мая 1998 г., Санкт-Петербург). СПб.: БИН РАН. Т. 1. С. 51–52.
143. *Lotowa L.I., Timonin A.C. 1998.* Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 1. Spiraeoideae – Spiraeae // Бот. журн. Т. 83. № 8. С. 16–27.

144. *Lotova L.I., Timonin A.C. 1998.* Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 2. Spiraeoideae except for Spiraeae and Lyonothamneae // Бот. журн. Т. 83. № 9. С. 14–27.
145. *Ганжела Л.И., Гревцова Н.А., Лотова Л.И. 1999.* Электронно-микроскопическое исследование поверхности спермодермы представителей рода *Lirinus* // Бюл. Гл. бот. сада РАН. № 178. С. 118–123.
146. *Лотова Л.И. 1999.* Микроструктура коры основных лесообразующих лиственных деревьев и кустарников Восточной Европы. М.: КМК Лтд. 114 с.
147. *Lotova L.I. 1999.* Possibility of bark anatomy features usage in plant systematics // Abstracts: XVI International Botanical Congress, St. Louis, USA, August 1–7, 1999. St. Louis: The Congress. P. 481.
148. *Лотова Л.И. 1999.* Использование анатомических признаков растений в филогенетической систематике // Ред. Л.И. Лотова, А.П. Меликян. Материалы X Московского совещания по филогении растений. М.: Секция ботаники Моск. о-ва испытат. прир.; каф. морфол. и систематики высш. раст. Моск. гос. ун-та им. М.В. Ломоносова. С. 106–108.
149. *Лотова Л.И., Меликян А.П. 1999.* Московские совещания по филогении растений и их роль в развитии современной ботаники // Ред. Л.И. Лотова, А.П. Меликян. Материалы X Московского совещания по филогении растений. М.: Секция ботаники Моск. о-ва испытат. прир.; каф. морфол. и систематики высших растений Моск. гос. ун-та им. М.В. Ломоносова. С. 3–7.
150. *Лотова Л.И., Рудько А.И. 1999.* Анатомические особенности плодов разных морфологических типов в семействе крестоцветных // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 104. № 6. С. 49–57.
151. *Lotova L.I., Timonin A.C. 1999.* Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 3. Quillajoideae // Бот. журн. Т. 84. № 2. С. 34–41.
152. *Lotova L.I., Timonin A.C. 1999.* Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 4. Roseae and Ulmarieae (Rosoideae) // Бот. журн. Т. 84. № 3. С. 33–43.
153. *Lotova L.I., Timonin A.C. 1999.* Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 5. Kerrieae and Cercocarpeae (Rosoideae) // Бот. журн. Т. 84. № 9. С. 10–20.
154. *Ветлугина Т.Г., Лотова Л.И. 2000.* Анатомия коры видов *Fraxinus* L. (Oleaceae) в связи с их положением в системе рода // Бот. журн. Т. 85. № 4. С. 33–44.
155. *Лотова Л.И. 2000.* Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС. 528 с.
156. *Лотова Л.И. 2000.* Функциональная анатомия растений // Специальность 01.20 – физиология: Программы спецкурсов кафедры физиологии растений. М.: Изд-во Моск. ун-та. С. 4–5.

157. *Lotova L.I., Timonin A.C. 2000.* Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 6. Rubeae and Adenostomeae (Rosoideae) // Бот. журн. Т. 85. № 11. С. 21–28.
158. *Лотова Л.И. 2001.* Морфология и анатомия высших растений. 2-е изд. М.: Эдиториал УРСС. 528 с.
159. *Лотова Л.И. 2001.* Цитология растений // Ред. Л.И. Лотова. Программы спецкурсов кафедры морфологии и систематики высших растений. Специальность 01.19 – ботаника. М.: КМК Лтд. С. 3–5.
160. *Лотова Л.И. 2001.* Большой практикум. Анатомия растений // Ред. Л.И. Лотова. Программы спецкурсов кафедры морфологии и систематики высших растений. Специальность 01.19 – ботаника. М.: КМК Лтд. С. 47.
161. *Лотова Л.И. 2001.* Древесина // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. Факсимиле 2-го изд. М.: Сов. энциклопедия. С. 184.
162. *Лотова Л.И. 2001.* Камбий // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. Факсимиле 2-го изд. М.: Сов. энциклопедия. С. 241–242.
163. *Лотова Л.И. 2001.* Камбиформ // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. Факсимиле 2-го изд. М.: Сов. энциклопедия. С. 242.
164. *Лотова Л.И. 2001.* Ксилема // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. Факсимиле 2-го изд. М.: Сов. энциклопедия. С. 301.
165. *Лотова Л.И. 2001.* Луб // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. Факсимиле 2-го изд. М.: Сов. энциклопедия. С. 331.
166. *Лотова Л.И. 2001.* Механические ткани // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. Факсимиле 2-го изд. М.: Сов. энциклопедия. С. 356.
167. *Лотова Л.И. 2001.* Покровная ткань // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. Факсимиле 2-го изд. М.: Сов. энциклопедия. С. 489.
168. *Лотова Л.И. 2001.* Флоэма // Ред. М.С. Гиляров. Биологический энциклопедический словарь. Факсимиле 2-го изд. М.: Сов. энциклопедия. С. 676.
169. *Lotova L.I., Timonin A.C. 2001.* Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 7. Rosoideae – Potentilleae // Бот. журн. Т. 86. № 4. С. 12–33.
170. *Lotova L.I., Timonin A.C. 2001.* Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 8. Rosoideae: Dryadeae–Geeae group // Бот. журн. Т. 86. № 7. С. 1–17.
171. *Lotova L.I., Timonin A.C. 2001.* Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 9. Rosoideae: Sanguisorbeae (= Poterieae) – Sanguisorbiinae // Бот. журн. Т. 86. № 9. С. 52–72.

172. *Lotova L.I., Timonin A.C. 2002.* Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 10. Rosoideae: Sanguisorbeae (= Potericeae) – Agrimoniinae // Бот. журн. Т. 87. № 1. С. 71–81.
173. *Lotova L.I., Timonin A.C. 2002.* Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 11. Rosoideae: *Alchemilla*, *Aphanes* and *Potaninia* // Бот. журн. Т. 87. № 4. С. 102–109.
174. *Lotova L.I., Timonin A.C. 2002.* Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 12. Prunoideae // Бот. журн. Т. 87. № 5. С. 68–82.
175. *Lotova L.I., Timonin A.C. 2002.* Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 13. Maloideae // Бот. журн. Т. 87. № 10. С. 31–53.
176. *Кавтарадзе Д.Н., Куликова Г.Г., Лотова Л.И., Полевова С.В., Тимонин А.К., Филина Н.И. 2003.* Светлой памяти Германа Павловича Гапочки // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 108. № 6. С. 76–79.
177. *Лотова Л.И., Павлинов И.Я., Тимонин А.К. 2003.* Гистологическая эволюция коры в семействе Rosaceae // Ред. В.С. Новиков, А.К. Тимонин, А.В. Щербаков. XI Международное совещание по филогении растений: Тезисы докладов (Москва, 28–31 января 2003 г.). М.: Изд-во Центра охраны дикой природы. С. 59–60.
178. *Lotova L.I., Timonin A.C. 2003.* Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 14. *Coleogyne* and *Kageneckia* // Бот. журн. Т. 88. № 1. С. 3–8.
179. *Lotova L.I., Timonin A.C. 2003.* Anatomy of cortex and secondary phloem of Rosaceae. 15. *Dichotomanthes* and *Prinsepia* // Бот. журн. Т. 88. № 8. С. 1–7.
180. *Лотова Л.И. 2004.* Анатомия растений на кафедре высших растений, её теоретическое и практическое значение // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 109. № 6. С. 26–33.
181. *Лотова Л.И., Нилова М.В. 2004.* Анатомия коры некоторых представителей подсемейств Caesalpinioideae и Mimosoideae (Fabaceae) // Ред. А.Г. Еленевский. Труды VII Международной конференции по морфологии растений, посвящённой памяти Ивана Григорьевича и Татьяны Ивановны Серебряковых. М.: МПГУ. С. 149–150.
182. *Лотова Л.И., Тимонин А.К., Куликова Г.Г., Мурашёв В.В., Вартапетян В.В., Кавтарадзе Д.Н., Майоров С.Р., Рудько А.И. 2004.* Кафедре высших растений 200 лет!: Учебно-методическое пособие. М.: Т-во науч. изд. КМК. 152 с.
183. *Лотова Л.И., Тимонин А.К. 2005.* Анатомия коры розоцветных: разнообразие, эволюция, таксономическое значение. М.: Т-во науч. изд. КМК. 264 с.
184. *Лотова Л.И. 2007.* Ботаника. Морфология и анатомия высших растений: Учебник. 3-е изд. М.: КомКнига. 512 с.

185. *Лотова Л.И., Нилова М.В. 2007.* Сравнительная анатомия коры представителей подсемейств Caesalpinioideae и Mimosoideae (сем. Leguminosae) // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 112. № 1. С. 43–55.
186. *Лотова Л.И., Нилова М.В., Рудько А.И. 2007.* Словарь фитоанатомических терминов: Учебное пособие. М.: Изд-во ЛКИ. 112 с.
187. *Вехов В.Н., Лотова Л.И., Филин В.Р. 2008.* Учебное пособие к летней практике по ботанике. Систематика высших растений. Тула: Гриф и К. 235 с.
188. *Лотова Л.И. 2010.* Ботаника. Морфология и анатомия высших растений: Учебник. 4-е изд. М.: Либроком. 512 с.
189. *Лотова Л.И. 2013.* Ботаника. Морфология и анатомия высших растений: Учебник. 5-е изд. М.: КД Либроком. 508 с.
190. *Громенко И.С., Лотова Л.И. 2014.* Сравнительно-анатомическое исследование плодов представителей подсемейства Maloideae (Rosaceae) // Ред. Л.И. Лотова, А.К. Тимонин. Мемориальный каденский сборник. М.: МАКС Пресс. С. 85–116.
191. *Лотова Л.И. 2014.* Николай Николаевич Каден. К столетию со дня рождения // Ред. Л.И. Лотова, А.К. Тимонин. Мемориальный каденский сборник. М.: МАКС Пресс. С. 7–19.
192. *Лотова Л.И. 2017.* Ботаника. Морфология и анатомия высших растений: Учебник. 6-е изд. М.: ЛКИ. 512 с.
193. *Лотова Л.И. 2018.* Ботаника. Морфология и анатомия высших растений: Учебник. 7-е изд. М.: Ленанд. 512 с.

Л.И. ЛОТОВА О БЫЛОМ
(аудиозапись 2014 года)³

ЛОТОВА ABOUT YORE (recorded audio 2014).

– ...и когда мы шли по Моховой улице, впереди вдруг я вижу оранжевые калоши, самого-то [человека] я не вижу. Я говорю: «Нин, вот этот молодой человек на улице – в моей группе!» Она пришла в ужас и говорит: «А как же ты-то будешь?» – «А вот так» – «А как его зовут?» Я говорю: «Я не знаю, как его зовут, я видела его только один раз». Оранжевые калоши он носил, так как боялся простудиться, у него ноги болели. Но потом всё-таки он их снял, эти оранжевые калоши, Разумовский-то. Второй раз он меня сразил, [когда] уже я кончила [университет] и сидела [в кабинете] напротив⁴, с Веховым. Что-то я засиделась, свет я верхний не включала, у меня была настольная лампочка. Вдруг кто-то входит. Я была уверена, что это Вехов кончил занятия. Я голову поворачиваю – идёт что-то такое, какая-то борода седая. «Ааа, ты сидишь здесь?» Я думаю, что такое: «Стасик, это ты? Ты что это делаешь, здесь-то? Уже поздно!» – «А я вот тут был на геоботанике. Иду, смотрю – у тебя дверь немножко приоткрыта. Решил навестить».

А мы считались в разных группах – кафедральные наши и геоботаники. Но кафедра нами не интересовалась. Нас было сначала – я, Люся, Кедров, потом ещё одна участница войны примкнула к нам. Так что четыре человека. Люся Пегушева, вы её не знаете, она сюда не ходит, никогда. Систематику мы слушали у Павла Александровича Смирнова, все вместе.

– [Расскажите, как вы экзамен на скамеечке сдавали.]

– Аа, экзамен! Дело не в экзамене даже. Дело в первой лекции Пал Саныча. Первая лекция Пал Саныча начиналась примерно так: «Ну вот, значит, систематика. Это – наука, очень важная. Её никто не знает, никто не учит нас. Поэтому надо её изучать. Вот у меня тут книжки». Он приходил с фолиантами. Их не поднимать! «Тут всё написано, а вам надо смотреть цветочки и диаграммы. Цветочки вот тут в банке стоят. А вообще, конечно, ваша группа не очень показательная. Тут мало молодых людей, всё девчонки. А из представителей женского пола ботаников не получается. Даже не то, что систематиков, вообще ботаников не получается. Но раз уж вы пришли, что ж делать. Всякие бывают, и из мужчин не все хорошие». Из мужчин у нас были Еленевский, Разумовский и Павлов. Ещё был такой Андрей Наседкин, он какой-то то ли племянник, то ли ещё какой родственник Есенина. Но он потом ушёл. «А вот в систематике вообще никто ничего не знает. Вот Козо-Полянский, например, – какой он систематик? Ещё вот Кузнецов... Всё это

³ Расшифровка М.В. Ремизовой.

⁴ В 512 кабинете, напротив 515 кабинета, в котором проходила беседа.

была порочная спекуляция, а не систематика». А мы сидим, даже ничего сказать не можем. Фамилии-то мы слышали, а вот про то, что они научными спекуляциями занимаются, мы не слышали.

Прослушали мы его. Потом кончил он свою тронную речь. И после этого сказал: «Ну вот. Вот материал, вот – книжки. Вам надо будет нарисовать *обязательно* диаграммы». Почему-то он не обращал внимания на сам внешний вид цветка и его частей, но диаграммы должны были быть обязательно. Как только он ушёл, Еленевский и Разумовский сразу бросились к этим книжкам, открыли их. Одна книжка на французском языке, другая книжка – на латинском. Вот не знаю, была ли на английском, не помню. Но на русском языке книжки не было. У них у всех физиономии вытянулись, и пришлось нам самим рисовать все. Язык мы знали, как все, кончившие 10-й класс. Правда, мы тогда уже на третьем курсе были. Сдали мы язык-то, ну сами знаете, как язык у нас изучают все. Вот это была его, так сказать, вступительная речь.

А потом, в конце года, вернее, в середине семестра, я заболела и не ходила на занятия очень долго. Меня хотели исключить вообще. Справки я никакие не приносила. Мне делали операцию по поводу аппендицита, а потом какое-то осложнение. Осложнение, как потом только выяснилось, на щитовидную железу. Я лежала в основном, иногда впадала в такое полуобморочное состояние. Поэтому ни гулять я не могла, ни читать чего-нибудь. Мне как-то плохо было. Тогда Меркурьева была замдекана по учебной работе. Она предупредила старосту нашего курса – это был Юра [неразборчиво], – что вот Лотова не ходит на занятия. Он ей сказал, что я больна. «Ну, пусть какую-нибудь бумагу принесёт!». Я попросила папу сходить к ней. Меркурьева вообще вредная была, но с папой она хорошо разговаривала. Она вообще мужчин любила. Он ей объяснил, как и что. Я написала бумажку, что прошу продлить мне сессию и что я весной сдам все экзамены, которые за мной числятся, и отработаю все занятия. Она удивилась, как это я смогу всё это сделать, потому что целый семестр меня не было. Но тем не менее, она разрешила. Я ещё поболела и решила ехать в университет. А как ехать? Можно ехать на троллейбусе, это всё-таки проще. В метро у меня голова кружится. И тут подвернулся мой старый школьный ещё товарищ, с которым мы учились с первого до четвёртого класса. Я проходила мимо их домов. Он говорит: «Ну что, всё на троллейбусе ездешь? Поехали на метро! Уж как-нибудь я тебя подержу». Он на физфаке учился. И мы с ним одно время ездили на метро. А обратно девчонки из моей группы звонили мне домой и говорили, что Мила выехала – встречайте. И меня кто-нибудь приходил встречать, потому что боялась, что начну шататься. Короче говоря, я какие-то дисциплины сдала.

Осталось у меня ужасно неприятное впечатление от Белозерского. Лекции его я, естественно, не слушала, но пошла сдавать. Мне всей группой собрали конспекты, и я выучила эту злополучную биохимию. Пришла к нему. Он дал мне вопросы. Я тогда с чемоданчиком ходила. Открыла чемоданчик, выта-

шила тетрадку по политэкономии, выдрала оттуда листочек и писала какие-то формулы. Прошло сколько-то времени, идёт Белозерский сам, Андрей Николаевич. «Вот! Не могут без шпаргалок существовать студенты!» А я так посмотрела и говорю: «А где же Вы видите шпаргалки?» И он берёт тетрадку эту. А я её сдуру не убрала в чемодан, а просто сверху на крышку положила. Он перелистал каждый листочек, нет ли у меня там какой-нибудь формулы. Меня так удивила неприятно эта проверка. Но он мне всё-таки выставил оценку, там зачёт был.

Но самым ужасным был дарвинизм. Презент⁵ нам не читал, он читал барыкинскому курсу. А нам читал Дворянкин⁶. Дворянкин – это вообще притча во языцех. Он всё время был страшный, а тогда – ещё страшнее. Понимаете, как человек, вставший из гроба: худой, тощий, с длинной указкой. Он тыкал этой указкой в доску и говорил: «Физика боится метафизики». Мы ничего не понимали – почему физика боится метафизики? – но его слушали. И должен был быть ещё семинар, на котором каждый студент должен был сделать доклад. А я проболела всё это время. А время подходит, чтобы за мной хвост не числился. И мне ребята говорят: «Слушай, иди, попробуй!» Думаю: «Ладно, попробую».

Был у нас в разобранном виде учебник Презента. Мы сидели на их кафедре, там круглый зал был, и мы листочками просто обменивались. Народу было много, а книжка одна. Один прочитал первую страницу, другой прочитал пятую страницу. Что-то мы списали там себе. А этот преподаватель, который вёл у нас семинар, он тоже принимал экзамен. И я больше всего боялась, что попаду к нему. Я ему зачёт не сдала. Там, правда, зачёта не было как такового. Он у себя в тетрадке отмечал. И вот моя очередь. Принимают Дворянкин и этот, я забыла его фамилию. Я встаю, и вдруг кто-то из наших ребят поднимается и спрашивает дежурного: «Знаете, я очень тороплюсь. Разрешите, я пойду первый?» – «Пожалуйста». И он – раз! – и пошёл к этому нашему преподавателю, а мне достался Дворянкин. Дворянкин, надо сказать, выслушал меня, спокойно. Посмотрел и говорит: «А вот тут в ведомости написано, что вы больна». Я говорю: «Да. Но мне разрешили что-то сдавать, что я смогу». Он мне ставит «отлично», и тут входит этот преподаватель. Он посмотрел на меня строго, посмотрел в ведомость, посмотрел в зачётную книжку... Очень выразительно на меня посмотрел и ушёл. А отметка у меня осталась. Я считаю, это нехорошо, конечно, с моей стороны было, но у меня выхода не было абсолютно никакого. Вот так вот мы учились на третьем курсе, в старом здании.

Да, про Пал Саныча на скамейке... Всё время раньше [по этому курсу] был зачёт. У всех студентов был зачёт по систематике. И тут нам говорят, что вы будете сдавать экзамен. Мы перепугались, потому что лекций-то у нас

⁵ И.И. Презент, заведующий кафедрой дарвинизма и декан биолого-почвенного факультета в 1948–1950 гг.

⁶ Ф.А. Дворянкин, заведующий кафедрой дарвинизма в 1950–1965 гг.

не было. Он говорил, что вот вы посмотрите в книжке то-то и то-то. И всё! Банки берёте и смóтрите материал под бинокляром – и больше ничего. А как мы будем сдавать экзамен?

Учебника у нас не было. Те учебники, что были, мы не читали. Лекций, кроме той, что Козо-Полянский и Кузнецов научной спекуляцией занимаются, мы не слышали. Остальным, если он и пытался что-то рассказать, то я проболела. Мне пришлось систематику эту тоже отрабатывать. А тут экзамен! Мы перепугались и бежим к Пал Санычу: «Пал Саныч, Вы знаете, у нас не зачёт, а экзамен!». Он перепугался ещё больше нас: «Как экзамен?» – «Ну, вот нам сейчас сказали, что такого-то числа мы должны сдавать экзамен. Что же нам делать?» Он так подумал и говорит: «Мы их обманем». – «Как?». – «Я прихожу рано. Так мы пораньше придём!». А Меркурьева, которая замдекана была, сказала, что придёт к нам на экзамен ровно в 9 часов.

Пал Саныч – у него жилья не было, он у сестры где-то на столе спал. Потом ему дали квартиру в новых домах. Поэтому он приходил рано и на плитке готовил себе завтрак. Но мы пришли ещё раньше. Он в семь приходил, а мы пришли в полседьмого! Сели на скамеечку, у каждого свой учебник. Мы листаем, а Еленевский с Разумовским говорят: «Для чего вы листаете? Сейчас вот придёт Пал Саныч, вызовет и спросит, как прикрепляется семяпочка у хинного дерева. Кто знает из вас? Никто не знает! Или ещё что-нибудь в этом духе». – «Что говорить! Ведь не сдавали ещё». Наконец, Павел Александрович поел. И стал вызывать – геоботаников сначала, Разумовского. Разумовский вышел очень скоро. «Что такое?» – «Отлично!» – «А что спрашивал?» – «Ничего!» – «Как ничего? Как это на экзамене ничего не спросить?» – «А вот так и ничего. Посмотрел в альбом и отправил домой». Идёт Еленевский. Опять мы его спрашиваем: «Что спрашивали?» – «Ничего». Потом Гогина. Тот же самый результат. Всех геоботаников он таким образом опросил. Причём эти ребята составили список, кто за кем пойдёт – не сам пойдёт, а какую очередь придумал сам Пал Саныч. Все совпало. Мы так и думали, что двум из геоботаников он поставит четвёрки, а остальным – пятёрки (Еленевский, Разумовский, Гогина, Киселёва ещё была). А всем высшим, мы думали, он поставит четвёрки. Так это, впрочем, и произошло.

Я к нему пришла. Он смотрит и говорит: «Вот никак я не могу понять, почему все, сколько вас было, никто правильно диаграмму знаков не нарисовал?». А мы её срисовали с его брошюрки. У него маленькая брошюрка такая была, из журнала выдранная. Первую диаграмму срисовала Гогина, а потом мы у неё сидели накануне и у неё уже срисовывали эту диаграмму. Срисовали мы, у всех одинаковая диаграмма. Он говорит: «Почему у вас одна и та же ошибка, у всех?». – «Как почему – источник-то один!». – «Дааа... Ну Вы, значит, на высших, да?» – «Да». – «Угу. А бритву точить умеете?» – «Умею». – «Ну да, конечно, геоботаником вы не сможете быть. Там бритву не надо точить, там копать надо. Так... Что-то вы много пропустили. Болели,

да?» – «Болела. Но я отработала все занятия». У меня даже какие-то картинки были нарисованы, в отличие от других. Он не стал их смотреть: «Ну ладно! Но Вы ведь всё-таки не геоботаник, вы – высшие. Я вам четыре поставлю». У меня две четвёрки в дипломе: одна по этой злополучной систематике, и вторая – по какой-то политической дисциплине, по марксизму что ли, не помню. Вот так.

Мы Пал Саныча боялись ужасно. Но потом мы с ним были в очень хороших отношениях, когда уже сюда переехали [в здание на Ленгорах]. Но если он с чем-нибудь несогласен был, он выгонял человека. Под руководством Данилы Александровича [Транковского] мы написали первое издание практикума по анатомии растений. Кострикова нарисовала там лист ковыля. Год прошёл, второй год прошёл – занимаемся по этой книжке, всё нормально. А потом он [Смирнов] нам говорит: «Не знаете вы листьев ковыля! Чего вы даёте их?» А я уже тогда кончила [университет]. Я говорю: «А, собственно, что тут неправильно?» – «Совсем не так этот лист устроен!» Я нарочно пошла, вытащила банку того ковыля, который нарисован в книжке. Всё так, абсолютно. «Всё правильно нарисовано». – «Нет, это всё ерунда. Это не так устроено!» Но он всё-таки сдался мне. И потом кто-то пришел ко мне и говорит, что надо перевести на латинский язык чего-то [далее по контексту, что как будто бы, наоборот, с латыни]. Я говорю, что на латынь только Пал Саныч может перевести. Пришли мы к Пал Санычу. Текст на линованной тетрадке был написан. Сначала он очень долго искал чернильницу, потом чернила, потом ручку брал, пёрышко вставлял: «Сейчас мы напишем...» И вдруг: «Нет! Я не буду писать! Тут неправильно! Два слова неправильно написаны! Всё. Закончим!» Так она и ушла. Может, она сама неправильно написала, может – неправильно списала с книжки. Ведь какую-то же она смотрела, может, там какие-то опечатки были.

Он такой весьма своеобразный человек-то был. И терпеть не мог фотографий и диапозитивов, сделанных на ФЭД, тогда был в ходу такой фотоаппарат. А он только Фотокором снимал. У него диапозитивы идеальные! И он мог часами сидеть, ждать, когда цветочек остановится. Ветерок дует, плохо видно. А когда ветер кончился, цветочек остановился, тогда только он нажимает затвор. А наши ребята – Павлов и Дундин – снимали на наш обычный фотоаппарат ФЭД. У них хорошие, очень хорошие были диапозитивы, особенно у Дундина. Но он [Смирнов] считал, что эти мальчишки ничего не умеют делать. А вот у него...

– [А вообще он Дундина ведь уважал, судя по всему? Иначе не передал бы ему свой курс?]

– Он передал курс потому, что человек уже был пожилой. Ему надо было что-то закончить, а времени у него не хватало. Поэтому он и передал Дундину курс. Он мог бы передать его и Павлову. Но слушать Павлова-то – с ума сойдёшь.

– [Когда Еленевский был студентом, он худенький был?]

– Нет, он у нас худенький не был. Худенький у нас был Разумовский. А Еленевский средней комплекции, нормальной. Еленевского я почему-то не очень любила. И мы как-то мало с ним общались. Больше с Разумовским – он был разговорчивее. И с Еленевским мы только в последние годы более-менее поддерживали отношения, всякие ботанические.

– [Он вам дарил аспиранток с Дальнего Востока...]

– Оооо, это вообще кошмар был. Втянули меня в эту авантюру... Был академик такой со странной фамилией – Горовой. И вдалься он в такую тему – комаровия, есть такое растение зонтичное, там два вида всего. Какие-то лекарства из него получаются. А женщина эта уже работала преподавателем, по-моему, во Владивостокском университете. Она не знала ботаники, как оказалось. И Горовой, он иногда приезжал, но чаще где-то там был – то в Хабаровске, то ещё где. Во всяком случае, он в этот институт не являлся. И она написала Еленевскому с просьбой помочь ей эту диссертацию написать, про два вида комаровии.

Еленевский прочитал, говорит: «Что-то тут не то! Почитай ты». Я читаю литературный обзор. А обзор так [себе]. Ну, предположим, Попов описал такой-то вид, на такой-то горе, в таком-то году. А вот какой-нибудь Иванов описал, может быть, этот же вид на какой-то другой горе. И ничего, что похоже на литературный обзор, там не было. Я не говорю о собственно морфологии. Морфологией там и не пахло. Звоню, значит, Андрею: «Слушай, что-то не то». – «А я думал, что я один не понимаю ничего. Я правда, морфологию не знаю». Начало это мне не понравилось. «Ты можешь морфологию эту изменить?» – «Я не могу её изменить, потому что я не видела этой комаровии никогда. Как я её изменю? И вообще я не понимаю, для чего она эту работу пишет». – «Так я тоже не понял». – «Не понял? Тебе письмо прислала эта женщина. Ты ей и отвечай. А я писать ей не буду». – «Ладно».

Он ей написал. Я написала по латыни чего-то, что надо было. Он написал ещё довольно много: в начале что надо было написать. И отправили мы письмо этой тётеньке. Долго она молчала. Прошло, наверное, года два или три, звонит мне Андрей и говорит: «Попали мы с тобой в калошу!» – «А что?» – «Нашёлся этот Горовой...» Оказывается, ему надоело заниматься ботаникой. Он стал пиво варить. Переехал то ли во Владивосток, то ли ещё куда-то, и стал пивоваром. А потом вдруг вспомнил, что у него аспирантка есть. А уж этой аспирантке лет много набежало за это время. И ещё эта аспирантка вдобавок себе руководителей других нашла, а руководитель-то у неё он – Горовой. Я говорю Андрею: «Вот ты с ним и договаривайся сам, с этим Горовым. А я тут, вроде, не при чём. Я в письме только». Дальше я не знаю, чем это дело закончилось. Мы уже больше не общались [на эту тему]. Да и скоро Андрей стал плохо ходить. Но всё равно ездил куда-то такое, в экспедиции. Как он там передвигался, я не знаю. И последний визит

на их учёный совет – я оппонировала там диссертацию из Орла, она у нас тоже проходила – Державина. Он там был. Он не выступал как руководитель, ничего. И потом мы в коридоре немножко поговорили: жена, известно, была при нём. И, в общем, года через два он умер. Но как он до этого существовал, со своими ногами... У него очень хорошая была коллекция бабочек. Я её не видела, но все, кто был у него, говорили, что она изумительная. Он у нас часто оппонировал диссертации на совете, но никогда не заходил – у меня здесь в комнате он был, по-моему, раза два. Всегда отказывался от банкета, жена не позволяла ему. Она ходила с ним, как танк...

Там эти геоботаники один за другим поумирали. Сначала Катя Гогина, потом Разумовский, Инна Иванова. В такой последовательности. Про двоих я не знаю – они вообще куда-то исчезли, никто не знает, где они и что. Остались только Киселёва одна и Павлов, ещё Крапивина. Вот так.

– [А Разумовский и Киселёва – они встречались в студенческие годы?]

– Они были женаты.

– [Уже в студенческие годы? Там сразу всё было ясно?]

– Ничего ясно не было. Мне не было ясно потому, что я практически на систематику, на которой мы могли общаться, не ходила – болела. А после... Клара очень любила этого Разумовского... Он с ней разошёлся и решил жениться на какой-то сотруднице сада, из ГБС. Они все [геоботаники] пошли сначала работать в наш сад, а потом Разумовский первый перешёл в ГБС. Уже назначили день свадьбы. Там эта девочка поехала домой (она не москвичка была) рассказать маме, как и что, и пригласить её на свадьбу. И погибла: то ли она попала под поезд, то ли под машину... Буквально накануне свадьбы. Стасик, конечно, очень переживал. А потом у него что-то случилось, он ноги сломал. Клара его взяла к себе и ходила за ним, как за малым ребёнком. А потом время ему пришло, немножко он поработал и умер окончательно. Совсем я не знаю ничего про Левина, который к нам перешёл с барыкинского курса, но он с нами почти ничего не слушал – был в академическом отпуске.

– [А Барыкина и тогда уже была такой же громогласной? Или это приобретённое?]

– Нет, она... Дипломную работу она делала у Данилы Александровича в квартире. Он жил при университете, там у него была маленькая лаборатория. Иногда мы там слушали лекции какие-то его. И одна комнатка была для дипломных. Там сидела Барыкина – и ещё была такая Света Трифонова с «серебряным горлом». У неё вставлено было горло. Когда не работает гортань, её удаляли и вставляли трубочку, называлось это «серебряным горлышком». Я не знаю, из серебра ли она была сделана или стальная. Она не очень долго прожила после окончания, лет пять, наверное, может, четыре. Она болтушка была ужасная, но понять её было трудно. Особенно она любила по телефону разговаривать. Я ей всегда говорила: «Свет, давай снова начинай! Только по-реже говори. Я мало чего понимаю». Хорошая она была девчонка. Интереснее

всего, что у неё брат был тоже инвалид, он даже не ходил совсем. Ему, наверное, тогда было лет десять. Она одна у матери была более-менее нормальным сначала ребёнком, пока не заболела. А чем она заболела, мы не знали. В каких случаях это горло вставляют – иногда при туберкулёзе, иногда при воспалительных процессах. Раньше это было модно. Вот так.

А Барыкина у нас была агитатором. У нас были агитаторы... Она вызвала нас в комнату, а комната у нас была длинная, и шкафами поделена на две части. В одной части сидели мы и преподаватели, а здесь был коридорчик и стояли гербарные шкафы до потолка. И вот она вызывала нас в этот коридорчик и говорила: «Мы должны пройти беседу на такую-то тему». Мы говорили: «Да ладно! Ты напиши, что мы прослушали твою беседу. Что её слушать-то, эту беседу, – одно и то же всё». Но она регулярно исполняла свои обязанности. Она опять говорила, что мне надо рассказать вам то-то и то-то. А мы ей говорили: «Ладно, то-то и то-то... А у нас вот этот вот препарат не получается. Что надо сделать, чтобы он получился?» Она нам объясняла, если она знала. Так что всё ничего было.

Вот ещё я расскажу вам одну вещь. У нас практику летнюю по ботанике вела такая Нина Леонидовна Соколова. Она на географическом факультете вообще-то работала. Её приглашали на летнюю практику, а на географическом она лаборантом работала. Она всё возила-возила в Ромашково. Нам уж это Ромашково надоело. Она всегда опаздывала. Вот мы встречаемся у Белорусского вокзала у поезда. Мы приходим ровно к поезду, а её нету. Ждём следующего поезда. Её тоже нету. Думаем – что же мы приехали сюда? Знаем, что ехать в Ромашково. Садимся на поезд и едем. А там можно идти по правую, а можно по левую сторону дороги. И мы идём, предположим, на правую сторону. Идём, собираем материал, которого у нас нет. Встречаем Нину Леонидовну. «Как вы нас нашли?!» – «А я почему-то подумала, что вы поехали в Ромашково». – «А как вы догадались, что мы идём по этой стороне?» – «Да не знаю, вот так вот мне показалось». В таком духе она практику у нас и вела.

И ближе к концу нам надоело ездить в Ромашково. И мы сказали: «Нина Леонидовна, давайте поедem куда-нибудь подальше и в другое место!» – «Хорошо, поедem. Только надо будет взять какое-нибудь ведро, еду взять, ещё что-то там такое взять». Мы это взяли. А прийти надо было где-то около Белорусского вокзала – там остановка такого-то автобуса. Он отправляется, предположим, в 9:30. Мы приходим, садимся [в автобус], а Нины Леонидовны нет. Сидим 10 мин, 15 мин, 20 мин... Шофёр уже говорит, что опаздывает, у него расписание. Другие люди тоже ворчали, а нас была половина автобуса. Мы говорим: «Подождите. Ну немножко. Она запаздывает». Через некоторое время появляется на горизонте Боря Юрцев с какой-то хворостинной и с ведром. Думаем, ладно, хоть Боря Юрцев появился. Шофёр опять собирается заводить мотор, чтобы ехать. И мы опять его уговариваем. Он ещё подо-



Летняя практика по ботанике первого курса, 1948 г.
Выход на экскурсию, на крыльце старого здания университета.
Впереди с портфелем – студентка-первокурсница Л.И. Лотова

ждал – и из-за угла появляется Нина Леонидовна с сачком, быстро-быстро идёт. Пришла, всё, поехали. Приехали мы куда-то под Подольск. Идём тихо, спокойно, дорога пыльная. И как-то разделилась наша группа на две части. Впереди Нина Леонидовна и часть группы. В конце шли Павлов, я, Кручинина, Люся Пегушева, Рита Нефёлова. В общем, несколько человек. Из мужчин был только один Павлов. Было жарко, и мы некоторые вещи отдали ребятам (они из другой группы, их присоединили к нам), чтобы они помогли нам. У меня был фотоаппарат, они и его на себя повесили. Идём, Павлов говорит: «Вон там храм какой-то. Пошли, посмотрим!» Пошли, посмотрели и – потеряли группу. Туда-сюда – нету группы. Куда деваться? Павлов говорит: «Ну, пошли на Пахру». Дошли до Пахры. «А дальше куда?» – «Ну, давайте отдохнем...» А там Пахра чистая, рыбки такие плавают серебристые. Прелесть! На бугорке мы сидим. Павлов с девочками пошли вниз в футбол играть, из травы сделали себе мячик. А я осталась наверху вещи сторожить.

Сидела я, сидела, скучно мне стало. Решила посмотреть, что там вокруг. А недалеко от места, где я сидела, рос большой куст алтея. И я смотрю, что все

деревья стоят тихо, не шелестят, а этот кустик шевелится. Думаю, может, там какая-то собака или какая-то зверюшка. Решила подойти туда. Постояла, потом раздвинула кусты – а там Нина Леонидовна. Я говорю: «Нина Леонидовна, вы как сюда попали?» – «А я вас ищу!» – «А как же вы нас ищите, когда вы не знаете, куда мы делись?»

А перед этим мы встретили одного крестьянина с лошадей. И Павлов спросил, далеко ли до Подольска. Мы знали, что нам Подольск нужен. Он говорит, что если по прямой пойдёте, то километров 14 будет, а если по реке, то уж километров 25. Мы пошли по реке. Идём по реке. Хорошо, ну придём мы по реке в Подольск. А деньги-то? Мои деньги у той половины группы. Деньги – только у Павлова. «Давай считай деньги! Хватит нам на поезд или нет?» Он посчитал и сказал: «Хватит! На поезд хватит, на еду – не хватит». Какие-то бутерброды у кого-то были, но мало.

Приехали мы в Москву в 12 часов ночи. Родители наши обзвонились: куда делись дети? Но потом мы уже появились. Я пришла в чьём-то пиджаке, без своего чемоданчика, где у меня курточка лежала. Ну и остальные тоже в таком же духе. И в таком же виде мы появились на следующий день в университете. Все были удивлены, как это мы странно одеты. Но, тем не менее, чего-то мы даже собрали к радости Нины Леонидовны. Потом по прошествии времени мы назвали эту экскурсию «Великий поход по Пахре, или 35 вёрст на карачках».

Всё, кончились мои воспоминания.



**ВОСПОМИНАНИЯ Л.И. ЛОТОВОЙ НА ПРЕЗЕНТАЦИИ
«МЕМОРИАЛЬНОГО КАДЕНСКОГО СБОРНИКА»
(кафедра высших растений, 11 ноября 2014 г.)⁷**

MEMORIES OF L.I. LOTOVA AT THE PRESENTATION OF «KADEN'S MEMORIAL BOOK»

Когда мы были студентами, положение с биостанцией было очень плохое. У нас не было базы, из Москвы мы выезжали по железной дороге в разные места и собирали там гербарий. Естественно, качество этого гербария было неважное, да и сами места... И когда потом нам дали часть базы в Чашниково, потом Звенигород, то мы почувствовали себя, ну, если не совсем ботаниками, то, во всяком случае, людьми, которые могут заниматься растениями.

И вот мне вспоминается один год, когда мы только что переехали в Чашниково. Там нам построили очень хорошие по тем временам лаборатории, и каждому преподавателю выделили не только студентов и лабораторию, но и собственную комнатку – хочешь, устраивай там спальню, хочешь, занимайся наукой или что-нибудь читай, во всяком случае, условия были хорошие. Самым любимым местом для всех студентов, да и преподавателей, была поездка на болота. На болота Клинское и Муравьёвское... Это была обязательная экскурсия. Иногда только на одно болото удавалось за один день съездить, иногда мы могли посетить два или даже три болота. А Николай Николаевич Каден в это время был где-то за границей, он вообще тогда из одной страны перелетал в другую, а потом случайно оказывался в Москве или на базе, в основном, на Чашниковской или Звенигородской, где занимались мы со студентами.

И вот один раз погода была не очень хорошая в течение некоторого времени. А тут засветило солнышко, и нам нужно было обязательно поехать на болота. На Клинское болото и Муравьёвское. Мы заказали машины, чтобы студентов перевезти – это далеко. А Николай Николаевич узнал, что мы едем на эти два болота, на которых он не был. В Чашникове тогда, может быть, мы были вторыми, или третьими, которые начали там заниматься летней практикой, а до того это была резиденция почвоведов и мы как-то не претендовали на неё. Поэтому мы приезжали и занимались, а почвоведы сидели на местах и занимались своими делами.

И вот Николай Николаевич узнал, что мы едем на болота. А болота всегда, конечно, – самое любопытное место в любом месте и в отношении обстановки, и в отношении растительного мира, поэтому нам всегда очень нравились эти экскурсии. Николай Николаевич приехал откуда-то из-за границы и узнал, что вот завтра мы едем на болота. А в то время начальником

⁷ Записано М.Е. Площинской.



Биостанция «Чашниково»,
штабная беседка и студенческие палатки. 1950-е гг.
(фотография из архива Л.И. Лотовой)



Линейка на биостанции «Чашниково». 1950-е гг.
На переднем плане В.Н. Тихомиров
(фотография из архива Л.И. Лотовой)

практики был Вадим Николаевич Тихомиров. Основная цель была познакомиться студентов с Муравьёвским болотом, и ещё рядом там было небольшое болотце, которое было интересно во флористическом отношении. А Николай Николаевич и говорит: «Про болото как таковое я знаю, знаю, что такое болото, какие на нём растения бывают, а вот конкретно я бы хотел сходить на экскурсию». Мы говорим: «Пожалуйста, выбирайте любое место». Он выбрал начальника практики В.Н. Тихомирова, взял меня, взял Ирину – была это, я забыла фамилию, одна лаборантка, которая перешла с кафедры энтомологии и работала у нас. И кто-то был ещё, я не помню. И кроме того, был Владимир Николаевич Вехов.

Вехова оставили под ёлкой, и он в течение длительного времени медленно рассказывал студентам про то, что такое болото, какие растения на нём растут, зачем они растут, и вообще что надо с ними делать. А мы тогда ещё не очень хорошо были знакомы с этими местами, и слушать ещё раз про то, что такое болото, нам не хотелось. И В.Н. Тихомиров предложил пойти посмотреть в окрестностях, что делается. Вадим Николаевич, Ирина, с кафедры энтомологии перешедшая к нам на работу, и я, и кто-то ещё, не помню, мы пошли – да, и Николай Николаевич. Николай Николаевич в своём репертуаре. Он никогда не ходил в неглаженных брюках на работу в лаборатории, а когда надо было идти куда-нибудь на экскурсию, он надевал свои брюки ватные, во-первых, потому что там было много карманов, а в карманах всегда были пакетики для сбора материала... и тубетейка. Это был атрибут Николая Николаевича постоянный, по-моему, он и спал в тубетейке.

И мы отправились, Вадим Николаевич во главе. Идём, идём, ничего особенного не нашли, а Николай Николаевич с нами вышел, но отстал от всей остальной группы, и мы его потеряли. Мы кричим: «Николай Николаевич! Николай Николаевич!» – никто не отзывается. Пропал. Тогда Вадим Николаевич говорит: «Давайте разойдёмся по разным местам, только не очень далеко друг от друга, чтобы не потеряться, и будем искать Николая Николаевича».

Николай Николаевич, к сожалению, не очень хорошо ориентировался в незнакомых местах. Мы походили, походили – никаких следов Николая Николаевича мы не обнаружили. Тогда Вадим Николаевич взял на себя руководство нашей маленькой группой, сказал нам с Ириной, чтобы мы сидели и не вставали с места, а он пойдёт один искать Николая Николаевича. И не просто так искать – он полез на громадную ель с шишками... и сверху – а ель действительно была очень высокая – стал оглядывать окрестности, чтобы увидеть Николая Николаевича. И он лез, и каждые, может быть, метр-два он нам докладывал, что не видит Николая Николаевича, а вот видит – лось ходит, или ещё какая-то зверюга, а Николая Николаевича-то и нету. Как мы вернёмся на стоянку, где Вехов уже, наверное, в десятый раз рассказы-

вает, как выглядит болото, – нам просто страшно: мы потеряли человека. И вот мы говорим Вадиму: «Давай уже слезай с этой ёлки, а то мы и тебя потеряем, и сами не узнаем, как пройти обратно». Он слез – мы говорим: «Давай рассказывай, что ты там видел». «Ничего, – говорит, – не видел особенного, ну какие-то там птички летают, в основном, не знаю, какие, лося видел и лосиху видел, а Николая Николаевича нет. Нигде. Нет человека, пропал совсем наш Каден».

И вот вылез он из ёлки, собрал совет из нас, четверых человек, и решили идти уже на земле искать Николая Николаевича. Сначала он предложил поодиночке разойтись, каждому взять какой-то кусок леса и, может быть, найдём. А потом сказал – нет, вы у меня потеряетесь все, и я останусь один, поэтому не будем делиться, а пойдём группой. И вот мы пошли группой, грустно нам, конечно, – мы потеряли человека. И не просто человека, а Кадена, которого все уважали, любили... а куда деваться?

Стоит пень, даже не пень, а кусок ствола, вот такого размера, то ли это была берёза, то ли какая-то хвойная порода, но на верхушке вот этого ствола мы видим Николая Николаевича. Он сидит в этих вот своих ватных брюках, свесив ноги, с папиросой, конечно, во рту, болтает ногами, и вид у него, надо сказать, невесёлый. Один на этом пне. Когда мы его увидели, издали какой-то дикий крик радости и попытались его как можно быстрее снять с пня – даже не пня, а куска ствола. Говорим: «Вы зачем туда залезли?» – а сучьев-то уже никаких не было, но он всё-таки взгромоздился на эту корягу. «А я, – говорит, – был должен вас найти, я всё оглядел – вас нету, а я до этого стоял на земле, поэтому я решил немножко приподняться, может, я сверху кого-то увижу – а никого не видно». (Вопрос из зала: «А лосиху он не видел?» Лотова: «Никого он не видел, и нас не видел, а лосиху тем более не видел».)

И вот он на пне – мы внизу, сами по себе. Потом мы всё-таки его каким-то образом сняли с этого пьедестала. «Как же, – говорим, – Вы сюда попали?» «Я вас потерял, прошёл довольно много километров, вас не видел, и решил, что мне надо посмотреть сверху». Мы были очень рады, что нашли Николая Николаевича, живого и невредимого, и конечно, он был рад, что его нашли, сам бы он не смог сойти с этого пня громадного. Много, конечно, было впечатлений.

И ещё мне вспоминается о жизни в лагере в Чашниково. Николай Николаевич в пасмурную погоду всегда ходил в ватных штанах, ватной телогрейке, но в тубетейке и при галстукке. А каждый преподаватель сколько-то раз в течение лета должен был подежурить. И вот в моё дежурство я пошла проверить, а группа исчезла. Идёт Вехов, я говорю: «Владимир Николаевич, положение аховое, я потеряла студентов». Мы пошли искать. И мы нашли студентов в нашей же лаборатории, они устраивали там то ли день рождения, то ли что ещё... но звон стаканов был слышен. На стук они не отве-

чали, молчание. Пошли к Николаю Николаевичу. Он полез в свои брюки ватные и вытащил вот такую связку ключей от всех лабораторий, какие были в Чашникове, и пошел. Постучал в дверь, вежливо так – выходите по одному. Они замолчали, но никто не вышел. Через некоторое время он опять постучал, погромче, погромел ключами в связке, опять никакой реакции нет. В конце концов, он говорит: «Я открываю дверь». И мы услышали, что стулья задвигались, ребята открыли сами, и все студенты, вот так закрываясь, проходили мимо Николая Николаевича. Их хотели наказать и отправить в Москву за нарушение режима, но потом как-то им удалось доказать, что у них очень хороший был вечер – то ли день рождения, то ли ещё что-то, во всяком случае, какой-то повод был, и они собрались его отметить. Они извинялись-извинялись, и их оставили.

Вот этот случай, когда Николай Николаевич их ловил со связкой ключей в ватных штанах и тюбетеечке лёгкой, мне очень хорошо запомнился. И сам Николай Николаевич казался нам таким очень интеллигентным человеком. Он сам не лез, он просил освободить помещение... и в конце концов всё хорошо кончилось, они не были отчислены с летней практики.

ВСПОМИНАЯ ЛЮДМИЛУ ИВАНОВНУ ЛОТОВУ

И.П. Ермаков

Yermakov I.P. RECALLING LUDMILA IVANOVNA LOTOVA

Людмила Ивановна Лотова... Невозможно представить кафедру высших растений на протяжении многих послевоенных десятилетий без этой женщины... Невысокая, быстрая в молодости и уравновешенно-спокойная по взрослении, неулыбчивая, но доброжелательная (вдруг настороженная до сарказма при оценке новых людей или новых идей), умела дружить и ценила дружбу, остро любопытная и в этом любопытстве трудолюбивая, упорная и вьедливая, профессионально глубоко образованная, а знания не держала в себе – и щедро делилась ими с учениками и коллегами.

Она начинала работу на авторитетной кафедре с многовековой историей, традициями глубокого уважения к творческому труду. Её первый наставник – доцент Данила Александрович Транковский – был человеком очень неординарным. Как я помню, он начинал исследовательскую работу в Ленинграде у академика С.Г. Навашина как цитолог, имел хорошие контакты в Оптико-механическом институте, прекрасно знал оптику и оптические приборы, был любителем-астрономом, хорошо известным в определённых кругах. После переезда в Москву продолжил микроскопические исследования на кафедре физиологии растений МГУ в качестве цитолога и анатома. Но после прихода к руководству кафедрой профессора Д.А. Сабинина и изменения структуры учебных планов Д.А. Транковский, вместе с разделом по анатомии растений, перешёл на кафедру высших растений. Он любил работать в одиночку, что не мешало ему делиться своими энциклопедическими знаниями и знаниями экспериментальной техники с теми, кто этого добивался. Он ценил в других способность работать самостоятельно – и головой, и руками.

Людмиле Ивановне повезло (по крайней мере, так представляется со стороны), что на кафедре был ещё один наставник, также считавший, что учёного (да и вообще – человека) делает самостоятельный, инициативный труд, а не заглядывание в научные и ненаучные углы по чьей-либо подсказке. («Ищите и обрящете».) Этот наставник – заведующий кафедрой профессор К.И. Мейер, ботаник с мировым именем, широчайше образованный интеллигент. Но ведь и профессор Н.Н. Каден, заведовавший кафедрой в 1970–1975 гг., придерживался тех же взглядов.

Так что интеллект и самостоятельный труд сделали Людмилу Ивановну такой, какой её знали и коллектив кафедры, и научное сообщество ботаников Советского Союза и России.

Мне гораздо в большей степени пришлось тесно взаимодействовать с Людмилой Ивановной не во время работы на кафедре высших растений,

а уже на кафедре физиологии растений, когда пришлось отвечать за организацию на ней учебного процесса. Интересно, что кафедра физиологии растений в МГУ была создана в 1863 г. как «кафедра анатомии и физиологии растений». И это абсолютно закономерно – физиологические, биохимические процессы протекают на структурах различной степени сложности, а нарушение целостности структур ведёт к нарушению хода процессов и даже к гибели всего организма.

Знание физиологом растений анатомической структуры, понимание её онтогенеза, природы эволюционного разнообразия и экологических модификаций должны закладываться с самого начала его профессиональной подготовки. Это позиция кафедры физиологии растений, а курс по функциональной анатомии растений уже многие десятилетия является обязательным и преподаётся в самом начале специализации.

Успехи последних пяти-шести десятилетий в изучении цитологии, ультраструктуры клетки и её органоидов, их биохимии и молекулярной организации, которые привели к пониманию механизмов функционирования важнейших физиологических процессов (фотосинтеза, дыхания, микротранспортных систем клетки), базируются на фундаментальной, ключевой идее о взаимопределении целостности структуры и функции в жизненном цикле.

Когда же мы переходим к физиологии целостного растительного организма, понимаем (и даже в общих чертах знаем), что минеральное питание и водообмен определяются, в том числе, анатомической структурой корня, структура стебля является материальной средой для разнонаправленного транспорта метаболитов и межорганного взаимодействия, а устройство листьев обеспечивает газо- и водообмен с атмосферой и сброс продуктов первичного органического синтеза в стеблевую транспортную систему. Очевидно, что анатомические структуры выступают в качестве материальной среды, которая обеспечивает существование растения как целого организма в постоянно изменяющихся условиях роста и развития.

И здесь мы нашли полное понимание с выдающимся анатомом, исключительным знатоком строения растений профессором Людмилой Ивановной Лотовой. Семестровый курс по функциональной анатомии растений, который она согласилась читать на кафедре физиологии растений, оказался очень насыщенным и интересным. Очевидно, что рассказ о структурах, каким бы он ни был подробным и ясным, без визуализации рассказа, с педагогической точки зрения, малоэффективен. И именно здесь научно-педагогический опыт Людмилы Ивановны, её потрясающие по точности и совершенные по исполнению рисунки стали решающим фактором ценности и успеха курса. При этом она мастерски совмещала лекцию, семинар-обсуждение и практический анализ анатомических препаратов-рисунков. Насыщенные информацией об онтогенетической, эволюционной, экологической изменчивости анатомиче-

ских структур лекции формировали у студентов представление о важности анализа и учёта структуры организма и его частей при изучении любых сторон физиологических функций.

Мои неоднократные обсуждения с Людмилой Ивановной общей структуры её курса и частных деталей во время чтения – это были не просто беседы с опытным и умным профессором, это было общение с человеком с тонкой душевной организацией, с хорошим чувством юмора и пониманием жизни и нашего места в ней.

ЛЮДМИЛА ИВАНОВНА ЛОТОВА. УЧИТЕЛЬ НАВЕКИ

Е.В. Горемыкина

Goremykina E.V. LUDMILA IVANOVNA LOTOVA. FOREVER TEACHER

Душа университета – его преподаватели, и Людмила Ивановна была из самых лучших. Помню её с первого курса. Тогда она читала нам лекции по анатомии растений. Впечатление от этих лекций можно описать одним словом – восторг. Объёмный и далеко не простой материал она умела преподнести легко, доходчиво. Любая структура имела объяснение своей целесообразности, сложное становилось ясным. На лекции ощущалась какая-то особая гармония, которая исходила от лектора. Её правильная речь – спокойная, без тени сбивчивой суеты, её облик – всегда строго и элегантно одетая, удивительно красивая – всё это вместе с её абсолютным владением материалом создавало незабываемую атмосферу.

На лекциях Людмила Ивановна пользовалась кодоскопом. Этот прибор привозила в аудиторию на специальной тележке Тамара Александровна Троицкая, замечательный сотрудник кафедры, помощник всем и во всех делах. Кодоскоп проецировал на большой экран то, что Людмила Ивановна писала или рисовала на специальной плёнке. В то время многие преподаватели традиционно обходились тряпкой и мелом. Цифровые устройства давно вытеснили этот агрегат, но тогда (конец семидесятых!) он воспринимался как нечто необычное и был неотъемлемой частью её замечательных лекций.

Возможно, не все студенты относились к Людмиле Ивановне с восхищением, но уважение она, безусловно, вызывала. Вот одна из историй, которая запомнилась, думаю, не мне одной. Лекции Людмилы Ивановны для первокурсников проходили в М-1 – достаточно большой аудитории для студентов второго отделения, на котором тогда учились 50 человек. Мы обычно рассредоточивались по всей аудитории. Лекции проходили на первой паре. И однажды один из наших однокурсников уснул.

Парень, видно, чем-то был изрядно утомлён уже с утра. Улёгся с самого начала на нескольких сиденьях в верхнем ряду, его и видно не было. И всё бы прошло незамеченным, да только парень захрапел. Сначала тихо, потом всё громче. Ситуация нелепая – все сидят далеко друг от друга, до спящего не дотянуться, надо идти. Ходить во время лекции по аудитории нехорошо по отношению к лектору. А Людмила Ивановна продолжает спокойно излагать материал, рисовать картинки на плёнке кодоскопа. Словом, все делаем вид, что ничего не происходит. Ужасно было неловко за нашего товарища.

Только во время перерыва, перед тем, как выйти из М-1, Людмила Ивановна спокойно, строго, но не сердито, сказала: «Разбудите вашего товарища»

ща», – и вышла. Во время перерыва она обычно выходила из аудитории и несколько минут стояла у окна в коридоре, глядя куда-то через стекло...

Парня тут же растолкали, надо было видеть эту всклокоченную удивлённую физиономию. После перерыва лекция продолжалась, как будто ничего и не было. Ни замечаний, ни выговоров не последовало. Почему тогда она не остановилась и не попросила кого-то из нас разбудить храпящего студента? Думаю, всё из-за внутреннего благородства, уважения к аудитории, к предмету, к нашему Университету. Историю эту часто вспоминаю. Сейчас, когда сама стою за кафедрой и вижу разные лица – внимательные и равнодушные, иногда слышу разговоры и тихий смех, то точно знаю: надо поступать так, как Людмила Ивановна – не обращать внимания на постороннее, сосредоточиться на том, что нужно сказать тем, кто слушает.

Другую историю рассказал замечательный ботаник, Владимир Владимирович Никитин, выпускник кафедры высших растений 1984 года. На их курсе на одной из первых лекций по анатомии растений речь зашла об истории естествознания, и Людмила Ивановна упомянула о Копернике, которого, как она сказала, «сожгли на костре». Из аудитории раздались возражения. На какие-то секунды лекция остановилась, Людмила Ивановна серьёзно посмотрела на несогласных, ещё раз повторила о сожжении Коперника, и лекция продолжилась.

Скорее всего, эту историю просто бы забыли. Преподаватели, бывало, ошибались, и студенческая аудитория относилась к этому со снисходительной иронией. Но в начале следующей лекции произошло то, что было совершенной неожиданностью – Людмила Ивановна извинилась за допущенную ошибку и продолжила читать лекцию в своей спокойной, изящной манере.

Вот это был поступок, о котором вспоминали с восхищением. Пример благородства и достоинства. И эта история всегда со мной, когда приходится делать работу над своими ошибками.

На третьем курсе, когда надо было определиться с темой курсовой работы, после недолгих раздумий направилась к Людмиле Ивановне. Она согласилась взять меня под своё начало и все последующие годы оставалась моим бессменным руководителем.

Её руководство было мудрым и тактичным. Она умела так сказать ученику о его недостатках и просчётах, что у него оставалось только ясное понимание ошибок и способов их исправления, а также полная уверенность в том, что он всё сможет, всё исправит. Замечаний порой было очень много. Прежде всего, это были замечания по написанию работы. Как сейчас помню свои черновики (всё от руки, пишущая машинка не всегда была в распоряжении), красные от пометок, вставок и вычёркиваний, сделанных рукой Людмилы Ивановны. Синюю пасту, которой написан мой текст, почти не видно. Тогда первой реакцией было недоумение – неужели всё так плохо?

Но после того, как черновики были переписаны с учётом замечаний, оказывалось, что всё, что я хотела сказать, осталось, только теперь оно вос-

принимается проще, чётче, яснее. Это был важный урок умения излагать свои мысли, который длился все студенческие и аспирантские годы. Сейчас, вспоминая её редакторский труд, поражает скрупулёзность, ответственность, с которой она подходила к каждому слову, и титаническое терпение, которое было необходимо для того, чтобы разобрать почти нечитаемый почерк.

Замечания по поводу педагогической практики, которую аспиранты кафедры проходили на первом году обучения, были так же полезны и важны. Людмила Ивановна присутствовала на каждом моём занятии, сидела на последней парте, записывала все огрехи, которые мы вместе с ней потом обсуждали. И всё спокойно, по делу. При этом Людмила Ивановна не говорила ничего вроде «всё получится» или «всё-таки Вы молодец», но от неё исходила какая-то особая энергия, которая помогала ученику ощущать себя большим и сильным. Владимир Владимирович Никитин рассказывал, что он специально просил Людмилу Ивановну, чтобы она обязательно присутствовала на защите его дипломной работы (она не была его руководителем), потому что так он чувствовал себя увереннее и спокойнее.

Её вмешательство в научную работу своих учеников было минимальным. Она следила за ходом работы, давала ряд советов, не настаивая на их безусловном выполнении. Умело направляла сам процесс – напоминала о необходимости публикаций, участии в конференциях. Но самое главное – в работу с материалом, в твоё понимание объекта, в твои собственные попытки осмысления наблюдений она не вмешивалась никогда. И это очень важно для нормальной творческой работы. В таких условиях не покидает вера в свои силы, полностью отсутствует страх сделать что-то не так, и ничто не мешает понять суть того, во что ты пытаешься проникнуть. Вот такую атмосферу Людмила Ивановна создавала для своих учеников.

Пришлось выслушать и такие замечания, вместо которых другой человек разразился бы бурей отрицательных эмоций. История, о которой до сих пор сожалею, произошла на последнем курсе, когда я решила изменить тему и место выполнения дипломной работы. Не согласовав этот шаг с Людмилой Ивановной, отправилась в Ленинградскую область, в лабораторию анатомии растений ВИРа, где решила выполнять новую работу, и написала об этом Людмиле Ивановне уже оттуда. Свобода, которую она предоставляла своим ученикам, была хороша, но порой юная самоуверенность переходила границы, которых следовало бы придерживаться.

И поняла я это по холодному тону письма, которое получила в ответ на сообщение, что та тема, которую мы с ней уже обсудили, и тот план работы, который мы тоже составили, теперь мною отменяется... После приветствия в том письме была фраза, которую помню до сих пор: «Вам не следовало бы игнорировать кафедру при принятии таких решений». А дальше – советы и указания по выполнению новой задачи. Ничего лишнего, как обычно. К этому вопросу мы больше не возвращались, работа над дипломной шла,

как всегда, при серьёзной поддержке и минимальном вмешательстве. Но всё же поступок этот действительно огорчил Людмилу Ивановну. Видимо, из-за этого на вопрос, согласится ли она быть моим руководителем в аспирантуре, Людмила Ивановна ответила: «Не знаю...». А через несколько дней сама, встретив меня в коридоре кафедры, сказала: «Ладно, беру Вас к себе в аспиранты».

Людмила Ивановна была довольно замкнутым человеком. Она держалась на определённом расстоянии. Её личное пространство было где-то далеко, и это мне очень нравилось, потому что, общаясь с такими людьми, всегда бываешь спокойным за своё личное пространство. Замкнутость, строгость, следование жёстким правилам – характерные черты Людмилы Ивановны. Редко, правда, её жесткие правила вызывали некоторую печаль. Например, она неодобрительно относилась к подаркам, которые периодически пытались делать ей ученики.

Помню, как-то привезла из дома после каникул специально для неё банку малинового варенья. Людмила Ивановна страдала от хронического насморка, и мне хотелось сделать для неё что-то хорошее. И вот я подумала, что это варенье поможет ей бороться с простудой. Но она не взяла. Сказала с улыбкой, спокойно и решительно: «Нет, заберите, Вам в общежитии пригодится». Как-то грустно было. Но благодарный букет после моей защиты всё же приняла, хотя и со вздохом лёгкого неодобрения: «Ох, ну что же Вы...» И до сих пор не знаю, как надо поступать в таких ситуациях. Помню огорчение от отвергнутого подарка, но когда по случаю экзамена группа улыбающихся студентов вносит букет, да ещё с коробкой конфет – тут я целиком на стороне Людмилы Ивановны.

Строгость её была проявлением внутреннего порядка, серьёзного отношения ко всему – и к большим делам, и к мелочам. В связи с этим вспоминаю одну историю. Для защиты кандидатской диссертации подруга одолжила мне костюм (о, времена дефицита!), вполне деловой, из чёрного бархата, с маленькой серебряной брошкой. Помню, как в день защиты иду по коридору кафедры, чтобы предстать перед руководителем, по дороге выслушиваю комплименты от старших товарищей и ровесников. Ожидая, что, во всяком случае, молчаливое одобрение будет получено. Людмила Ивановна строго оглядела мой внешний вид, потом указала на брошку и сказала: «Убрать, это лишнее». До сих пор это воспоминание вызывает улыбку, особенно забавно звучали вопросы товарищей: «А где же брошка?» Но указание было совершенно понятным. В ней самой не было ничего лишнего – ни в словах, ни в эмоциях, ни в делах, ни в самом облике.

Людмила Ивановна была чутким и добрым человеком. Вспоминаю ещё одну историю, связанную с окончанием студенчества. За годы учёбы кафедра стала для нас, без всякого преувеличения, вторым домом. Грустно было расставаться со славной университетской жизнью, с любимыми педа-

гогами, с практиками в заповедниках и долгими вечерами в лаборатории. На прощание нашу группу пригласила к себе домой Тамара Александровна Троицкая, добрый ангел, сопровождавший нас все университетские годы. Она же предложила нам позвать и своих руководителей. К этой идее мы отнеслись с радостью и благодарностью. В положенный день с пирогами и прочим угощением прибыли к нашей Тамаре Александровне. Но из приглашённых пришла только Людмила Ивановна. Вечер был славный, с воспоминаниями, чаепитие затянулось до позднего вечера. На память осталась фотография. Когда пришло время прощаться, мы слышали, как Людмила Ивановна сказала Тамаре Александровне: «Жалко было девочек, что же это, никто не смог прийти...»

Людмила Ивановна была очень скромным человеком. Помню, как несколько лет назад в телефонном разговоре сообщила ей о том, что на занятиях по анатомии растений рассказывала студентам о ней, о её работе и показывала её портрет – тот, что помещён на обложке её учебника. Тогда она сказала: «Никогда так не делайте». Но потом улыбнулась – я поняла это по голосу – и добавила: «Но у Вас пусть будет мой портрет». Он давно хранится у меня – та самая фотография, сделанная во время вечера у Тамары Александровны.

Людмила Ивановна редко улыбалась. Чаще выражение было строгим и спокойным. Но когда улыбалась, то появлялось какое-то особое, почти детское выражение. И доброта, заботливость, чуткость, участие – всё то, что проявлялось в её поступках, – в этот момент светились в её улыбке.



В гостях у Тамары Александровны Троицкой. 1983 г.

После университета мы продолжали общаться с Людмилой Ивановной, в основном, по телефону. Она подробно рассказывала о своей работе, была в курсе моих дел. Последние годы разговоры были печальными. На вопрос: «Как дела?» – горестно вздохнет: «Плохо...» Болезни не отступали, любимым делом заниматься не было возможности.

Мне очень не хватает моего дорогого Учителя. Остались воспоминания. Их много. Запоминается хорошее, а с Людмилой Ивановной связано только хорошее. Эти воспоминания несут в себе много важного. Часто пытаюсь найти в них ответ на то, как надо поступать, и нахожу его. И поэтому Людмила Ивановна по-прежнему с нами. Учитель продолжает оберегать и наставлять своих учеников.

ИЗ ВОСПОМИНАНИЙ О ЛЮДМИЛЕ ИВАНОВНЕ ЛОТОВОЙ

Ю.Е. Алексеев

Alexeev Yu.E. REMEMBERING LUDMILA IVANOVNA LOTOVA

Впервые с Людмилой Ивановной Лотовой мне посчастливилось познакомиться, как и всем моим друзьям-студентам, тогда ещё первокурсникам, на практикуме по ботанике в старом здании Московского университета. Это было на малом практикуме по морфологии и систематике цветковых растений, в аудитории на первом этаже, окна которой выходили во двор университета.

Объяснения, касающиеся строения цветков и плодов какой-либо группы растений, нам подробно сообщал Н.Н. Каден. Затем нам, каждому из студентов, давали гербарные образцы растений, которые мы должны были описать, т.е. подробно указать основные особенности морфологического строения всех их органов, а затем – и определить по «Флоре» П.Ф. Маевского. За нашей работой – я имею в виду студентов, которые, получив гербарий, «затихали» на рабочих местах, – наблюдали находившиеся в этой же аудитории Н.Н. Каден и Л.И. Лотова. Людмила Ивановна, как и Н.Н. Каден, давала консультации, а точнее говоря, отвечала на возникающие у студентов вопросы, касающиеся строения цветков и других органов растений.

Наша студенческая работа на этих занятиях была первым опытом и для меня, образно говоря, – первым толчком в осознании того, что морфология растений – одна из важных и без преувеличения великих наук. Великих – в своём значении для познания природы и для формирования широкого и глубокого научного мировоззрения. На протяжении последующих лет я продолжал убеждаться в этом мнении...

Наши занятия по описанию и определению растений на упомянутом практикуме завершались представлением описаний определённых растений и кратким обсуждением их диагностических признаков. Н.Н. Каден и Людмила Ивановна просматривали наши описания и делали свои замечания. С этого времени я твёрдо запомнил, что у клеверов (*Trifolium*) на первых этапах их познания следует обращать внимание на наличие или отсутствие прицветников, ну и, конечно, на их жизненную форму...

Моё сближение с Людмилой Ивановной и постепенное формирование взаимопонимания, а также (не побоюсь этого слова) взаимной симпатии происходило постепенно с годами. По счастью, со многими годами. Почти всегда, когда я шёл по коридору кафедры и Людмила Ивановна случайно выходила из своего кабинета, она останавливала меня и хотя бы кратко интересовалась

«состоянием» моей работы, или я спрашивал её о каких-то проблемах, связанных с морфологией растений.

Людмила Ивановна была широко образованным ботаником, а в вопросах анатомии растений считалась первоклассным специалистом, который всей своей исследовательской работой сохранял и развивал морфологию и анатомию растений. Не будет преувеличением считать, что её научная работа продолжала традиции того направления развития ботаники, которое называют Московской морфологической школой в отечественной ботанике.

Но кроме того, что Людмила Ивановна была глубоким учёным, она была и талантливым преподавателем. Она очень хорошо владела живым словом. Как известно, речь любого лектора (оратора) можно квалифицировать и характеризовать несколькими параметрами. Искусство правильно и благозвучно выражать свои мысли (увы, признаем это!) дано всё-таки меньшинству людей. И по счастью, этим даром обладала и Людмила Ивановна. Здесь можно привести слова одного из героев пьесы «Таланты и поклонники» А.Н. Островского: «Дорогая, видеть и слышать Вас – невыразимое наслаждение»...

Конечно, коллеги, да и читатели улыбнутся, прочитав эти слова – и шутливые, и одновременно уважительные и серьёзные. И всё же, надеюсь, что они согласятся со мной, что Людмила Ивановна была замечательным лектором, увлечённым своей работой исследователем и одновременно талантливым преподавателем.

Мне, как и многим ботаникам, учившимся в Московском университете, можно только поблагодарить судьбу за то, что она свела нас со многими замечательными преподавателями и учёными. Людмила Ивановна Лотова, безусловно, принадлежит к их числу. И я, как и многие её ученики, буду об этом помнить всегда.

Март 2019 г.

ВОСПОМИНАНИЯ О ПРОФЕССОРЕ КАФЕДРЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ Л.И. ЛОТОВОЙ

Т.А. Фёдорова

Feodorova T.A. MEMORIES OF L.I. LOTOVA, PROFESSOR OF THE DEPARTMENT OF HIGHER PLANTS

Поступив на биологический факультет МГУ, на первом курсе в первом семестре я посещала общий курс лекций по морфологии, анатомии и систематике высших растений, который читала профессор Людмила Ивановна Лотова. На эти лекции являлось немного слушателей, но в числе присутствующих находились самые усидчивые и организованные. Я не относилась к первой или второй группе, также на первых порах я не была восторженной приверженкой ботанических дисциплин, но перспективу – выбрать для себя кафедру ботаники – я не исключала, т.к. углублённо занималась ботаникой со школы. Горячая любовь к ботанике возникла существенно позже, после переживаний трудностей полевой жизни и накопления порогового объёма знаний, позволяющего подняться и увидеть перспективы этой науки.

Так вот, лекции Людмилы Ивановны были безупречны методически, и я до сих пор ими пользуюсь. Она излагала материал спокойно, даже медленно, без эмоциональных всплесков и лирических отступлений. Много, чётко и просто рисовала на доске. Лекции ни на секунду не были развлекательными. Кому-то это могло показаться скучным, но мне нравился этот академический стиль, тем более что цели развлечься у меня и не стояло. При первом личном общении в рамках курса Л.И. Лотова показалась мне сдержанной, немного отстранённой, мягкой и плавной в движениях. Ходила она спокойно и внешне была очень строгой, серьёзной и задумчивой. Практические занятия Людмила Ивановна у меня не вела, а на летние практики уже не выезжала, и вторично я с ней встретилась, когда уже распределилась на кафедру высших растений.

На старших курсах Людмила Ивановна читала нам спецкурс «Анатомия растений». Он имел подназвание «Эволюционная анатомия растений». В первой лекции рассказывалось о многочисленных исследованиях, показавших, как с помощью анатомии растений реконструировать эволюцию тех или иных структур растений, но главной проблемой для этого является недостаток палеонтологического материала. Для понимания формирования анатомических структур в онтогенезе растений важно знать, как устроены и функционируют меристемы у высокоорганизованных низших и высших растений. Далее приводились типы строения конусов нарастания, выделенные американской, немецкой, французской школами, формирование различных типов стелярных структур со специальным анализом стел покрытосеменных. Большая часть

лекционного материала посвящена была строению и функционированию камбия у различных таксонов высших растений. Вторая часть лекционного курса была посвящена эволюции древесины, строению пор и их преобразованиям в эволюции. Предполагалось, что сосуды могли возникнуть уже у слагающей. Подробно освещалось формирование системы радиальной коммуникации – лучей и их специализации в направлении смоловыделения и закономерности расположения древесинной паренхимы, связанные с организацией проводящих элементов. Во взаимосвязи с этими процессами были рассмотрены механические элементы, переход от трахеид к волокнам либриформа. Заключительная часть лекционного курса касалась типов и уровней организации флоэмы высших растений.

По мнению Л.И. Лотовой, покрытосеменные и голосеменные сходны в общих принципах топографии элементов коры. Можно выделить две модели строения луба – открытую и закрытую. Также для покрыто- и голосеменных характерны общие тенденции развития проводящей системы – эволюция древесины шла в сторону усиления проводящего комплекса. Кодекс признаков специализации древесины А.А. Яценко-Хмелевского и А.Л. Тахтаджяна есть анатомо-физиологический подход (ценностный), а не системный, что исключает адекватную оценку эволюционного уровня всей проводящей системы. Последние лекции были посвящены работе апикальных меристем корней и листьев, а также формированию проводящих систем этих органов.

Самым интересным в спецкурсе были логические задачи, решённые деревьями в течение эволюции. На экзамене получить отличную оценку было крайне сложно, т.к. в качестве контрольных вопросов Людмила Ивановна предлагала почувствовать себя деревом, как правило, небольшим, и представить, как дерево функционально анатомически решает некоторые задачи, позволяющие ему стать больше, про которые на лекциях она нам не рассказывала. Причём тех нескольких десятков, а то и сотен миллионов лет, которые были у деревьев, у студента, естественно, на это не было. Похоже, Людмила Ивановна считала, что эту мелочь с успехом компенсирует теплокровность и наличие мозга. Так, необходимо было показать, как оптимизируется связь водопроводящих элементов – сосудов – с живыми паренхимными клетками в эволюции двудольных покрытосеменных растений. Этой проблеме были посвящены работы Г.Б. Кедрова⁸, которые и были мне подарены для изучения после вполне удачного ответа.

⁸ Кедров Г.Б. 1965. Строение и формирование водопроводящей системы древесины ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.) и некоторые вопросы структурной эволюции древесины древесных двудольных // Тезисы диссертации на соискание учёной степени кандидата биологических наук. 17 с.; Кедров Г.Б. 1967а. О биологическом значении центробежного формирования древесины относительно сосудов // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 7. С. 64–69; Кедров Г.Б. 1967б. Взаимосвязь некоторых признаков древесины двудольных и её эволюционное значение // Морфология высших растений. М.: Наука. С. 49–69.

На кафедре Людмила Ивановна бывала часто, из Москвы она никуда не выезжала. Была близка с Р.П. Барыкиной, с которой я сидела в одной комнате, давно и близко знакома с ней и её семейством. Р.П. Барыкина, в свою очередь, дольше всех на кафедре знала Л.И. Лотову. Случалось, что Л.И. Лотова заходила к нам попить чаю за лёгкой беседой, всегда оживляемой оптимизмом и юмором Риммы Павловны, которая к тому же всегда была хорошо обо всём осведомлена. Сама же Людмила Ивановна была немногословна и, на первый взгляд, грустна, но за чаем она оживлялась и даже отшучивалась в ответ на весёлую критику Р.П. Барыкиной.

Иногда попить чаю заходила к Людмиле Ивановне и я. Наши беседы не сопровождалась очень крепким чаем, как беседы с В.Н. Тихомировым, и хлебом с холодным балыком, подаренным В.Н. Тихомирову очередным другом или коллегой, который тут же становился материальной придачей бесед со студентами. Вина мы никогда не пили и, несмотря на это, просиживали до позднего вечера. Эти беседы с Людмилой Ивановной были спокойными, ровными, часто перемежались её воспоминаниями, которые раскрывали задушевность и лиризм её натуры. Я с удовольствием вспоминаю некоторые из них, когда она рассказывала о ещё не напечатанных интересных данных о строении коры некоторых таксонов.

Когда пришло время защищаться и писать автореферат кандидатской диссертации, В.Н. Тихомиров, который был моим научным руководителем, посоветовал мне показать текст автореферата Людмиле Ивановне. Она его вычитала, высказала ряд замечаний и указала на ряд ошибок. Я до сих пор благодарна ей за её отзывчивость, т.к., похоже, она – единственная, кто прочитал мой автореферат до конца. Мне казалось, что на тот момент Людмила Ивановна читала авторефераты всех кандидатских диссертаций, подготовленных на нашей кафедре. Впрочем, и по другим научным вопросам В.Н. Тихомиров довольно часто отправлял меня к Л.И. Лотовой за советами, зная, что они не будут окрашены предвзятостью, а только ответственностью и профессионализмом.

Став сотрудником кафедры, традиционно начинаешь вести занятия малого практикума у студентов первого курса. Студенты моей первой группы были только немногим младше меня, казалось бы, чего тут можно стесняться? Однако у нас существовала традиция, когда на занятиях присутствовал кто-то из профессоров и после занятия делал «разбор полётов». Присутствие Людмилы Ивановны на последнем ряду с ручкой и толстой пачкой бумаги для фиксации огрехов повергало меня в ступор от страха, что совсем не способствовало красноречию и непринуждённости. Я едва могла вымолвить слово, запинаясь и повторяясь. По окончании занятий мне вручался весь список для работы над ошибками.

Неудивительно, что только спустя много лет я узнала, что моими первыми студентами были ныне действующие сотрудники биофака, с которыми

я дружу, но совершенно не помню, как им преподавала. Жалею, что эта традиция выучки молодых аспирантов и сотрудников сейчас утрачена.

В следующие десятилетия мы встречались с Людмилой Ивановной часто, почти каждый день зимних месяцев. Она была уже известным профессором, за её временем охотились, её уважали и даже боялись, но она оставалась скромной и непритязательной. Жила она одна и всем своим существом отдавалась науке, скрупулёзно изучая анатомию коры разных таксонов голо- и покрытосеменных. Мы продолжали общаться по вечерам, при этом мы никогда не говорили о политике и о действующих сотрудниках кафедры, а только о делах давно минувших дней, её семье и истории кафедры. Её скромность не допускала фальши в оценке её трудов, а мужество в восприятии реальности и отсутствие каких-то жалоб и сетований на жизнь заставляли глубоко её уважать.

Л.И. Лотова иногда объявляла, что она очень больна, что у неё какая-то тяжёлая болезнь, что у неё внутри что-то болит, намекая на самое плохое. Она нахохливалась, грустнела, а потом, разговорившись и развеселившись, забывала о своих недугах. В эти моменты в ней было что-то от капризного ребёнка. Такое настроение у неё стало появляться после трагедии с переломом ноги, когда ей пришлось госпитализироваться и перенести довольно тяжёлую операцию.

Иногда я заставляла Л.И. Лотову не пишущей, а за правкой или корректурой. По её лицу было видно, что она очень не любила править слабые статьи, но совершенно без сетований это делала, считая это своим долгом.

Однажды на мой день рождения Людмила Ивановна подарила мне набор льняных салфеток и скатерть нежного соломенного цвета со светло-зелёной вышивкой в белорусском стиле. Этот подарок стал для меня настоящим талисманом, памятью о тихом времени моей молодости на кафедре, о выдающихся учёных старой гвардии. До сих пор, как гляну на него, так и хочется приняться за написание чего-нибудь значительного.

Позже Людмила Ивановна уже мало преподавала, появлялась на кафедре всё реже и реже и при встрече незэмоционально жаловалась на здоровье, что не позволяло точно определить, насколько серьёзно она больна. К счастью, жила она не одна и то, что о ней есть кому позаботиться, несколько успокаивало мою совесть, болевшую от сострадания. Мы продолжали нечасто общаться дистанционно по телефону, она была спокойной, в свойственной ей манере фундаментально рассказывала о самых простых житейских делах, но на самом деле медленно угасала, и без каких-то резких переходов мы её, в конце концов, потеряли. Случилось это в середине сентября, и прощание выдалось таким же спокойным и красивым, как и жизнь нашей дорогой Людмилы Ивановны Лотовой.

ОБЩЕНИЕ, КОТОРОЕ НИКОГДА НЕ ЗАБУДЕШЬ

Л.В. Озерова

Ozerova L.V. UNFORGETTABLE COMMUNION

Поступив в аспирантуру Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина, я поняла, что мне не хватает знаний по анатомии растений, так как моя диссертационная работа со временем вышла на уровень изучения морфологии и анатомии листьев суккулентных крестовников. Поскольку училась я в заочной аспирантуре, то оформив трёхмесячную стажировку, чтобы не появляться на работе, начала выяснять, кто самый большой специалист в вопросе морфологии и анатомии растений.

Дорога привела меня в Московский университет, на кафедру высших растений, на большой практикум к Александру Константиновичу Тимонину и на лекции Людмилы Ивановны Лотовой. Я потом вспомнила Людмилу Ивановну, она приезжала к нам в Фондовую оранжерею, где я работала, на неформальные научные диспуты Станислава Михайловича Разумовского и, безусловно, блистала эрудицией среди остальных участников. Темы этих семинаров были достаточно разнообразны, кроме сукцессий, обсуждали и НЛЮ, и существование снежного человека, на них приезжали ботаники, зоологи и довольно странные личности, но Людмила Ивановна хорошо вписывалась в столь необычную компанию, что невозможно было себе представить, вспоминая строгого профессора, с которым я столкнулась на лекциях. Её лекции произвели на меня столь сильное впечатление, что я поняла: анатомия растений – это самый сложный раздел в ботанике.

Людмила Ивановна хорошо поставленным голосом, практически не меняя тональности, говорила размеренно, без отступлений и лишних слов о чудовищно сложных вещах, обильно употребляя непонятные термины: амфивазальные и амфикибральные проводящие пучки, импрегнация клеточных оболочек, обтуратор, концепция гистогенов и прочее. Приходилось всё записывать, а потом сидеть с книгами – ведь интернета в те годы ещё не было.

Когда на лекции выключали свет, чтобы показать примеры анатомического строения растений, я от умственного перенапряжения практически засыпала под размеренный голос Людмилы Ивановны. Я жалела студентов, им это надо было сдавать, а я пришла добровольно, чтобы повысить свой уровень знаний, но все же боялась, что мне тоже устроят экзамен. Поскольку этот сложный предмет совершенно не постигался быстро, я задержалась на кафедре на долгие годы. 526-я комната стала моим вторым домом, я сидела за спиной Александра Константиновича и резала листья крестовников. Людмила

Ивановна заглядывала к нам и смотрела на меня скептически, но я даже иногда пила с ней чай, хотя и лишалась слов в её присутствии.

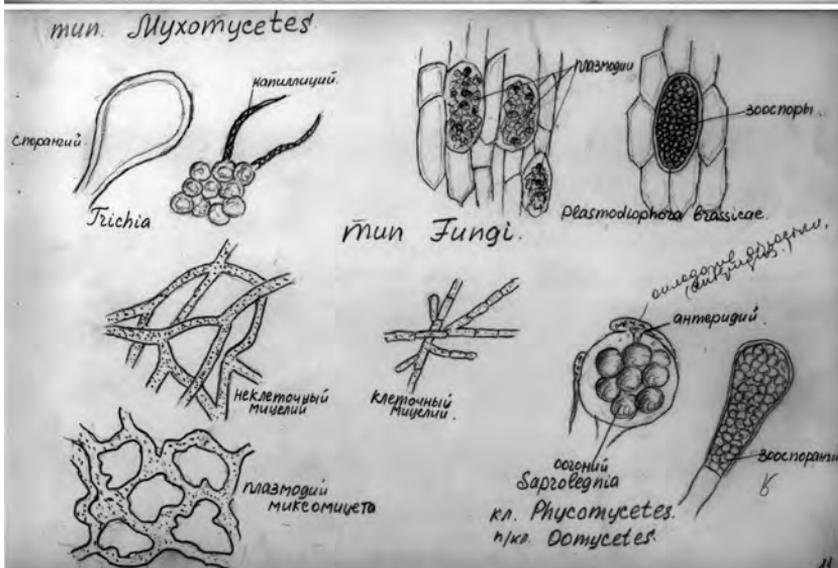
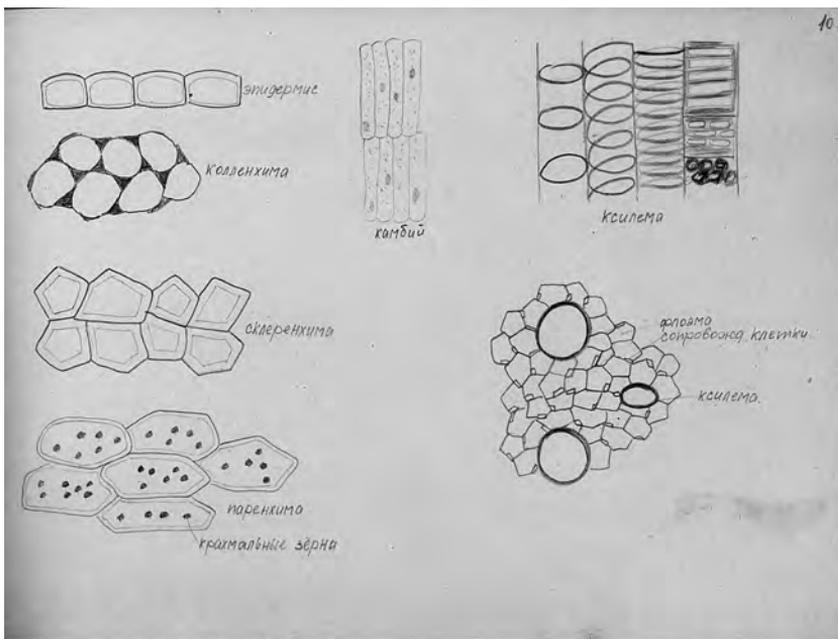
Как же я удивилась, когда получила положительный отзыв на автореферат моей диссертации от Людмилы Ивановны, безусловно, с замечаниями, но положительный!

В дальнейшем, пройдя такую блестящую школу, я легко рассуждала о проблеме фациальности листа на конференциях, а после успешной защиты меня пригласили преподавать в Педагогический институт им. М.А. Шолохова. Первым предметом была, конечно, анатомия и морфология растений. Благодаря лекциям Людмилы Ивановны мне не страшны были ни вторичный рост проводящей системы, ни заложение катафиллов, ни апикальные меристемы. Но превзойти Людмилу Ивановну в планировании лекций, в чётком распределении материала по времени, в умении рассказывать, не вставляя лишних слов и фраз, организуя на вдумчивую работу студентов, мне так и не удалось. При чтении лекций то не хватало времени на изложение материала из-за лишней эмоциональности, то, наоборот, оставалось лишнее время из-за быстрого изложения темы. Мудрость и умение приходят с годами, но кажется, что Людмила Ивановна ими обладала всегда.

Вклад Людмилы Ивановны Лотовой в ботанику неоценим, она надолго останется в памяти учеников, коллег и студентов.



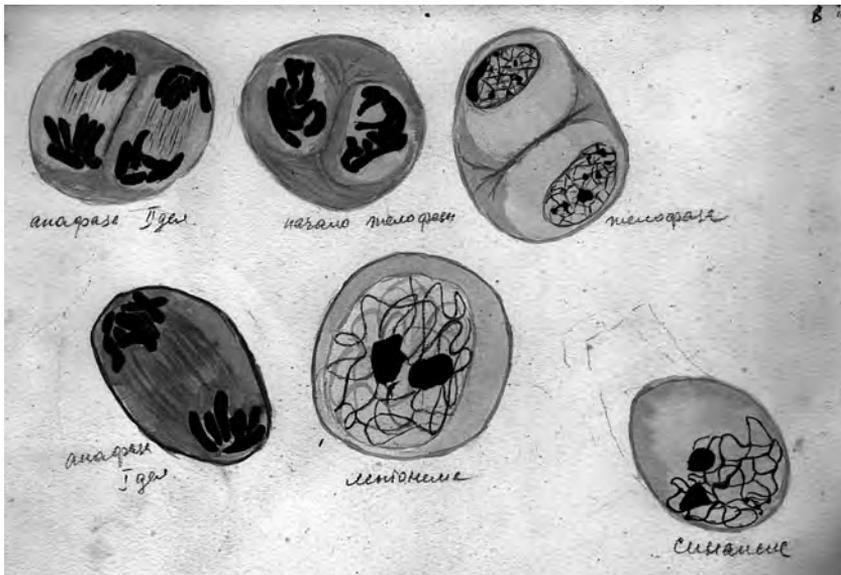
Вокруг растения, но до ботаники ещё далеко...



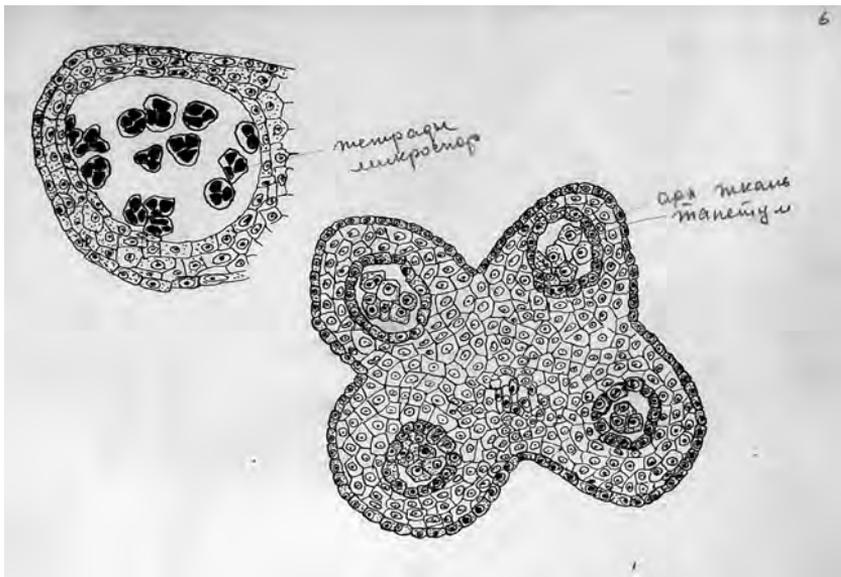
Рисунки Л.И. Лотовой из альбомов по малому практикуму по ботаническим дисциплинам I и II курсов. 1947–1948 гг. Карандаш



Из папки рисунков Л.И. Лотовой с большого практикума. 1950–1951 гг.
 Черновые зарисовки мейоза. Тушь и разведённая тушь



Из папки рисунков Л.И. Лотовой с большого практикума. 1950–1951 гг.
Чистовые рисунки стадий мейоза. Тушь и разведённая тушь



Из папки рисунков Л.И. Лотовой с большого практикума. 1950–1951 гг.
Чистовые рисунки стадий микроспорогенеза в пыльнике. Тушь



Выпускница Московского университета. 1952 г.

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

им. М.В. ЛОМОНОСОВА

Биолого-почвенный факультет.

ДИПЛОМНАЯ РАБОТА

на тему: "ВЫЯСНЕНИЕ ПРИЧИНЫ ЛОМКОСТИ ДРЕВЕСИНЫ
КАРЛИКОВЫХ ПОДВОЕВ ЯБЛОНИ АНАТОМИЧЕ-
СКИМ МЕТОДОМ"

Студентки У курса
кафедры Высших растений
ЛОТОВОЙ Л.И.

Руководитель - доцент М.Н. Прозина.

1 9 5 2 год.

Титульный лист дипломной работы Л.И. Лотовой

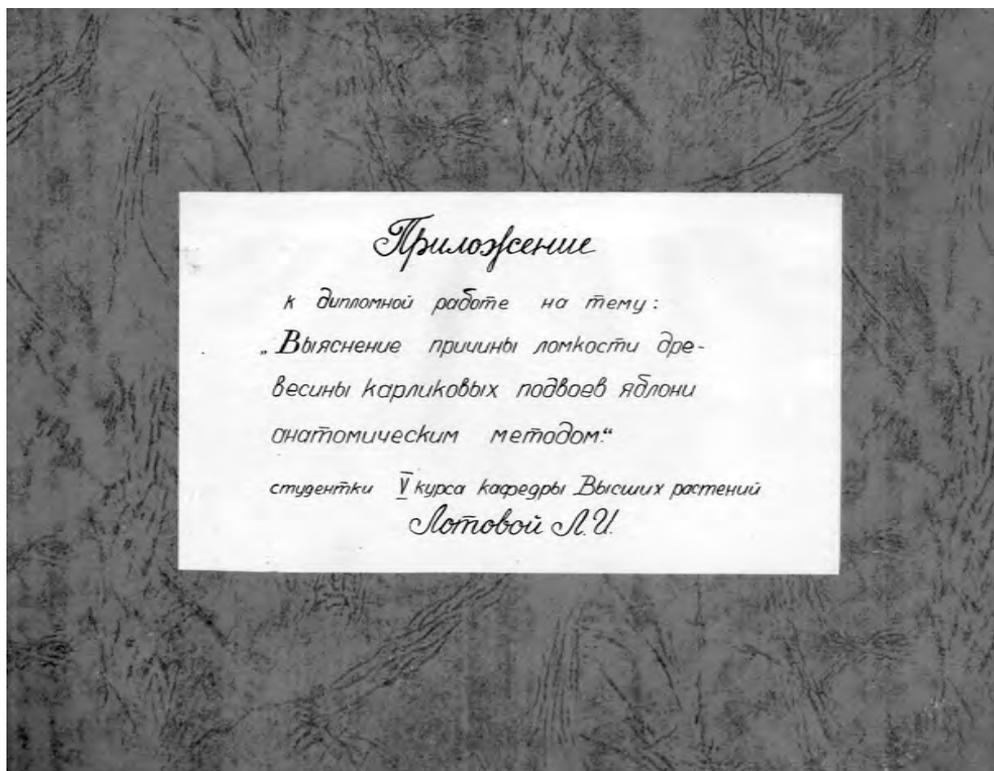
1. ВВЕДЕНИЕ

Корифей русского плодоводства Иван Владимирович Мичурин, вписавший не одну славную страницу в зеленую книгу природы, мечтал о том времени, когда "вместо пестрых мелких крестьянских полосок будут в колхозах сплошные богатые нивы, окаймленные полосами садов", когда будут созданы поля-сады, сады-парки. /1930 г./.

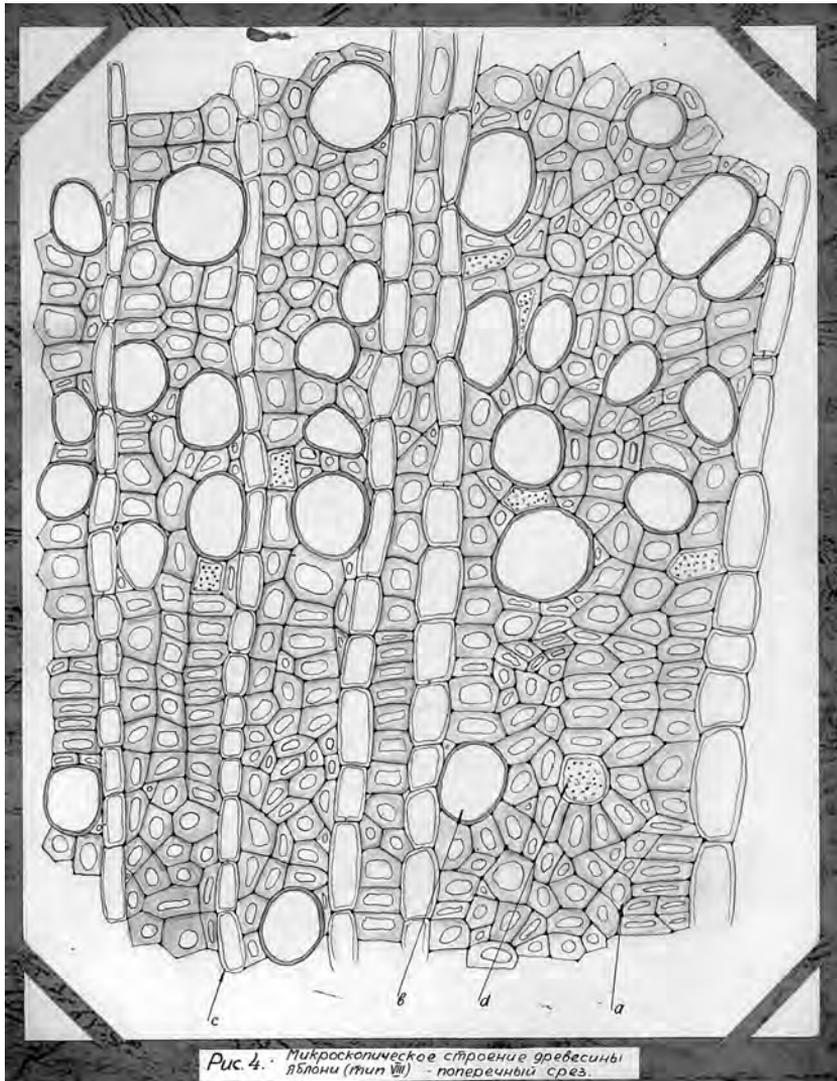
В 30-х годах Мичурин имел ряд выведенных им сортов плодовых культур, которые он настоятельно советовал применять при создании полезащитного плодоводства, особенно большое значение придавая карликовым формам.

По сравнению с высокорослыми карликовые растения раньше начинают плодоносить, имеют хорошие вкусовые качества плодов; в результате сокращения вегетационного периода повышается выносливость к зимним морозам, а снеговой покров служит прекрасной защитой для их плодовых почек. Применением карликовых форм для защитного полевого плодоводства "вполне достигается и прямое назначение защиты от суховея, и накопление запаса снега в зимнее время густо насаженными рядами растений, и возможность извлечения очень значительных доходов от реализации плодов и ягод", - говорил Мичурин.

С тех пор прошло немного времени, и советский народ, вооруженный передовой агробиологической наукой, приступил к осуществлению великого плана преобразования природы, принятого Советом Министров в октябре 1948 года. Кроме системы крупных государственных защитных лесных полос, было решено развивать лесонасаждения на полях совхозов и колхозов, где наряду с основными древесными породами /дуб, береза, сосна, лиственница и т.д./ 10-15% должны составить плодовые деревья и кустарники



Альбом приложенных к дипломной работе рисунков,
собственноручно написанный Л.И. Лотовой. 1952 г.



Один из анатомических рисунков, приложенных к дипломной работе.
Тушь и разведённая тушь. 1952 г.



За работой. 1950-е гг.



Молодой ассистент. 1955 г.



Кафедра высших растений в 1955 г.

1-й ряд слева направо: Д.А. Транковский, М.Н. Прозина,
Л.М. Кречетович, К.И. Мейер, Л.В. Кудряшов, Н.В. Самсель.

2-й ряд слева направо: В.Н. Вехов, Л.Г. Суетова,
О.В. Вальцова, И.П. Кочемарова, И.А. Борзова,
О.Н. Чистякова, И.А. Паламарчук, Н.Н. Каден.

3-й ряд слева направо: Л.И. Лотова, З.А. Джагарян,
Р.П. Барькина, Е.П. Харитонкина, Л.Н. Кострикова,
А.А. Данилина, Н.Е. Богданова



Летняя практика по ботанике. «Женский педсовет». Чашниково, 1955 г.
Слева направо: Л.И. Лотова, О.Н. Чистякова, Р.П. Барыкина,
И.А. Паламарчук и И.П. Кочемарова



Летняя практика по ботанике.
Л.И. Лотова со студентами на экскурсии в «липняк» около Чашниково. 1955 г.
Крайний слева – И.Н. Блинков (Голубев), 3-я справа – Г. Баньковская



Летняя практика по ботанике в Чашниково.
Экскурсия на болото. 1955 или 1956 г.
Слева направо: О.В. Вальцова, Л.В. Кудряшов,
Л.И. Лотова, Я.И. Старобогатов



У нового здания биолого-почвенного факультета. 1950-е гг.
Слева направо: Л.В. Кудряшов, О.В. Вальцова, Л.И. Лотова



Участники Делегатского съезда Всесоюзного ботанического общества.
Ленинград, 1957 г.

1-й ряд слева направо: Д.А. Транковский, Л.Н. Кострикова,
Р.П. Барькина, Л.И. Лотова, И.А. Борзова.
2-й ряд слева направо: И.А. Паламарчук, Н.Н. Каден



В составе делегации в Братиславе. Л.И. Лотова, ?,
Р.П. Барькина, ?, ?, ?, ?. 1960 г.



С Р.П. Барыкиной в Братиславе на фоне крепости. 1960 г.



В Братиславе. 1960 г.



В Адлере с О.В. Вальцовой и В.Н. Веховым. 1960-е гг.



В Батумском ботаническом саду с В.Н. Веховым. 1965 г.



В Батумском ботаническом саду
с В.Н. Веховым на стволе араукарии. 1965 г.
Араукария погибла не напрасно:
анатомию её коры Людмила Ивановна изучила



Дорогой Милочка! 7. 11. 1963г

Подражаю тебе с каверманскими
крадничком и желаю тебе бодрости,
карошего здоровья, карошего успеха
всех, счастья в новой жизни. Пусть
те карошим всемирно жить в году.

Попрошу счастья на обильнейшие дел-
ные, чтобы тебе приходилось заниматься
ей и как задумано у тебе сейчас же.

Будь здорова и не сердись на себя,
если он что-то делает не так, как
следовало бы.

Володя

Белое море. Остров в Рутгерской губе

Л.И. Лотова и В.Н. Вехов были очень дружны.
Фотография из личного архива Л.И. Лотовой



Кафедра высших растений в 1962 г.

1-й ряд (сидят) слева направо: И.А. Борзова, И.А. Паламарчук,
Л.В. Кудряшов, К.И. Мейер, Н.Н. Каден,
Л.Н. Кострикова, В.Н. Вехов.

2-й ряд слева направо: В.Р. Кондорская, Л.Г. Суетова,
Л.И. Лотова, Л.В. Коробова-Семенченко, О.В. Вальцова,
И.П. Кочемарова, Р.П. Барыкина, А.Н. Сладков, О.Н. Чистякова,
Д.А. Гранковский, А.К. Скворцов.

3-й ряд слева направо: Н.Е. Богданова, Н.В. Сурова,
С.А. Смирнова, ?, ?, ?, З.А. Орлова, В.Н. Тихомиров



День открытых дверей на кафедре.
В 516 учебной аудитории с Т.Д. Веселовой и Л.В. Кудряшовым. 1961 г.



День открытых дверей на кафедре.
В учебной аудитории с Л.В. Кудряшовым. 1961 г.



Л.И.
на практике в
Сп.наб Л.И. Лотова
1958 год

Летняя практика на биостанции Чашниково.
Третья справа – Л.И. Лотова



Летняя практика в Чашниково. На линейке.
Слева направо: Л.П. Чамара, Н.М. Шалаева, А.А. Симонова, В.Н. Вехов,
И.П. Кочемарова, Л.И. Лотова, М. Сахарова, Л.А. Гитченко. 1965 г.



Летняя практика в Чашниково. У костра.
Слева направо: Л.Н. Кострикова, В.Н. Вехов, Р.П. Барыкина, Л.И. Лотова.
1957 г.



Л.И. Лотова (крайняя слева)
выводит студенческую группу на экскурсию.
Летняя практика в Чашниково. 1960-е гг.



Кафедра высших растений в 1967 г.

Сидят слева направо: Н.А. Базилевская, заведующий кафедрой Л.В. Кудряшов,
О.Н. Чистякова, Л.Н. Кострикова, О.Н. Грачёва, Н.Е. Богданова,
Л.И. Лотова, Т.А. Троицкая, А.П. Савина.

2-й ряд слева направо: А.И. Пермяков, Н.В. Кнорре,
О.В. Вальцова, Л.В. Коробова-Семенченко, Р.П. Барыкина,
Л.А. Козяр, З.М. Ипатова, Г.П. Гапочка, Л.П. Чамара,
Р.С. Белова, Г.М. Ильина, М.Д. Голышева.

3-й ряд слева направо: Г.Б. Кедров, Е.С. Аксёнов,
А.Н. Сладков, В.Р. Кондорская, Д.А. Транковский,
И.П. Кочемарова, Н.Р. Мейер, Н.И. Филина,
А. Баранова, Л. Белкова, В.Р. Филин,
Г.Ю. Загородняя, А.А. Симонова



С И.П. Кочемаровой (в центре) и стажёрами первого набора на крыльце биофака. 1968 г.



Завтрак со стажёрами на Звенигородской биостанции. 1968 г.



С В.Н. Веховым на Звенигородской биостанции
в поисках затерявшихся стажёров. 1968 г.



С найденными стажёрами на Звенигородской биостанции. 1968 г.



Преподаватели кафедры со стажёрами. Первый выпуск, 1968 г.
Сидят слева направо: О.Н. Чистякова, И.П. Кочемарова, Л.В. Кудряшов,
О.В. Вальцова, Р.П. Барыкина, Л.В. Коробова-Семенченко;
стоят в 1-м ряду слева направо: ?, ?, Д.А. Транковский, ?, ?, ?,
Л.И. Лотова, В.Н. Тихомиров, В.Н. Вехов



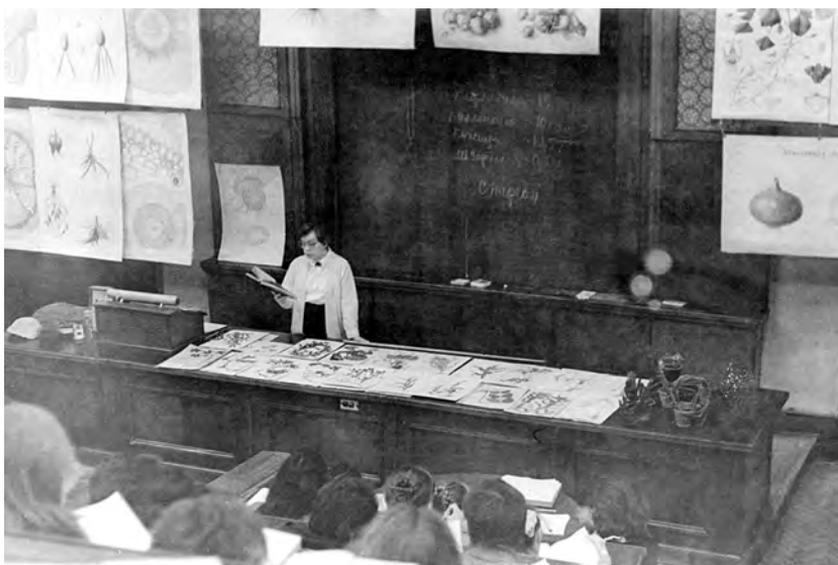
С Р.П. Барыкиной (в центре), О.Н. Чистяковой (вторая слева),
В.Н. Веховым и И.П. Кочемаровой (второй и третья слева во втором ряду)
и слушателями ФПК У.Х. Рахимовым, Л.Ф. Животенко,
П.П. Соловьёвой, В.А. Шипановой, М.П. Мироновой, Р.Я. Кондратовичем,
А.В. Петренко, Е.Ф. Обидиной, И.М. Пелгонен, Е.Я. Ильиной и др.
перед Главным зданием МГУ в партере у памятника М.В. Ломоносову.
18 декабря 1973 г.



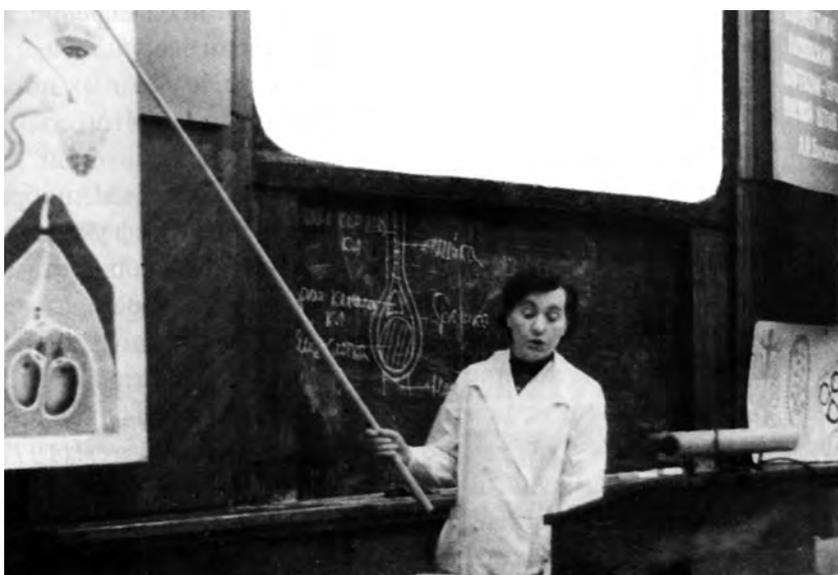
На встрече с однокурсниками на 20-летию окончания университета. 1972 г.
Во втором ряду в центре – В.Н. Павлов



У главного входа Главного здания МГУ. 1973 г.
Слева направо: О.Н. Чистякова, Л.И. Лотова,
В.Н. Вехов, И.П. Кочемарова, Р.П. Барыкина



Лекция по анатомии и морфологии растений. 1970-е гг.



Лекция по общей ботанике. 1980-е гг.

Московский государственный университет
имени М. В. Ломоносова

Биологический факультет

ДИПЛОМ
лауреата премии
имени Д. А. Сабина
(1889-1951)



Настоящий диплом вручается

Лотовой Людмиле Ивановне

за работу *«Морфология и анатомия
высших растений (2000 год)»*

Председатель
Конкурсной комиссии

доктор биологических наук
И. П. Ермаков

Ученый секретарь
Конкурсной комиссии

кандидат биологических наук
М. А. Гусаковская

Диплом о присуждении Л.И. Лотовой премии имени Д.А. Сабина
за фундаментальный учебник «Морфология и анатомия высших растений»



Проводы на пенсию И.А. Паламарчук. 1975 г.
Сидят слева направо: Л.В. Коробова-Семенченко, Л.И. Лотова,
Т.А. Троицкая, О.Н. Чистякова, И.А. Паламарчук;
стоят слева направо: Т.Д. Веселова, С.А. Смирнова, В.Р. Филин



Проводы на пенсию И.А. Паламарчук. 1975 г.
Сидят слева направо: А.Н. Александрова, Г.Ю. Загордня,
Л.В. Коробова-Семенченко, Л.И. Лотова,
Т.А. Троицкая, О.Н. Чистякова;
стоят слева направо: Г.Б. Кедров, Т.Д. Веселова,
С.А. Смирнова, В.Р. Филин



После защиты докторской диссертации В.Н. Тихомировым. 1978 г.
 Слева направо: В.С. Новиков, В.Н. Тихомиров, Л.И. Лотова,
 С.А. Смирнова, А.Н. Сладков, Г.П. Гапочка, Е.Б. Алексеев



Кафедральные дамы. 1979 г.
 1-й ряд (сидят) слева направо: Е.Н. Букварёва, Л.А. Козяр,
 Е.Е. Божукова, Н.Г. Косачёва, Н.А. Базилевская, Р.П. Барыкина,
 О.Н. Чистякова, Л.И. Лотова, Л.П. Чамара,
 Х.Х. Джалилова, Н.Р. Мейер-Меликян;
 2-й ряд слева направо: М. Абрамова, Г.М. Ильина, Н.А. Гревцова,
 Т.Д. Веселова, Н.И. Филина, А.А. Симонова, Н.Н. Жильцова,
 И.А. Селюженкова, С.А. Смирнова, Т.Б. Силаева, М.В. Казакова,
 А.Н. Александрова, К.П. Глазунова, Т.А. Троицкая,
 Т.А. Кутумова, О.В. Юрцева



Защита докторской диссертации. Председатель совета – В.Н. Тихомиров.
Аудитория М1. 1983 г.

Июль 1983/1984 г. год										
Учебно-научный район № IV к. 519 ауд. Аттестация 1983-84										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1. Никитина Анна	+	+	+	-	+	+	-			силь
2. Кошкина Ирина	+	+	+	-	+	+	-			
3. Мейер Валерий	-	+	+	-	+	+	+			н.с.
4. Воронин Валерий	-	+	+	-	+	+	+			н.с.
5. Кисель Андрей	+	+	+	-	+	+	+			н.с.
ФПК, среда, 9-10 ³⁵ , 519 (Учебно-научный район)										
13-16 518										
Лотова Елена Ивановна	+	+	+	+	+	+	+			
Степанова Людмила Викторовна	+	+	+	+	+	+	+			
Березина Нера Александровна	+	+	+	+	+	+	+			
Черныш Елена Александровна	+	+	+	-	-	-	-			
Корсакина Ирина Александровна	+	+	+	+	+	+	+			
Кисель Анна	+	+	+	+	+	+	+			
Лотова в АТТ при выполнении работы по Бюджету, делопроизводство, отчеты, новостройки, спец. (1983-84) и др.										
- работа 1984: 13-16/84										
Составление программы, контроль, проверка по Бюджету в соответствии с Б.К. Тихомировым, Б.К. Рабиновичем, Ю.П. Крестовым, Ю.П. Солдатовым - в 1984г.										
Подготовка документов по структуре Высших учебных заведений - Б.К. Вехов, Л.И. Лотова, В.Р. Филкин										
45 Взм. I - Сидорова, Белоусовичи, Ю.П. Филкин										
74 Взм. II - Филкин, Лотова										
Док. по структуре (ФПК - Сергеев, Лотова и Лотова) и Ю.К. Вурдманов.										
Участие в Камере, подготовка. Проект программы - в г. Тульском - в 1984г.										
Итого 10 лет на 1983/1984 г.г.										

Как человек исключительно организованный и пунктуальный, Л.И. Лотова скрупулёзно ежегодно подводила итоги своей работы в специальной тетради



На субботнике в Ботаническом саду МГУ с А.А. Симоновой.
10 апреля 1982 г.



На субботнике в Ботаническом саду МГУ с А.А. Симоновой (слева)
и П.Д. Венедиктовой. 10 апреля 1982 г.



За подготовкой к празднованию 200-летия кафедры высших растений.
Январь 2004 г.
Слева направо: Л.И. Лотова, Р.П. Барыкина, Н.В. Чубатова, М.В. Нилова



За подготовкой к празднованию 200-летия кафедры высших растений
с А.Г. Девятовым и М.В. Ниловой. Январь 2004 г.



На заседании по случаю 200-летнего юбилея кафедры. Январь 2004 г.
Слева направо: Т.А. Троицкая, Т.Б. Силаева,
Л.И. Лотова, Р.П. Барыкина



День рождения Т.А. Троицкой. Март 2007 г.
Сидит Т.А. Троицкая; стоят слева направо: В.Р. Филин, А.П. Меликян,
А.К. Тимонин, Л.Д. Гапочка, Р.П. Барыкина, Л.И. Лотова



На приёме ректора. 7 марта 2007 г.
(фотография из газеты «Московский университет»
№ 8 за 2007 г.)



С Р.П. Барыкиной. Ноябрь 2008 г.



С корректурой очередной книги. 2010-е годы



[О РЕОРГАНИЗАЦИИ УЧЕБНО-НАУЧНОЙ РАБОТЫ НА КАФЕДРЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ]⁹

Л.И. Лотова

Lotova L.I. ON READJUSTMENT OF THE EDUCATIONAL AND SCIENTIFIC WORK AT THE DEPARTMENT OF HIGHER PLANTS

1. Основной недостаток научной работы кафедры – многотемность. Тем столько, сколько сотрудников, и объединение нескольких тем под одним заголовком, как это практикуется в отчётах, существа дела не меняет. Многотемность приводит к тому, что кафедра не имеет определённого лица.

При составлении научных планов кафедры необходимо выбрать небольшое число наиболее актуальных тем, в работе над которыми мог бы участвовать коллектив исследователей, включающий не только научных сотрудников и преподавателей, но также лаборантов, аспирантов и студентов. В настоящее время лишь морфологией плодов занимаются несколько человек.

Возможно, что лучшей организацией работы способствовало бы образование внутрикафедральных лабораторий, каждая из которых работала бы над определённой проблемой, наподобие цитологической лаборатории Е.П. Ермакова, которая, однако, тоже не имеет единой тематики. Заведующие или руководители лабораторий должны ежегодно отчитываться перед кафедрой, причём отчёт не должен быть формальным.

2. В научную тематику кафедры обязательно должны быть включены темы, имеющие практическое значение. Сейчас их очень немного (2–3?). В настоящее время внимание всех медиков и биологов всех специальностей уделено изучению патологических новообразований. Анатомы кафедры могли бы включиться в эту работу. Исследований по патологической анатомии растений сейчас очень мало, в основном фитопатологи интересуются возбудителем заболевания, а не заболевшим растением, структура которого резко меняется. Реакция растения на действие различных факторов биотической и абиотической природы – важная биологическая проблема, и попытки перенести закономерности патологического роста с животных организмов на растительные, как это делается в настоящее время, не всегда оправданы.

Работы фитопатологического характера могли бы привлечь на кафедру большее число студентов, а участие их в этих исследованиях расширило бы возможности их распределения. Специальный курс патологической анатомии, вероятно, заинтересовал бы и другие кафедры (кафедру низших растений, вирусологии, физиологии растений).

⁹ Эта служебная записка была составлена в 1971 г. в связи с начавшейся в МГУ разработкой новых учебных планов.

Анатомы кафедры могли бы заняться также составлением каких-либо руководств или атласов по анатомии культурных растений, в которых уже сейчас заинтересованы работники селекционных станций.

3. Учебная работа. В связи с тем, что число специальных курсов ежегодно возрастает за счёт сокращения числа часов, приходящихся на другие курсы (так, число часов, отведённое на большой практикум по анатомии растений за 10 лет, сократилось со 144 до 80), целесообразно проводить специализацию студентов по двум-трём направлениям. Помимо общей специализации, которая осуществляется сейчас, в области цитологии, эмбриологии и анатомии растений (может быть, стоит выделить цитолого-эмбриологическое направление отдельно), кафедра должна также специализировать студентов и в области систематики архегониальных (которым сейчас уделяется очень мало внимания) и цветковых растений с использованием всех применяемых в настоящее время методов. Центральным курсом для студентов этого направления должен стать большой практикум по систематике.

4. При составлении будущих учебных планов следует, на мой взгляд, несколько изменить характер и последовательность проведения отдельных курсов. Так, нецелесообразно разделять курс микротехники, который ведёт И.П. Кочемарова на III к., и курс цитологической микротехники, который сейчас ведёт Л.Н. Кострикова на большом практикуме. Должен быть единый курс микротехники, для студентов III курса, но число часов необходимо увеличить. Знакомство с методикой изготовления и анатомических, и цитологических препаратов поможет в выборе и облегчит работу над курсовыми заданиями. Вряд ли целесообразно проведение курса биометрии в применении только к растительным объектам. Сейчас биометрия – раздел курса микротехники. Методы измерений и подсчётов студентам можно показать при прохождении определённых тем по анатомии и цитологии растений, а общий курс биометрии для студентов всех кафедр читает Плохинский.

На 5 курс надо оставить лишь теоретические или обобщающие курсы. Исходя из этого, географию растений с основами геоботаники можно перенести с 4 курса на 5, а спец. методы исследований (имеется в виду электронная микроскопия) желательно перенести с 5 курса на 4, чтобы эти методы студенты могли бы применить при выполнении дипломных работ. Для студентов, которые интересуются систематикой, необходим курс латинского языка.

5. Темы курсовых и дипломных работ должны отражать научную тематику кафедры; руководители этих работ должны обратить внимание на литературное оформление работы.

6. Для нормальной работы кафедры необходимо улучшить оснащение более новыми оптическими приборами.

ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ¹⁰

Л.И. Лотова

Lotova L.I. FUNCTIONAL PLANT ANATOMY [fragments of 2 lectures]

Лекция 1. Меристемы. Постоянные ткани

Каждая клетка в своём развитии проходит *3 стадии* – эмбриональную, в течение которой она может делиться, стадию *роста* или растяжения, когда она сильно увеличивается в размерах, и стадию *дифференциации*, в ходе которой она приобретает какие-то свойства, отличающие её от других клеток и исходной [клетки]. Процесс дифференциации связан и с изменением *химического* состава клетки, и с изменением её *внутреннего строения*, т.к. в одних из них образуется большое число одних органоидов, в других количественный состав органоидов может быть иным. Т.к. все функции живого организма осуществляются *в клетке*, а точнее, в её органоидах, то естественно, что клетки, различающиеся по количественному составу органоидов, должны различаться *функционально*. Вот такое приобретение каждой дифференцирующейся клеткой определённых функциональных особенностей называют *специализацией*. Дифференциация и специализация представляют собой важнейшие элементы т. наз. *морфогенеза* – приобретения растением или отдельной тканью, клеткой определённого строения, что и позволяет отличать одно растение от другого.

Но процесс дифференциации имеет одну *отрицательную черту*. Дифференцированная, специализированная в выполнении какой-либо функции клетка *теряет способность к делению*. Отсюда и возникло выражение, что делящаяся клетка не работает, а работающая – не делится.

Естественно, что растение могло бы расти, увеличивать свои размеры не только за счёт растяжения клеток, которое безграничным не может быть, очень важно, чтобы всегда у него были клетки, находящиеся в *эмбриональном состоянии*. Эти клетки в своей совокупности составляют *меристемы*, локализованные на противоположных полюсах растения: на верхушке побега и на кончике корня. Эти меристемы, образуя вследствие [клеточных] делений новые клетки, отодвигаются от более старых частей растений, всё время занимая *терминальное положение*. За счёт этих *новообразований клеток* и их растяжения и *осуществляется рост растения*. *Особенностью растений*, отличающей их от животных, является то, что *новые части* побега или корня у них нарастают на старые, представляя как бы их продолжение. Т.о., растение состоит из повторяющихся структурных единиц – *метамеров*. У животных такого нарастания не происходит.

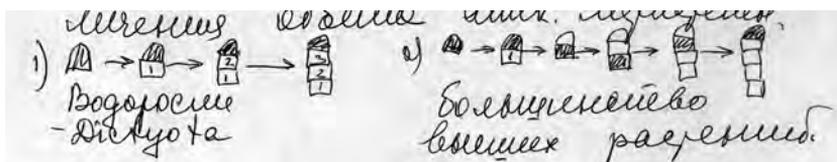
¹⁰ Лекции, подготовленные для курса «Функциональная анатомия» в 1991 г.

Т.о., именно с наличием меристематических зон – зон роста – и связаны особенности развития растений.

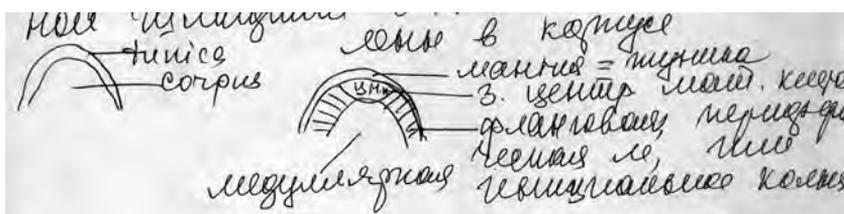
Эти меристемы называют *апикальными* (от *арех* – *верхушка*). Клетки апикальных меристем – эумеристем – тонкостенные, с крупным ядром, гладким ЭПР, пропластидами, митохондриями, аппаратом Гольджи, мелкими вакуолями. Неверно говорить, что апикальные меристемы – неизменяющаяся часть растения. Они подвержены возрастным изменениям, но особенность их в том, что в любое время растение имеет клетки, способные к делению. Деление [их] неравное, или дифференцированное, т.к. лишь одна из дочерних клеток сохраняет способность к делению. Но в меристеме происходит перераспределение делящихся клеток, происходит как бы автоматическая регуляция её деятельности.

Все ли клетки, составляющие меристемы, одинаковы? – Нет, есть клетки, активно делящиеся, и клетки, в которых деления происходят очень редко.

В конусе нарастания можно выделить, например, т. наз. *инициальные* клетки, которые обычно занимают самое терминальное положение, и клетки, составляющие т. наз. *общую меристему*. В связи с этим есть 2 возможности увеличения объёма апикальной меристемы.



В конусе нарастания высших растений клетки различаются не только митотической активностью, но и размерами, содержанием ДНК, РНК, способностью воспринимать красители при гистохимических исследованиях. Это дало возможность составить *схему строения конуса нарастания*. Впервые она [была] составлена Фостером (1951) для *Ginkgo*, затем выяснилось, что и у других растений конус нарастания примерно такой же, разными могут быть очертания зон. Зональная концепция строения конуса нарастания служит дополнением широко распространённой теории туники и корпуса, разработанной Шмидтом в 1924 г. Зоны выделены в корпусе¹¹.

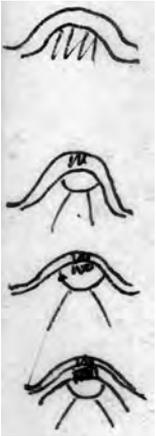


¹¹ Ганштейн: инициальные клетки туники и корпуса в двух слоях у 60% двудольных.

Наружный слой мантии у покрытосеменных делится только антиклинально (перпендикулярно поверхности), даёт впоследствии *эпидерму*. *Инициальное кольцо* – наиболее мелкие тонкостенные клетки с крупным ядром, мелкими органеллами, даёт *листовые зачатки*. Медуллярная [зона] образует *осевую часть* побега (сердцевину).

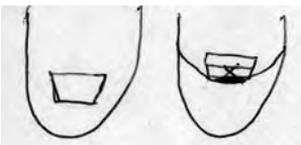
Весь период жизни растения делят на несколько *фаз*: прорастание, вегетативную фазу, префлоральную, цветение, плодоношение.

В *I фазе* зоны не выражены, есть лишь мантия и зона центральных материнских клеток. В *вегетативной* фазе зоны выражены лучше всего, особенно большую роль играет инициальное кольцо, участвующее



в органообразовательных процессах. Оно проходит *фазу заложения листового бугорка*, затем *фазу восстановления толщины* и *фазу относительного покоя*. Затем снова его клетки делятся. Период времени между заложением 2 последовательных листовых зачатков называют *пластохроном*. В этот период в инициальном кольце очень много ДНК и РНК. Центральные материнские клетки не делятся. Это наиболее крупные, часто вакуолизированные клетки с неравномерно утолщёнными оболочками, похожие на уголковую колленхиму. Эту зону называют *меристемой ожидания*. ДНК в ней мало. В префлоральной фазе постепенно увеличивается содержание в ней ДНК, т.к. клетки приступают к делению, в это же время постепенно затухает дея-

тельность инициального кольца, новых листьев практически не образуется. Центральная часть конуса нарастания, главным образом клетки меристемы ожидания, участвует в заложении зачатков цветков или соцветий. К концу их формирования зональность исчезает. Т.о., конус нарастания не представляет собой *структуру постоянную*, ему свойственны *возрастные изменения*, а также *сезонные*, т.к. осенью и зимой очень сокращены по высоте фланговая и медуллярная зоны.



Такое же гетерогенное строение имеет и корневая меристема. У лилейных, голосеменных она не разделена на зоны, у двудольных и однодольных – 3 зоны, расположенные по вертикали. Нижняя участвует в образовании корневого чехлика.

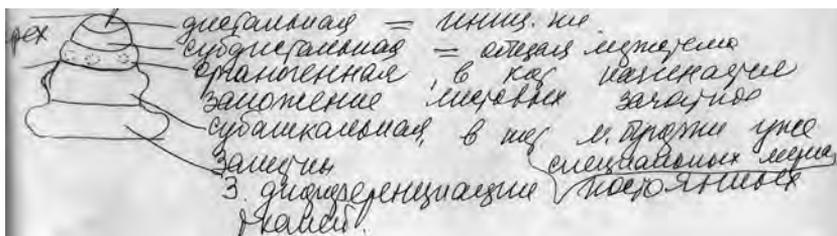
В корнях тоже есть группа клеток, соответствующая меристеме ожидания, но её называют *покоящимся центром*. Исследования показали, что *соотношение между числом клеток в покоящемся центре и в остальной части меристемы* может меняться в зависимости от условий роста и периода онтогенеза. Увеличение его числа может происходить не только за счёт собственных, хотя и редких делений, но и за счёт возвращения в него клеток, которые уже должны начать деления. Это наблюдается в *первые дни развития проростка*. Т.е. резкой границы между покоящимся центром и окружающей его тканью нет. Почему

ослаблено здесь деление, сказать трудно. Некоторые объясняют это *пересыщением фитогормонами*, но это не доказано. При *торможении* делений клеток меристемы клетки покоящегося центра начинают делиться наиболее *активно*. Активизируются они и при *повреждениях корня*, при удалении корневого чехлика. В этом случае корневой чехлик образуется за счёт покоящегося центра. Т.о., *покоящийся центр ответствен за процессы регенерации*, восстановления целостности корня. Т.к. это – наименее дифференцированные клетки меристемы, то они слабее реагируют на действие радиоактивного излучения, низких температур. Т.е. он *повышает устойчивость к повреждениям*.

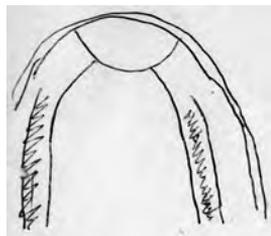
Клетки, уже вышедшие за пределы конуса нарастания, переходят в *стадию растяжения*, в течение которой они увеличиваются в 5–20 раз. В клетке происходят значительные структурные изменения, связанные с образованием крупной центральной вакуоли и разжижением содержимого. Уменьшается число органелл в объёме клетки, снижается концентрация белков и РНК. Затем *происходит усиление синтеза белков и РНК*, при этом изменяется *состав белков*, они идут на построение новых органоидов. *Скорость растяжения* и конечная *длина*, которую достигают клетки, по-видимому, регулируются разными по природе *механизмами*, но этот вопрос требует разработки.

Начинающаяся затем *дифференциация* может *некоторое время сочетаться с ростом клетки*, если оболочки не лигнифицируются очень рано.

Обычно верхушку побега делят на несколько расположенных по вертикали зон.



Часто говорят, что меристемы, уже за пределами апекса, приобретают характер полумеристем (термин введён Linsbauer), их клетки не только увеличиваются в размерах, но и приобретают разную форму, что позволило Юлиусу Саксу выделить в этих зонах 3 меристемы: протодерму, основную меристему и прокамбий. Прокамбий, как меристема, дающая проводящие ткани, возникает как производное фланговой меристемы или медуллярной, как у плаунов. Поэтому по происхождению она близка к основной меристеме, и лишь форма клеток и их производных позволяет отнести её к особому типу специальных меристем. Эта классификация, несмотря на свою простоту и несовершенство, всё же пользуется признанием, и ею руководствуются...



[рукопись обрывается].

Лекция 2. 13/IX/1991

В прошлый раз: меристемы и основные факторы дифференциации клеток: полярность, гормональный фактор, коррелятивные связи между старыми и молодыми частями растений.

Обычно говорят о *тотипотентности* клеток. С равным основанием этот термин можно распространить и на меристемы, и на постоянные ткани, т.к. все они имеют одинаковое происхождение, одинаковую генетическую основу, но при дифференциации реализуются не все гены, некоторые остаются в латентном или не очень активном состоянии. Одинаковая генетическая природа определяет одну очень *важную особенность* большинства тканей – их *мультифункциональность*, возможность выполнять несколько функций. Причём в одних случаях это связано с *морфологической неоднородностью* клеток (ксилема, флоэма, эпидерма = сложные ткани), в других – с *однородностью* их строения (колленхима – механическая, ассимиляционная функции; склеренхима, система паренхимных тканей).

Несмотря на исходную мультифункциональность, всё же одна ткань выполнять с одинаковой активностью абсолютно все функции не может. Поэтому необходима *координация, согласованность их действия* (интегрированность). Это общий закон природы. Каждая ткань выполняет *одну главную функцию*, но в её осуществлении задействованы многие клетки. Например, проводящие ткани – проводящие элементы тесно связаны с окружающими их паренхимными клетками.

Всё это определяет создание *функционально единых тканевых комплексов*: мезофилл + устьица + проводящие пучки; ксилема + флоэма – растворы.

Важнейшим *ароморфозом* в жизни растительного мира был *выход растений на сушу*, определивший появление высших растений.

Они попали в совершенно новые для них условия обитания и по температурному режиму, по инсоляции, аэрации, водообеспечения и т.д. Чтобы выжить, они должны были *интенсифицировать обмен веществ*, а интенсификация одного из его звеньев должна была активизировать и другие. Вот эта необходимость активизации жизненных процессов и была основной причиной создания *структурно-функциональных комплексов* и *морфологических и анатомических структур*. К морфологическим можно отнести комплекс стебля и листьев, то, что мы называем *побегом*; к анатомическим – *комплексы тканей*, например, образование проводящих пучков. *Активизация фотосинтеза* в связи с увеличением светового довольствия сопровождалась не только появлением специального органа – листа, она не могла бы происходить и без образования *особой системы поглощения воды и передачи её к ассимилирующим клеткам*. Ризоиды.

И если ставить вопрос: какое же наиболее важное приобретение сделали растения, вышедшие на сушу, я бы сказала, что это – создание системы,

обеспечивающей поступление воды, минеральных веществ, их расходование, т.е. совокупность процессов, определяющих *водно-солевой режим*. А в связи с этим и появление поистине уникального органа, которым является *корень*. Его развитие представляет собой вершину морфологической эволюции вегетативного тела растений на современном этапе...

[рукопись обрывается]

Лекция 1. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ И ЕЁ ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ЭВОЛЮЦИОННОЙ ТЕОРИИ¹²

Л.И. Лотова

Lotova L.I. Lecture #1. FUNCTIONAL PLANT ANATOMY AND ITS IMPORTANCE FOR ELABORATION OF THE THEORY OF EVOLUTION

Любой курс, читаемый в вузах, принято начинать с краткого исторического обзора – с появления этой науки и до нынешнего времени. Я не берусь так широко освещать историю физиологии, но считаю необходимым остановиться на становлении физиологии растений в нашем университете, который всего 1,5 года назад отметил 250-летие.

В созданном в 1755 г. Московском университете ни ботаники, ни зоологии как специальных биологических дисциплин не было. В университете были 3 факультета: философский, юридический и медицинский. В 1804 г. был организован физико-механический факультет, одной из кафедр которого была кафедра натуральной истории, давшая начало кафедрам ботаники и зоологии. Позднее, в 1863 г., кафедру ботаники разделили на две: кафедру морфологии и систематики растений и кафедру анатомии и физиологии растений, руководителем которой стал *Сергей Александрович Рачинский*, недолго работавший в качестве руководителя. Его сменил на этом посту *Иван Дорофеевич Чистяков*, который не был физиологом, его интересовали вопросы строения растений, их развития. Основным открытием И.Д. Чистякова было описание деления ядра в клетках спорогенной ткани хвощей и плаунов, т.е. он был первооткрывателем кариокинеза, описал все последовательные картины изменения клетки в процессе деления, но не успел дать названия фазам деления ядра, что сделано позднее Страсбургером. При И.Д. Чистякове работал на кафедре *К.А. Тимирязев*, сначала в должности профессора, а в 1877–1911 гг. – заведующего. Ему принадлежат глобальные обобщения о космической роли растений. Он определил роль зелёного растения как посредника в преобразовании энергии между Солнцем и проявлениями жизни на Земле. К.А. Тимирязев был не только блестящим экспериментатором, но и популяризатором науки, о чём можно судить хотя бы по его книгам «Жизнь растения» и «Солнце, жизнь и хлорофилл». Грубое нарушение университетской автономии по вине реакционного министра просвещения Л.А. Кассо заставило в 1911 г. покинуть университет более 100 профессоров, в том числе и К.А. Тимирязева.

Его продолжателем в изучении фотосинтеза стал *Ф.Н. Крашенинников*, которому принадлежит также учебник «Лекции по анатомии растений» (1936), по которому мы занимались. При нём было усилено внимание не только к экс-

¹² Вариант лекции, прочитанной в 2006 г.

периментальным исследованиям, но и к организации практических занятий по анатомии и физиологии растений. Ф.Н. Крашенинников заведовал кафедрой до 1929 г., а после него этот пост занял Андрей Александрович Рихтер. Артистическая форма подачи материала, глубоко продуманный, систематизированный курс лекций по физиологии растений привлекали к нему молодёжь и известных в то время учёных.

В 1932 г. он был избран действительным членом АН СССР, стал директором Лаборатории биохимии и физиологии АН, которая находилась в Ленинграде, куда он вскоре переехал, оставив в Москве плеяду своих учеников, и в период с 1932 по 1948 г. кафедрой заведовал Дмитрий Анатольевич Сабинин, занимавшийся разными проблемами физиологии: фотосинтезом, минеральным питанием, ролью в этом процессе корневой системы, – большое внимание уделявший организации растений и клетки, проблемам роста и развития. Именно при нём в 1939 г. на кафедре была организована лаборатория анатомии растений, возглавляемая профессором Алексеем Николаевичем Строгановым, его помощником был Д.А. Транковский. В 1940 г. эта лаборатория, уже после смерти Строганова, была передана на кафедру высших растений, а кафедра физиологии и анатомии растений была переименована в кафедру физиологии растений.

Судьба Д.А. Сабинина – принципиального человека, глубокого мыслителя, оказалась трагичной. Он не принял постулатов Т.Д. Лысенко о стадийности развития растений, открыто выступил со своими взглядами о роли генотипа в жизни растений. После этого выступления он был уволен из университета за «антинаучные» взгляды, некоторое время занимался переводами книг и некоторыми научными вопросами, хотя материальной базы для их решения не было. В 1951 г. он свёл счёты с жизнью.

После него заведующим кафедрой были Борис Анисимович Рубин, Михаил Викторович Гусев, Андрей Иванович Курсанов, Адольф Трофимович Мокроносос, нынешний заведующий – И.П. Ермаков. Все они продолжали и продолжают ранее начатые работы, но несмотря на их заслуги, на мой взгляд, *высокоцитимым, научно-честным и любимым остаётся Д.А. Сабинин*. Не случайно на факультете была учреждена почётная премия имени Сабинина, присуждаемая за работы в области физиологии, биохимии, морфологии, анатомии растений.

Подробнее с историей кафедры физиологии растений вы можете познакомиться в книге «Биологический факультет», вышедшей к 75-летию его существования в 2005 г.

Всё, о чём я до сих пор говорила, имело одну цель: показать неразрывную историческую связь науки о функциях растений – физиологии и науки о структуре растений – морфологии в широком смысле слова, включающей в себя сведения не только о внешнем строении, но также и о тканевом и клеточном уровнях организации.

И тот факт, что анатомия на длительное время была отделена от физиологии, я считаю большой ошибкой.

Ещё в XIII в. Роджер Бэкон говорил о двух способах познания: посредством доказательства и посредством опыта. Доказательство, по его мнению, даёт решение вопроса, но не даёт уверенности, пока истинность решения не будет подтверждена опытом.

«В основе биологии, – писал он, – лежат наблюдение и опыт». Иными словами, любую работу следует начинать с тщательного обдумывания всех вариантов и только после того, как придёт уверенность в целесообразности найденного решения, перейти к проведению опыта. Т.о., практическая работа должна быть тесно связана с анатомической.

II. История и задачи функциональной анатомии

Развитие функциональной анатомии обычно связывают с именем *Haberlandt'a* автора известной книги «*Physiologische Pflanzenanatomie*» (1897–1927, ряд изданий), в которой он проанализировал анатомическую структуру растений с точки зрения их функций. Наибольшее внимание он обращал на строение клеток и тканей, меньшее – на строение и топографию тканей. Большое значение имели работы *K. Linsbauer'a*, который занимался меристемами и основал издание книг по анатомии растений, каждый сборник был посвящён одной теме, досконально разобранной.

Важное значение имели работы *Schwendener'a*, заложившего основы учения о механических принципах строения органов. В нашей стране этот раздел анатомии растений разрабатывал уже в середине XX в. *В.Ф. Раздорский*. Положения этого учения легли в основу сравнительно нового направления в биологии – *бионики*. В настоящее время большой интерес представляют анатомо-физиологические исследования чл.-корр. РАН *Ю.В. Гамалея*, занимающегося, главным образом, листом, а также работы А.Е. Васильева, широко известного по циклу работ о секреции.

Конечно, перечисление фамилий не даёт полного представления об истории функциональной анатомии. У них были предшественники, но они не оставили большого следа в науке.

Ф.Н. Крашенинников считал, что знакомство со строением организма, его анатомией, имеет главным образом вспомогательное значение для физиолога. Главный вопрос, стоявший перед ним, – выяснить, почему организм или его орган устроен так или иначе. Если удаётся ответить на этот вопрос, то наука, в данном случае анатомия, из чисто вспомогательных переходит в разряд самостоятельных наук. Тем самым мы переводим в тесное соприкосновение две области биологии – анатомию и физиологию. Их нельзя разграничить, как «нельзя ознакомиться с действием машины, не зная её устройство», – говорил К.А. Тимирязев.

Цель всякого исследования может иметь и фундаментальное, чисто теоретическое, и утилитарное значение, которое следует понимать в самом широком смысле слова. Каждая наука имеет пользу для человечества. Поэтому можно снова вернуться к *Роджеру Бэкону*: «Чем моложе поколение, тем оно просвещённее, и современные мудрецы не знают многого, что когда-нибудь узнает весь мир».

Главный вопрос функциональной анатомии – *взаимоотношение структуры и функции*. Ещё Аристотель ставил вопрос: «Ради чего существует орган?» – и отвечал: «ради выполнения определённой цели».

Сейчас, в отличие от прежних лет, не возникает вопрос: «что первично – структура или функция?» Эти понятия находятся в диалектическом единстве. Структура – это та материальная база, на которой возможно осуществление того или иного физиологического отправления. В этом отношении важно иметь в виду тот уровень структурной организации, который имеет объект исследования: субклеточный, клеточный, тканевой, органнй и организменный – последние определяют функции органов – побега и корня. Но есть и другие морфологические образования, которые непосредственно не связаны с функцией органа. Например, вряд ли какое-то функциональное значение имеет край листа: зубчатый или пильчатый, форма листовой пластинки: округлая, овальная, обратнойцевидная. Это проявление морфологического разнообразия – важнейшая черта живой природы.

Одна из задач современной ботаники состоит не только в изучении структурной эволюции растений, но и в изучении *изменений физиологических отправлений растений в течение их исторического развития* и связанных с *климатическими* условиями. Лишь в сравнительно недавнее время стало развиваться эволюционное направление в физиологии растений, хотя на тесную связь эволюции строения и функций указывали *Ч. Дарвин* в 1875 г., *А.Н. Северцов*, *К.А. Тимирязев*, *Н.Г. Холодный*, *И.И. Шмальгаузен* и др.

Академик Б.А. Кёллер писал в связи с этим: «Одна из больших задач биологии заключается в том, чтобы основные реакции, которыми отвечает живое существо на внешние раздражители, проследить через весь мир организмов и выяснить вместе с тем, как эти реакции отражались в выработке форм растительного и животного царства».

Т.к. эволюцию функций нельзя исследовать без изучения анатомо-морфологических преобразований, то к ним применимы общие методы: *сравнительный*, позволяющий изучить структуры и их функции в разных систематических группах современных растений, *онтогенетический*, позволяющий проследить изменения структурно-функционального характера в течение всего жизненного цикла растения. Третий, *палеонтологический*, метод применим только к изучению структуры.

Из всего этого можно сделать вывод об одинаковых закономерностях анатомо-физиологической эволюции.

- I. *Популяционность*. Популяция – совокупность особей одного вида с общим генофондом, занимающая определённую территорию. Все изменения происходят на уровне популяций, заключающих в себе большой запас генетического материала. Т.к. вид – совокупность популяций, то изменения, приводящие к видообразованию, выражаются и в морфологических, и в функциональных признаках (например, усиление фотосинтеза связано со структурой мезофилла; выделение невозможно без появления особых секреторных структур).
- II. *Селективность* состоит в том, что признаки, возникшие внутри популяции, подвергаются естественному отбору.
- III. *Историчность*: новые признаки закрепляются в течение длительного времени.
- IV. *Постепенность*: изменения носят многоступенчатый характер, т.к. исходным материалом служат всегда мелкие изменения.
- V. *Преимственность* – появление новых признаков на базе старых, которые не исчезают сразу, а какое-то время сохраняются наряду со старыми. Например, фототрофность развилась позднее гетеротрофности, но даже в самом совершенном [фотоавтотрофном] организме сохраняются клетки с гетеротрофным питанием (запасяющие ткани).
- VI. *Адаптивность* – соответствие эволюционных преобразований жизненным потребностям биосистем, требованиям внешней среды. Т.е. любая адаптация относительна. В итоге это привело к появлению экологической анатомии (C_3 -фотосинтез – для растений более или менее умеренного климата, C_4 -фотосинтез – для растений аридных зон (кукурузы, сорго и проч.)).
- VII. *Интегрированность*, под которой понимают упорядочение, согласованность, объединение и кооперирование структурно-функциональных элементов в живые системы.
 - 1) в применении к тканям – тканевые комплексы.
 - 2) в применении к функциям – окислительно-восстановительная система, осуществляющая и фотосинтез, и дыхание, выделение, т.е. все звенья обмена веществ. Кооперирование – проводящие ткани и лист, лист и корень.
- VIII. *Мозаичность* – относительный характер целостности организма. Она предполагает наличие в организме и старых, и новых признаков (фото- и гетеротрофность – *Euglena*).
- IX. *Направленность (векторность) изменения* – изменения нарастают в определённом направлении. Выход растений на сушу – усложнения морфолого-анатомического характера. Вторичное возвращение в водную среду – упрощение (потеря корня, редукция проводящих тканей).

Х. *Необратимость изменения* в обозримом пути развития растений, на это ещё в 1893 г. обратил внимание Долло. Согласно сформулированному им закону необратимости эволюции, организмы не возвращаются в исходное состояние. Так, сорт сои из Краснодарского края переносили постепенно в условия Рязанской, Псковской, Ленинградской областей, т.е. продвигали на север. Растения не погибали, а приспособлялись к новым условиям. Возникли устойчивые скороспелые фотопериодически нейтральные сорта, переносящие низкие температуры. Когда затем эти новые сорта стали продвигать на юг (Дагестан, климатические условия которого близки к условиям Краснодарского края), свойства сорта не изменились, в исходное состояние он не вернулся.

Это всё общие принципы морфофизиологической эволюции, а изучение конкретных проявлений этих принципов требует тщательного анализа растений.

Лично я полагаю, что курс функциональной анатомии должен читать физиолог, а я представляю морфологическое направление (в широком смысле) ботаники. В других вузах подобного курса не читают, так что сравнивать не приходится.

В нашем курсе считаю целесообразным остановиться на следующих вопросах.

1. Цитогистологических особенностях растений, т.к. осуществление всех функций в конечном итоге связано с клеточной, субклеточной организацией.

2. Рационализации строения тех или иных частей растения, проявляющейся в топографии тканей и составляющих их элементов.

3. Демонстрации не только морфологического, но и функционально-анатомического единства растительного организма.

4. Освещение аспектов экологической анатомии, в том числе изменений, вызываемых действием техногенных факторов.

5. Обсуждение прикладного значения анатомических исследований, связанных с физиологическим состоянием растений.

Конечно, досконально я не смогу осветить все эти вопросы, я могу только построить канву, заполнять которую должны будете вы в своей дальнейшей работе. К сожалению, присутствуя на заседаниях Государственной аттестационной комиссии, выслушивая многие дипломные работы, я не слышала ни одной работы, в которой приводились бы данные анатомии, хотя поводов для этого было достаточно. Поэтому те сведения, которые я постараюсь передать вам, могли бы обогатить ваши самостоятельные работы.

Тема III. Внутренняя дифференциация тела растения

Жизнь любого растения требует наличия определённых *веществ*, которые, вступая в сложные связи между собой, обеспечивают ряд процессов: питание, дыхание, выделение, накопление веществ запаса, движение, размножение. Но для этого одних химических веществ мало, необходима ещё материальная база, обеспечивающая все эти процессы. В *одноклеточном организме* такую базу составляют внутриклеточные органеллы. Взять хотя бы хламидомонаду: для фотосинтеза необходима структура, обычно называемая хроматофором, или мегапластом. Это не просто тело, белки мембран, составляющие вместе с липидами тилакоиды, соединённые химически с пигментами, образуя т. наз. хромопротеиды, а возникающий вследствие фотосинтеза крахмал откладывается не в любом месте, а вокруг особого белкового тельца – пиреноида. У водоросли есть вакуоли сократительные, ядро, гиалоплазма и др. тельца, совокупная деятельность которых и обеспечивает жизнедеятельность одноклеточного организма.

Особенность *высших растений* – их *многоклеточность*, дающая возможность функциональной дифференциации клеток, что приводит к образованию тканей. И тем не менее, многоклеточность развивается из одной клетки – зиготы, которая проходит *3 стадии в своём развитии*: 1) эмбриональную, в этот периода она может делиться, 2) стадию роста, или растяжения, приводящая к увеличению её размеров, 3) стадию дифференциации, в ходе которой она приобретает какие-то свойства, отличающие её не только от исходной зиготы, но и её производных. Эта стадия характеризуется не только изменением химического состава, но и внутренних структурных элементов-органелл, что составляет основу специализации клеток, составляющих ткани.

Эти 2 процесса – дифференциация и специализация – представляют собой 2 стадии *морфогенеза – прогрессивного*, когда клетки усложняют своё строение, в них увеличивается число тех или иных органелл, необходимых для усиления функциональной способности клетки, или *регрессивного*, сопровождающегося упрощением строения клетки, вплоть до полной потери содержимого, но и такая клетка, представленная только оболочкой, выполняет важнейшие функции – проведение воды и механическую.

Процесс дифференциации, приводящий к прогрессивному морфогенезу, безусловно, очень важен, но у него есть одно отрицательное свойство. Такая клетка теряет способность к делению. Неслучайно существует выражение: «Делящаяся клетка не работает, а клетка, активно функционирующая, – не делится».

Как же можно выйти из этой тупиковой ситуации? Выход в том, чтобы в растении всегда были и дифференцированные клетки, обеспечивающие жизнедеятельность организма, и клетки, находящиеся в эмбриональном состоянии, *единственная функция которых – образование себе подобных, обе-*

спечение роста и увеличение размеров растения. Это очень важно, так как поглощение веществ для питания происходит поверхностью тела растения. Заглатывать пищу, как животные, они не могут.

Совокупность этих клеток, пребывающих в эмбриональном состоянии, называют *меристемой*. Они закладываются очень рано, ещё в развивающемся зародыше – на кончике корня и чуть позднее, в стадии проростка – на верхушке будущего побега. Это т. наз. апикальные меристемы. За счёт их производных происходит удлинение побега и корня, увеличение размеров растения. Они образуют также новые очаги меристемы, из которых развиваются боковые органы – листья, пазушные побеги, боковые корни, что увеличивает общую поверхность растения – ассимилирующую и поглощающую, обеспечивающую растение водой.

Возникает вопрос: *почему же у животных нет меристем?* Это объясняется особенностью строения клеток. Клетки меристемы имеют эластичную оболочку, а их производные – более плотную, которая не может менять свое положение. У животных клетки имеют только плазматическую мембрану, способную к изменению своих контуров и следовательно, допускающую смещение клеток. Поэтому у животных существует диффузный рост, происходящий за счёт деления клеток составляющих их тканей. У растений диффузный рост, хотя и бывает, но очень слабый, и увеличение размеров растения происходит вследствие нарастания новых частей на ранее образованные. Это особенно хорошо выражено у побегов, имеющих метамерное строение. В корне оно не выражено.

Такой рост, осуществляемый вследствие нарастания одних частей на другие, называют верхушечным, или апикальным.

Как устроена клетка апикальной меристемы (*эвмеристемы*)? Она имеет все органеллы, свойственные клеткам, но они развиты не полностью. Отличие от дифференцированных клеток – отсутствие вакуолей, запасных веществ и межклетников. Однако у некоторых, особенно водных, растений хорошо развиты межклетники, а запасные вещества есть в зародышевой меристеме бобовых. Принципиальное сходство строения меристемных и дифференцированных клеток очень важно, т.к. способствует дедифференциации клеток, т.е. переходу их в состояние, близкое к эмбриональному, что обеспечивает возможность вегетативного размножения.

Все ли клетки меристемы одинаковы? У эвмеристемы клетки более или менее изодиаметрические, а камбий и прокамбий – прозенхимные.

Да и в пределах эвмеристемы клетки могут различаться размерами, степенью вакуолизации, активностью деления. Эти клетки находятся на самой верхушке апекса. Их называют *инициальными* клетками, нередко используют термин «*промеристема*».

В любом растении объём меристемы должен увеличиваться. Это происходит 2 способами: только за счёт деления инициальных клеток и за счёт

периодического их деления, а в остальное время делятся их производные. Через некоторое время способность к делению инициальных клеток восстанавливается, и они вновь образуют клетки, претерпевающие деления.

Среди инициальных клеток или клеток, расположенных глубже, нередко находят клетки, делящиеся очень редко, но при неблагоприятных условиях их деление активизируется. В конусе нарастания побега эти клетки начинают делиться при переходе его в префлоральную и флоральную стадию. До этого времени клетки относят к *меристеме ожидания*. Она обычно хорошо выражена у растений с симподиальным нарастанием побега. В корне подобные клетки составляют *покоящийся центр*. Он наиболее устойчив к неблагоприятным условиям среды и способствует регенерации меристемы, подвергшейся вредным воздействиям.

Один из вопросов, который давно интересует цитологов, – каковы *причины* перехода клеток к делению в нормальных условиях? В 1908 г. *Гертвиг* высказал предположение, что причиной перехода клетки к делению является изменение цитоядерного отношения, точнее, ядерно-плазменного. По его мнению, деление наступает тогда, когда увеличение количества цитоплазмы начинает значительно опережать рост ядра. А после деления восстанавливается нормальное отношение, что было показано на опытах с амёбой.

Принято считать, что делятся только самые мелкие клетки меристемы корня, но наблюдения *Вагнера (1937)*, изучавшего распределение митозов в кончике корня, установили, что деления наблюдаются и в клетках, уже приступивших к росту. Кроме того, митозы распределены волнообразно. Этих наблюдений, конечно, недостаточно, чтобы точно ответить на вопрос о причинах перехода клетки к делению. Конечно, это связано с репродукцией ДНК, но почему именно в определённый момент она начинается, пока ответа нет. Этими вопросами занимается выпускник вашей кафедры Виктор Борисович Иванов.

Особенностью меристем являются т. наз. *неравные деления* (их называют также неэквивалентными, дифференцирующими). Чем это объясняется? Из одной разделившейся клетки образуются 2 сестринские, внешне похожие клетки, но судьба их различна. Лишь одна из них остаётся истинной клеткой меристемы, а другая, претерпев 1–2, иногда больше делений, приступает к дифференциации. Совсем необязательно, чтобы сестринские клетки и по размерам были одинаковы.

Неравное деление объясняет непрерывность существования меристем в растении, т.к. в любое время в определённой зоне имеются способные к делению клетки, хотя продолжительность жизни каждой из них ограничена. Т.е. в этих зонах происходит постоянное взаимозамещение клеток и самовосстановление меристемы.

Функциональная и структурная неоднородность меристем позволяет использовать для их классификации разные признаки.

I. *Морфологическая* классификация основана на ориентации перегородок в делящейся клетке.

колончатая,	пластинчатая,	объёмная (массивная),
шнурковая (стержневая)	эпидерма	спорогенная ткань

II. *Топографическая* – апикальные, латеральные
наиболее
недифференцированные

III. *Генетическая* – I и II меристемы. Есть ещё термин «промеристема», но не дано его точное определение: либо это вся апикальная меристема, либо только самые наружные (проксимальные) клетки.

Генетическая классификация наименее разработана, т.к. нет точного понятия, что такое II меристема (из I меристемы, из дифференцированных тканей; выделяют даже III меристему, образующуюся из II, например, при образовании корки).

В качестве примера: апикальная меристема – I, а прокамбий, следовательно, – II, т.к. он образуется из I апикальной меристемы. Камбий считают II меристемой, но он образуется из прокамбия, т.е. из меристемы, которую можно отнести к II.

Учитывая, что точного определения I и II меристем нет, К. Эзау предлагает применять эти понятия только к последовательности появления их в ходе развития растения. Прокамбий появляется раньше камбия, феллоген – позднее камбия. Тогда оказывается 3 категории меристем. Однако в отдельных случаях камбий появляется ещё в осевой части почки, например, конского каштана, и функционирует одновременно с ним.

Всё это требует разработки новых классификаций меристем, учитывающих не их первичность и вторичность, а другие признаки: прежде всего взаимоотношения между ними и постоянными тканями.

В связи с этим предлагаю выделять группу общих (недетерминированных) меристем, группу их производных – полумеристем и производных дифференцированных тканей.

Второй принцип – функциональные и топографические особенности меристем...

[на этом рукопись обрывается]

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КЛЕТОК¹³

Л.И. Лотова

Lotova L.I. CELL DIFFERENTIATION

До сих пор мы рассматривали общие принципы строения клетки и её органоидов. Но в растении, да и в животном, много типов клеток, различающихся и по внешнему виду и внутреннему строению и по выполняемым функциям. Только благодаря такому разнообразию и возможна жизнь любого многоклеточного организма. Однако все клетки возникают при делении других клеток. В многоклеточном растении практически все клетки являются производными оплодотворённой яйцеклетки. Следовательно, они имеют одинаковые генетические качества, как говорят, они тотипотентны. Несмотря на это, судьба каждой клетки различна. Одни из них долго сохраняют способность к делению, находятся в эмбриональном состоянии, у других – эмбриональный период очень короток, эти клетки претерпевают дифференциацию, заключающуюся в изменении их внешних и внутренних свойств, приводящем к активизации определённых функций.

Такие специализированные клетки могут иметь разную продолжительность жизни, в течение которой они претерпевают ряд возрастных изменений, в итоге приводящих к смерти клетки. Неслучайно поэтому Биццоццо выделял в теле животных три типа клеток – лабильные, стабильные и многолетние. К мобильным он относит эритроциты, погибающие после 8-кратных делений; к стабильным можно отнести клетки мышечной, костной ткани и клетки, составляющие почти все органы. Они со временем обновляются, но продолжительность их жизни велика. Примером многолетних клеток он считает нервные клетки, не испытывающие делений и не обновляющиеся поэтому. Для растений такую классификацию обычно не применяют, но и у них можно выделить достаточно мобильные структуры (волоски), активно делящиеся клетки (эумеристемы) и клетки, более или менее стабильные, сохраняющие способность к делению (паренхима), и многолетние, которые утратили эту способность (механические ткани).

Это очень поверхностное сходство, и применительно к растениям обычно классифицируют клетки как элементы образовательных тканей, составляющие меристемы и находящиеся в эмбриональном состоянии, и клетки как элементы постоянных тканей, живущие короткий срок (корневые волоски), более продолжительный (эпидермис) или очень большой период времени.

Но все клетки постоянных тканей обязательно проходят эмбриональную стадию, т.к. возникают из клеток меристем.

¹³ Сохранившийся фрагмент лекции по курсу «Цитология растений» 1978 г.

Меристемы считают слабо дифференцированными тканями, состоящими из клеток, в которых ультраструктурные особенности более или менее одинаковы и органоиды имеют одинаковое развитие. Однако считать все клетки меристем структурно одинаковыми нельзя, т.к. и они изменяются в зависимости от положения в теле растения и от того, что они производят. Потому наиболее недифференцированными меристемами, пожалуй, можно считать апикальные: клетки их тонкостенны, с крупным ядром, слабо развитым ЭР, пропластидами, митохондриями, в них хорошо развит аппарат Гольджи, очень немного мелких вакуолей. Однако клетки камбия – более специализированы. Это относится и к длине, к особенностям деления в связи с длительным периодом развития межклеточной пластинки, в них хорошо развита вакуолярная система, более толстые радиальные стенки.

Два морфологических типа меристем определяют и два типа образуемых ими тканей: систему паренхимных и лишь некоторых прозенхимных (склеренхима) тканей и систему наиболее сильно специализированных в растении проводящих тканей – производных васкулярных меристем.

Отличительный признак меристем любого диплоидного растения – наличие в их клетках ядра с диплоидным набором хромосом. Следовательно, и дочерние клетки получают всегда одинаковое количество генетического материала, обладают одной и той же наследственностью. Чем же объясняется в этом случае разная судьба клеток?

- 1) Она объясняется тем, что не все гены одинаковых наборов хромосом проявляют одновременно свою активность. Некоторые из них находятся в состоянии репрессии. В результате оказывается, что клетки способны реагировать лишь на определённые стимулы, и каждая из них следует специфическим путём развития. В большой степени это определяется синтезом специфических ферментов. Поэтому способность клетки реагировать на определённые воздействия изменением химизма проявляется раньше, чем она обнаруживает признаки изменений морфологической и ультраструктурной организации. Неслучайно поэтому критериями дифференциации, приводящей, с одной стороны, к появлению различий между клетками, а с другой – к изменению самой клетки в течение её жизни, Гробштейн считает изменения химического состава.
- 2) Изменением поведения клеток, выражающееся в активизации тех или иных функций, чаще всего какой-либо одной.
- и 3) Изменением морфологии на микроскопическом и субмикроскопическом уровнях.

Дифференциация начинается после прекращения деления. Считают, что она связана с блокированием синтеза ДНК, следовательно, – с ликвидацией способности хромосом к редупликации. Отсюда и возникло представление о том, что делящаяся клетка не работает, а работающая – не делится.

Клеточная дифференциация – это реализация генетической информации в онтогенезе организма, осуществляемая на уровне ядерно-цитоплазменных отношений.

Дифференцировка структуры, прежде всего, затрагивает матрикс цитоплазмы и органоиды. Т.о., ядро играет определяющую роль в наследственности, обеспечивая сохранение основных признаков растения, а цитоплазма осуществляет главную роль в дифференцировке, обеспечивая проявление специфических свойств клетки. Однако считать, что ядро совсем не участвует в этом процессе, вряд ли правомерно. Пloidность – тоже проявление дифференцировки. Это, прежде всего, связано с увеличением размеров клетки. Известно, например, что у бобовых при наличии в корнях автотетраплоидных клеток активизируется появление на корнях клубеньков.

У *Kalanchoë blossfeldiana* меристематические клетки диплоидны, а развивающиеся из них клетки мезофилла октоплоидны, если растения развивались при длинном дне, и $32n$ -плоидны – если при коротком.

Эпидермальные волоски у *Bryonia* состоят из $16n$ клеток, а их основания – из клеток с $128n$ или $256n$, причём в соответствии с плоидностью изменяются и размеры клеток.

Но и ядра обычных диплоидных клеток, видимо, со временем несколько изменяются, оказывая влияние на цитоплазматические структуры. Это выяснено главным образом на животных клетках – яйцеклетках амфибий. Если в них пересадить ядро, вытянуть прежнее, то дальнейшее развитие зародыша будет определяться тем, из клетки какого возраста взято имплантированное ядро. Если из клетки бластулы, то могут развиваться нормальные зародыши, если же из эмбриона на более поздней стадии развития, – то либо совсем развитие головастика не происходит, либо развиваются аномальные головастики. Эти опыты позволили сделать вывод о том, что ядро соматической клетки тоже в какой-то степени подвергается дифференциации и в разные периоды жизни может выдавать только определённую часть заложенной в нём генетической информации.

Клеточная дифференциация подчиняется определённым закономерностям. Она зависит от:

- 1) происхождения клеток из той или иной меристемы;
- 2) местоположения клетки в теле растения и
- 3) взаимодействия между клетками, проявляющегося в наличии биохимических связей между ними.

Так, опыты показали, что в клеточных суспензиях скорость роста клеточной массы, измеряемая числом клеток на единицу веса культуры, не зависит от числа клеток и не носит закономерного характера. Если же культивируются *in vitro* агрегаты клеток, то скорость тем выше, чем крупнее агрегаты, т.е. чем больше в них клеток. Т.о., наличие соседних клеток как-то влияет на развитие клеток. В данном случае речь идёт об их делении, но в живом организме эти

связи проявляются и в особенностях дифференциации. Поэтому растение хотя и представляет собой свободно организованную систему (Синнот), но каждая её часть коррелятивно связана с остальными. Изолированная клетка, культивируемая *in vitro*, способна при определённых условиях питания дать начало целому растению. На этой тотипотентности клеток и основано практическое применение культуры тканей. Но эти клетки «выбиты» из нормальных условий. В естественном же своём положении клетка целый организм никогда не образует, подвергаясь определённой дифференцировке. Т.о., взаимодействие клеток оказывается лимитирующим фактором. Трудно сказать, в чём состоит это взаимодействие. Наибольшее внимание обращают на гормональные влияния и особенности питания клеток в многоклеточном организме.

Очень важно и положение клетки в организме, которое связано с явлением полярности – одной из форм асимметрии в растении. Полярность, видимо, – не изначальное свойство клетки. Очень молодые яйцеклетки неполярны, но более сформированные имеют уже все признаки полярности. В зародышевом мешке покрытосеменных полярность яйцеклетки выражается в расположении вакуоли и ядра: ядро находится в халазальной, а вакуоль – в микропиллярной части. У синергид наблюдается обратное расположение этих органелл. То, что эти органеллы в данных клетках располагаются по-разному, хотя возникли одинаково – следствие дифференциации.

В культуре изолированных клеток асимметрия и полярность появляются сразу же, как только возникает агрегат клеток. В зрелом организме полярность и асимметрия проявляются в неравном митотическом делении: при образовании корневого волоска клеткой эпиблемы ещё до её деления на две наблюдается скопление цитоплазмы у нижнего конца, и трихобласт обычно образуется ближе к кончику корня, а атрихобласт – ближе к основанию корня. У *Phalaris* наблюдается в нижней части ризодермальной клетки более интенсивное развитие красного пигмента. У *Sporolobus* клетки эпиблемы делятся на равновеликие дочерние клетки, и каких-либо закономерностей в образовании корневых волосков не наблюдается.

Неравные деления происходят и при образовании замыкающих и околоустьичных клеток.

Неравное деление – очень важный фактор дифференциации. Ведь по существу деление клетки меристемы тоже можно считать неравным, т.к. в результате него образуются хотя и одинаковые морфологически клетки, но эти клетки имеют разную судьбу в многоклеточном организме.

Морфологическая дифференциация может быть прогрессивной и сопровождаться увеличением сложности организации клеток, появлением в ней специфических органоидов: лейкопластов в запасяющей ткани, хлоропластов – в мезофилле, ЭР или аппарата Гольджи – в секреторных клетках и т.д.

Но у растений морфологическая дифференциация клеток может идти и по пути регресса и связана с разрушением органоидов и смертью клетки.

Правда, на ранних стадиях развития наблюдается активное функционирование органоидов, впоследствии подвергающихся лизису. Поэтому для таких клеток на определённой стадии развития, когда закончится формирование их морфологических признаков, характерно обильное появление лизосом с гидролитическими ферментами. Однако такие клетки, представленные по существу только оболочкой, успешно выполняют ряд функций – механическую, водопроводящую, защитную (пробка). Наличие функционирующих мёртвых клеток, представляющих собой транспортную или скелетную систему, – особенность только растительных организмов. У животных мёртвые клетки не несут функциональной нагрузки и подлежат удалению из организма.

Процесс дедифференциации – возвращение клетки в эмбриональное состояние – наблюдается при травмах разной этиологии, под влиянием физических факторов внешней среды, при разобщении клеток в культуре тканей. Суть дедифференциации – в снятии генетической детерминации, которая свойственна постоянным тканям.

Любая клетка проходит определённый цикл развития: эмбриональную стадию, стадию дифференциации, которая начинается с роста клетки, стадию активного функционирования, когда клетка максимально специализирована, и наконец, стадию старения и смерти. Это свойственно всем клеткам постоянных тканей, разница лишь в общей продолжительности их жизни. Исключение представляют, пожалуй, лишь меристемы, которые практически не стареют, хотя они и могут претерпевать возрастные изменения в зависимости от того, в какой фазе развития находится растение: в фазе прорастания, вегетативной, префлоральной, фазе цветения и плодоношения. Переход к III и последующим стадиям означает постепенную утрату митотической активности меристем и дифференциацию их в другие ткани. Однако у многих растений меристемы долго остаются способными к клеточным делениям, представляя собой самые молодые ткани растения.

Факторы, вызывающие старение, могут быть эндогенными, экзогенными и генетическими. Многие исследователи считают, что генетическая детерминация распространяется не только на процессы функциональной и морфологической дифференцировки, но и на продолжительность жизни.

К экзогенным факторам относятся внешние условия, в том числе условия питания.

Наибольшее значение имеют, пожалуй, внутренние факторы. Прежде всего, с возрастом изменяется коллоидное состояние клетки, коллоиды теряют воду, электрические заряды и становятся менее дисперсными, цитоплазма становится более вязкой. Накапливаются вещества, уменьшающие проницаемость клетки и её метаболизм. Следствием этого часто является накопление кальция в периферической зоне цитоплазмы растительной клетки (Робертис и др., 1967). В какой-то степени конфликт может быть разрешён связыванием ионов Ca^{2+} щавелевой кислотой, что возвращает клетке способность к росту,

но это – временно. В связи с трудностью выделения в клетках накапливаются липидные капли, пигменты. Пигментация распространяется не только на внутреннее содержимое клетки, но и на оболочку – при образовании ядровой древесины. В клетках снижается активность дыхания и биосинтез. Любая клетка в период нормального функционирования обычно синтезирует какое-то количество стимуляторов роста, часть их поступает в клетку извне. В стареющей клетке, однако, увеличивается содержание ингибиторов роста.

Смерть клетки – катабиоз – наступает вследствие необратимых прекращений явлений жизнедеятельности. При этом наблюдаются изменения и цитоплазмы, и ядра. Клетки гибнут не мгновенно, в них накапливаются ферменты – гидролазы, в том числе протеазы, связанные с деятельностью лизосом, нарушаются процессы дыхания и полностью прекращается избирательная проницаемость мембран. Медленные изменения, предшествующие гибели клетки, носят название «некробиоз». Наиболее долговечным из органоидов оказывается ядро. На ранних стадиях старения ядро характеризуется нормальным содержанием ДНК, что и обуславливает его регуляторную деятельность, но сокращается почти вдвое содержание в нём белков. Позднее начинается распад белков и ДНК, ядро перестаёт окрашиваться. Эти общие явления, происходящие при разрушении ядра, могут сопровождаться разными морфологическими изменениями. Ядро сморщивается, уменьшаясь в объёме, нередко фрагментируется, распадаясь на кусочки. Исчезновение деталей строения происходит двумя путями – хроматолизом, когда разрушаются все оформленные структуры и участки гетерохроматина. Ядро в этом случае представляет собой прозрачный пузырёк. Так разрушаются ядра при формировании ситовидных трубок цветковых растений. Пикноз – наиболее частый путь разрушения, при котором ядерный материал (гетерохроматин) образует массивные скопления под ядерной оболочкой, а иногда – и в центре ядра. В это время гетерохроматин окрашивается очень интенсивно. Затем разрывается оболочка, и глыбки хроматина попадают внутрь клетки, где и подвергаются нуклеолизу. Практически клетка живёт до тех пор, пока в ней сохраняются остатки ядра.

[О МЕРИСТЕМАХ]¹⁴

Л.И. Лотова

Lotova L.I. [ABOUT THE MERISTEMS]

Есть ли принципиальные различия в организации клеток меристем и постоянных тканей? Различия условны. План строения общий. Плазмодесм у лука 6–7 на $\mu\text{м}^2$, у мужской конопли – 10–20.

1. Тонкостенность (только первичные оболочки).
2. Отсутствие запасных веществ (но эндосперм, семядоли).
3. Отсутствие вакуолей (нет центральной вакуоли, мелких – много, алейрон).
4. Крупное ядро, митотически активное.

Эумеристемы (изоdiamетрические) ↔ прозенхимные клетки.

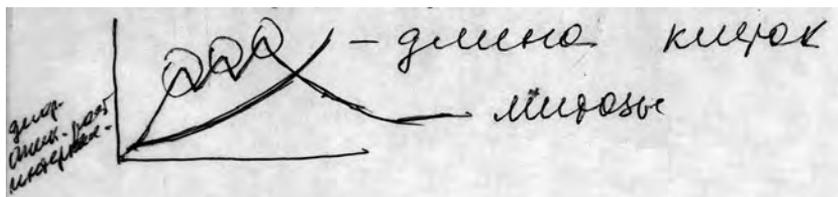
Но возможна дедифференциация – на этом основаны процессы регенерации.

Особенности деления клеток меристем изучены давно: интерес представляет температурный фактор (оптимальна $t^\circ \approx 20\text{--}25^\circ\text{C}$, дающая наибольшее ускорение профазы и интерфазы). Определение митотического индекса: числа делящихся клеток на общее число клеток. При этом можно подсчитать и число клеток в разных фазах деления. Естественно, чем выше митотический индекс, тем быстрее рост (В.Б. Иванов).

Причины перехода клетки к делению: цито-ядерное отношение, точнее ядерно-плазматическое, как полагал Гертвиг, 1908. Деление наступает тогда, когда рост цитоплазмы (и всей клетки) начинает значительно опережать рост ядра. При делении устанавливается относительное равновесие. Опыты с амёбой.



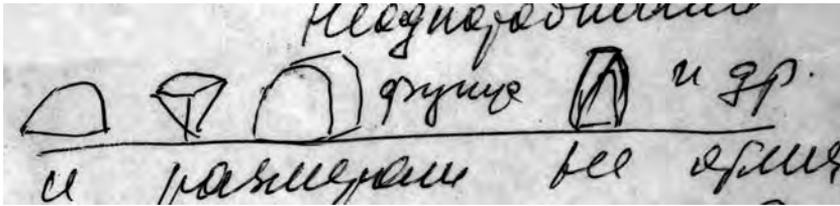
В 1937 г. Вагнер, изучая распределение митозов в кончиках корней, установил, что деления сосредоточены не только в самых мелких клетках, но и в постепенно увеличивающихся от корневого чехлика, т.е. уже приступивших к росту; и второе: митозы распределены более или менее волнообразно.



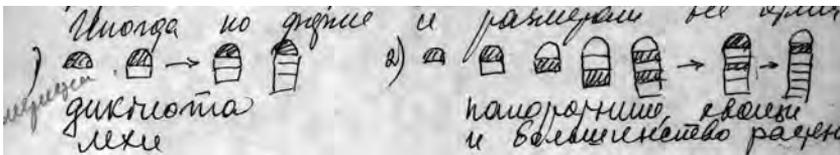
¹⁴ Сохранившийся фрагмент лекции.

Не все клетки меристемы обладают одинаковой митотической активностью: инициальные клетки и их производные.

Форма инициальных клеток.



Иногда по форме и размерам не отличаются.



Инициальный слой в камбии: инициальные клетки + материнские клетки флоэмы и ксилемы. Камбиальная зона 3-слойная.

В апикальной меристеме корней и побегов семенных растений, у которых чётко не выражены собственно апикальные клетки, всё же имеются клетки, делящиеся периодически. В корнях это так наз. покоящийся центр, в побегах – меристема ожидания. И тот, и другая занимают субапикальное положение. В большинстве случаев они ответственны за регенерацию меристемы в случае её повреждений (рентгеновскими лучами, тяжёлыми металлами и т.д.).

Меристемам свойственны неравные, или неэквивалентные, асимметрические, дифференцированные деления: 2 дочерние клетки не совсем одинаковы (одна остаётся истинной клеткой меристемы, другая – переходит к росту и дифференциации, иногда делится 2–3 раза). Не обязательно, чтобы образовались по размерам неравные клетки.

Неравное деление объясняет непрерывность существования меристем в растении, т.к. в любое время, в определённой зоне имеются способные к делению клетки, хотя продолжительность жизни каждой клетки ограничена. Т.е. в этих зонах происходит постоянное взаимозамещение клеток и самовосстановление меристемы.

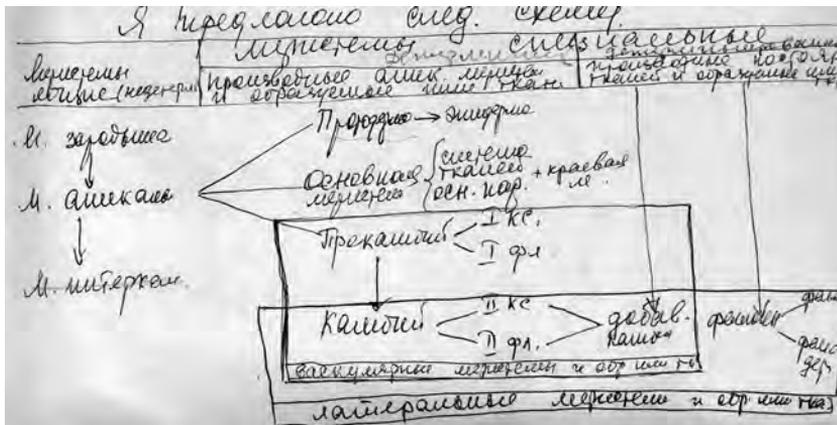
Функциональная и структурная неоднородность меристем позволяет использовать для их классификации разные признаки.

Морфологическая основана на направлении клеточных делений (колончатая, или шнуровая, стержневая; пластинчатая; объёмная или массивная). С ориентацией перегородок (веретён деления) связаны особенности топографии клеток и их очертания.

Топографическая – апикальные (для осевых органов – новые ткани, добавляемые на проксимальном конце, это недетерминированные меристемы), латеральные, краевые.

Генетическая – меристемы первичные (промеристемы) и вторичные. Это – наименее разработанная классификация, т.к. нет единого мнения, возникают ли вторичные меристемы из меристем или из постоянных, т.е. дифференцированных тканей. Камбий – из прокамбия и паренхимы. Отрицая необходимость противопоставления камбия и прокамбия и считая их двумя стадиями развития одной и той же меристемы, К. Эсау предлагает понятия «первичная» и «вторичная» применять только к последовательности их появления. Вторичные меристемы, по её мнению, развиваются по окончании верхушечного роста. Однако это не так. Отмечено, что камбий в стеблях двудольных закладывается очень рано, и вторичное утолщение какое-то время идёт одновременно с первичной дифференциацией проводящих тканей. Имеются сведения о наличии камбия и в осевой части почки конского каштана.

Всё это требует некоторого пересмотра и уточнения классификации меристем, которая должна отражать и их взаимоотношения, и взаимоотношения между ними и постоянными тканями. Я предлагаю следующую схему.

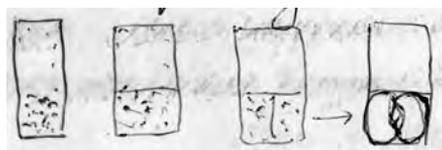


Клетки, уже вышедшие за пределы меристемы, переходят в стадию растяжения, или роста, в течение которой увеличиваются в 5–20 раз. Рост сопровождается активизацией синтеза веществ, из которых состоят компоненты цитоплазмы. Клетка накапливает осмотически активные вещества, поглощая большое количество воды, оттесняющей цитоплазму к периферии. В результате возникают сначала мелкие, а затем – крупная центральная вакуоль. Увеличение количества клеточного сока увеличивает осмотическое, а следовательно, – и тургорное давление. Это приводит к растяжению оболочки. Некоторое время рост сочетается с началом дифференциации. Именно в это

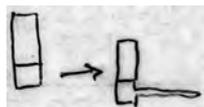
время возникают детерминированные меристемы, т.е. образующие только определённые ткани.

Причины расхождения путей дифференциации, по-видимому, разные. Большое значение имеет полярность, гормональный фактор и влияние окружающих тканей.

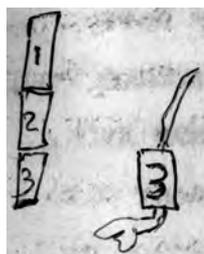
Полярность, обусловленная наличием продольной оси, представляет собой явление, при котором возникают различия в поведении цитоплазмы внутри клетки на морфологически верхнем и нижнем её конце. Следствием этого является, прежде всего, неэквивалентное, или асимметричное деление.



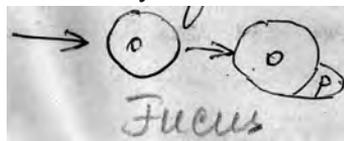
Развитие устьичного аппарата ириса. Иногда внизу накапливаются пигменты, как при развитии корневых волосков у некоторых злаков. Трихобласт образуется только на нижнем конце.



Известны опыты с черенками ивы. То же – с корнями одуванчика.



Иногда полярность, определяющая направление клеточной перестройки, связана с внешними условиями. Так, установлено, что зигота фукуса при одностороннем освещении всегда образует ризоидальную клетку на теневой стороне.



В спорах хвощей первичная стенка возникает под прямым углом к свету.



Но это – только при первом делении. Когда же полярность уже установилась, то её ничто изменить не может. По-видимому, это явление связано с определённой ориентацией молекул, ориентированных вдоль оси.

Гормональный фактор. Гормоны – биологически активные вещества, оказывающие целенаправленное действие на органы и ткани. Они вырабатываются определёнными тканями и действуют в ничтожно малых количествах как регуляторы роста и координаторы онтогенеза. Составляют 2 группы: стимуляторы и ингибиторы роста, их действие прямо противоположно. Но все способны перемещаться к месту действия и влиять на биосинтез белков и ферментов.

Стимуляторы: ауксины – образуются в апикальной меристеме побегов и кончиках колеоптилей злаков. Гетероауксин ИУК (индолил-3-уксусная кислота) действует на рост клеток, высвобождая из молекул целлюлозы H^+ . Это приводит к разрывам в структуре молекулы, её окислению и размягчению, что облегчает растяжение при тургорном давлении. Дифференциация

проводящих тканей. Осенью накапливается внутри коры. Способствует делению камбия.

Гиббереллины – их около 40 у высших растений и до 20 – у грибов. Тоже образуются в интенсивно растущих органах, главным образом побегах, способствуя делению и растяжению. Могут восстанавливать рост карликовых растений. Удлинение междоузлий. Полегание.

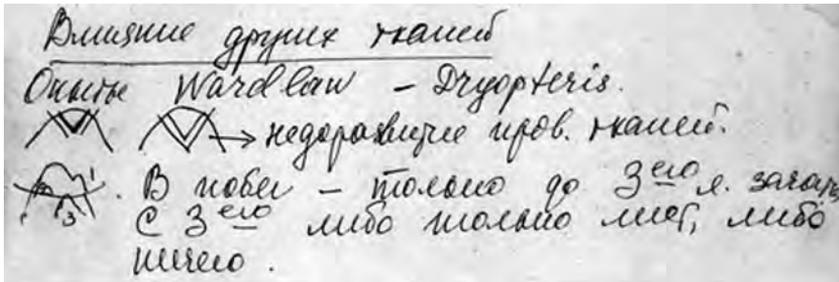
Цитокинины – меристема корней. Снимают апикальное доминирование, упорядочивают деление клеток.

Ингибиторы. *Абсцизовая кислота* – замедляет рост клеток и всего растения. Интересно, что предшественником для образования в апикальной меристеме гиббереллина и абсцизовой кислоты является мевалоновая кислота, но в растении существует система переключения путей её превращения, регулируемая избытком одного из этих гормонов.

Этилен – замедление роста, ускорение старения, созревания плодов.

Хотя гормоны и специфичны по своим действиям, но это выявляется только в лабораторных условиях при постановке опытов. В организме интактном их действие перекрывается. Кроме того, в организме существуют регуляторные механизмы, обуславливающие определённые соотношения между гормонами на разных стадиях развития клетки и всего растения. Координация.

Влияние других тканей. Опыты Wardlaw – *Dryopteris*.



Косвенные доказательства: суспензия клеток. Скорость нарастания массы зависит не от конкретного числа клеток, а от степени их агрегации. Чем она больше, тем чаще делятся клетки.

Биохимическое влияние, но природа его неясна. Это – проявление координации.

ОТЧЁТ О РЕЗУЛЬТАТАХ АНАТОМИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ЗДОРОВЫХ И УГНЕТЁННЫХ ЯБЛОНЬ НА ТЕРРИТОРИИ ПЛОДОВОГО САДА ВДНХ

Л.И. Лотова

Lotova L.I. REPORT ON THE RESULTS OF ANATOMICAL STUDIES OF HEALTHY AND DEPRESSED APPLE TREES FROM THE ORCHARD OF EXHIBITION OF ACHIEVEMENTS OF THE NATIONAL ECONOMY (VYSTAVKA DOSTIZHENIY NARODNOGO KHOZYAYSTVA)

Всестороннее изучение причин плохого состояния плодового сада на территории ВДНХ вызывает необходимость проведения не только физиологических, но и морфолого-анатомических исследований, т.к. особенности структуры растений формируются под влиянием тех или иных условий существования.

В связи с этим нами было проведено изучение анатомического строения корней, ветвей и ствола у относительно здоровых и угнетённых яблонь, которые нельзя называть больными, т.к. явные признаки какого-либо заболевания у них отсутствовали. Эти деревья имели очень редкую крону вследствие отмирания ветвей. Корнеобразование у них происходило слабо. При раскапывании корневой системы 28 июня 1962 года немногочисленные всасывающие ответвления корней можно было видеть лишь на расстоянии 1–1,5 м от ствола дерева.

Помимо тонких ответвлений корней, сохраняющих ещё первичное строение, для исследования были взяты также молодые корни диаметром 0,5–1,5 мм, образованные в текущем году, но уже имеющие вторичное строение, и корни 2–6-летнего возраста до 1,5 см диаметром. Материалом для исследования служили также молодые однолетние побеги, ветки 5–15-летнего возраста и небольшие кусочки ствола, заключающие в себе кору, и 2–3 последние годичные кольца древесины. Материал фиксировали спиртом с добавлением глицерина для размягчения.

Исследование проведено на поперечных и продольных срезах корней и ветвей. Срезы обрабатывались флороглюцином и соляной кислотой, а также раствором йода в йодистом калии.

Анатомическое строение исследовано у 9 яблонь, произрастающих на разных участках плодового сада, немного различающихся между собой по характеру материнской породы, составу почвы и уровню грунтовых вод. С каждого участка исследовались деревья внешне здоровые и угнетённые.

I. *Участок со скважиной 152/58.*

- 1) угнетённая и внешне здоровая яблони сорта «Китайка золотая»;
- 2) угнетённая яблоня сорта «Комсомолка»;
- 3) внешне здоровая яблоня сорта «Большак».

II. *Участок со скважиной 155/58.*

- 1) сильно угнетённая яблоня сорта «Славянка».

III. *Участок со скважиной 157/58.*

- 1) угнетённая яблоня сорта «Розмарин русский»;
- 2) здоровая яблоня сорта «Коричное».

IV. *Участок со скважиной 165/58.*

- 1) угнетённая яблоня сорта «Штрейфлинг»;
- 2) внешне здоровая яблоня сорта «Антоновка».

В тонких ответвлениях корней, сохраняющих ещё первичное строение, у здоровых и угнетённых деревьев заметных отклонений от нормы не наблюдалось, поэтому мы считаем возможным опустить анатомическое описание этих корней.

Нормальное строение корней с вторичным утолщением показано на рисунке 1.

В центре корня находится 3–5-лучевая первичная ксилема (древесина), между лучами которой за счёт деятельности камбия развивается вторичная древесина. В многолетних корнях можно видеть границы годичных колец древесины, которые у яблони довольно хорошо заметны. В радиальном направлении древесина пересечена широкими первичными сердцевинными лучами, каждый из которых начинается от одного из лучей первичной ксилемы. Вторичные сердцевинные лучи узкие и не доходят до центра корня. Вторичная древесина окружена камбиальной зоной, состоящей из нескольких рядов клеток. Наружу камбий образует вторичную кору (луб), состоящий из проводящих элементов, живых паренхимных клеток и толстостенных лубяных волокон, расположенных обычно небольшими группами. На периферии корня развивается перидерма, наружную часть которой составляют клетки пробки, выполняющей в растении роль покровной ткани.

Вторичная древесина состоит из сосудов, толстостенных волокнистых трахеид, сердцевинных лучей и тяжёлой древесинной паренхимы (рис. 2). Элементы древесины вытянуты по оси органа. Сердцевинные лучи состоят из коротких паренхимных клеток и наряду с древесинной паренхимой выполняют запасующую функцию.

Схема строения ветки изображена на рисунке 3. В центре находится сердцевина, окружённая мелкоклеточной перимедулярной зоной. Большую часть многолетней ветки занимает вторичная древесина, в которой можно видеть границы годичных колец. Анатомическое строение древесины ветвей и ствола не отличается от древесины корней, однако стебли имеют более

узкопросветные сосуды и меньше живых паренхимных клеток на единицу объёма, чем корни.

За камбиальной зоной находится вторичная кора с группами лубяных волокон. В молодых побегах над вторичной корой можно видеть первичную кору, окружённую снаружи перидермой. В старых ветвях и стволе элементы первичной коры деформируются под давлением нарастающего изнутри луба, и граница её заметна плохо.

Деятельность камбия в ветвях в течение последних 10 лет проходила с различной активностью, о чём свидетельствуют большие колебания в размерах прироста древесины. Колебания особенно велики у яблонь, находящихся в чрезвычайно угнетённом состоянии. Так, в ветвях яблони сорта «Славянка» (участок со скважиной 155/58) приросты древесины за период с 1953 по 1961 год составили: 0,14 мм (1953 г.), 0,35 мм, 0,12 мм, 0,12 мм, 0,26 мм, 0,26 мм, 3,06 мм (1959 г.), 1,4 мм, 1,02 мм (1961). Как видно из приведённых цифровых данных, в последние годы наблюдалось некоторое повышение камбиальной активности, однако в текущем году к концу июня во многих ветвях и стволе деятельность камбия не возобновилась после зимнего покоя.

У угнетённой яблони сорта «Комсомолка» (участок со скважиной 152/58) в этом году начался нормальный прирост древесины, но очень сильно замедлено одревеснение вновь образованных элементов. В предыдущие годы приросты древесины в ветвях были низкие (с 1,04 мм в 1953 г. до 0,26–0,5 мм в 1955–1960 гг.).

Слабая деятельность камбия наблюдается в текущем году также в корнях у угнетённых деревьев. Во многих корнях к концу июня образовалось лишь несколько мелких сосудов.

В анатомическом строении лубяной части корня и ветвей заметные отклонения от нормы у исследованных деревьев, как правило, отсутствуют. Исключение составляют лишь яблони сорта «Китайка золотая» (участок со скважиной 152/58). У угнетённого дерева этого сорта в корнях очень сильно развит твёрдый луб по сравнению с корнями здорового дерева (рис. 1). В остальных случаях подобной картины не наблюдалось. Возможно, это связано с тем, что приходилось сравнивать деревья различных сортов, хотя и выросшие в одинаковых условиях.

Наиболее существенные изменения затрагивают водопроводящую систему деревьев. У всех яблонь, и у угнетённых, и у относительно здоровых, происходит закупоривание сосудов корней и ветвей. Различие состоит лишь в размерах участков древесины, потерявших способность проводить воду. Сосуды закупориваются дубильными веществами в смеси с фенолами. Закупоривание сосудов как нормальное явление происходит у яблони, начиная с 7–10-летнего возраста, иногда несколько раньше, и связано с процессами ядрообразования. Но раннее закупоривание сосудов, наблюдающееся даже

в очень тонких корнях, живущих 1–2 месяца, безусловно, нельзя считать нормальным явлением (рис. 4 и 5).

На рисунках 6 и 7 показаны схемы строения поперечных срезов корней угнетённых яблонь сортов «Славянка» и «Штрейфлинг». Участки древесины, содержащие закупоренные сосуды, заштрихованы. В большинстве случаев на срезах видны лишь несколько закупоренных сосудов, но в отдельных случаях закупориваются почти все сосуды корня. В многолетних корнях площадь поперечного сечения, занятая закупоренными сосудами, значительно меньше площади с нормально функционирующими сосудами.

Рисунок 8 показывает, что и у внешне здоровой яблони сорта «Антоновка» наблюдается тот же процесс закупоривания сосудов, что и у предыдущих угнетённых форм.

Раннее закупоривание сосудов происходит также в древесине ветвей и ствола, начиная с первого года жизни древесины. Иногда закупориваются все сосуды какого-либо годичного кольца. У большинства яблонь сильно закупорены сосуды в древесине прироста 1955–1954 гг., а древесина предыдущих и последующих лет может иметь лишь небольшие группы закупоренных сосудов.

Закупоривание сосудов сначала не отражается на жизни остальных элементов древесины. В клетках сердцевинных лучей, древесинной паренхиме может сохраняться живое содержимое, накапливается крахмал, но в дальнейшем, когда затрудняется или совсем прекращается поступление воды в эти клетки, их протопласты отмирают, и полости заполняются дубильными веществами, которые встречаются и в полости волокнистых трахеид. Вместе с этим оболочки всех клеток приобретают более тёмную окраску.

Причиной закупоривания сосудов могут быть какие-либо повреждения механического или химического характера. На срезах явно повреждённых корней, вблизи места повреждения, закупоренных сосудов всегда больше, чем в других местах корня.

Раннее закупоривание сосудов не может не приводить к нарушениям водного режима в растениях, даже если эти нарушения носят местный характер и не распространяются на всё дерево. Следствием этих нарушений является общее ослабление растения, которое приводит к возможности проникновения в его ткани посторонних организмов, главным образом грибов, гифы которых были неоднократно отмечены нами у исследованных яблонь.

Так, у яблони сорта «Славянка» членистый мицелий гриба наблюдался в древесине ствола. Гифы развивались не только в полости незакупоренных сосудов, но проникали также через поры в паренхиму сердцевинных лучей, волокнистые трахеиды и клетки древесинной паренхимы (рис. 9).

Немногочисленные гифы отмечены в древесине ствола яблони сорта «Комсомолка», но их значительно меньше, чем у предыдущего сорта, и ми-

целий имеет неклоточное строение. Такой же мицелий был обнаружен в сосудах некоторых корней внешне здоровой яблони сорта «Большак» (рис. 10) (участок со скважиной 152/58). Однако гифы никогда не заполняли всей полости сосуда и число сосудов с мицелием было незначительно.

Этого нельзя сказать относительно угнетённой яблони сорта «Розмарин русский» (участок со скважиной 157/58). В корнях этой яблони грибные гифы разрастаются настолько сильно, что заполняют иногда всю полость сосуда на большом протяжении, образуя плотные переплетения. Гриб поселяется лишь на тех участках древесины, где закупоривания сосудов дубильными веществами почти не происходит (рис. 11).

Если в предыдущих случаях проникновение гриба внутрь растения можно рассматривать как вторичное явление, которое большого влияния на общее состояние дерева не оказывает, то в отношении «Розмарина» с уверенностью говорить об этом нельзя без тщательных исследований со стороны фитопатологов.

Исследования, проведённые нами, позволяют сделать следующие выводы:

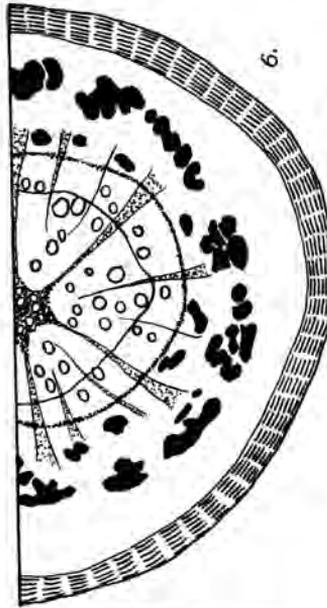
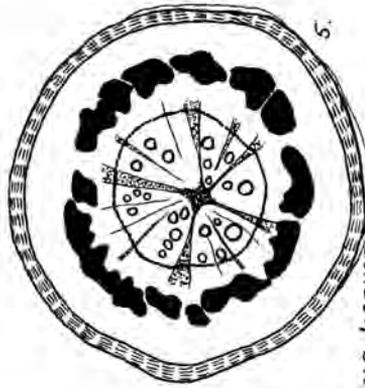
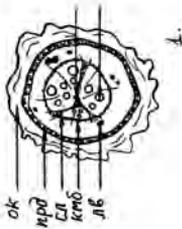
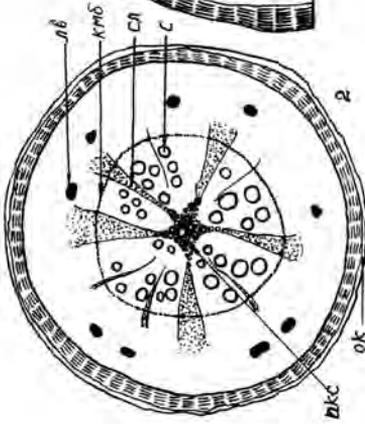
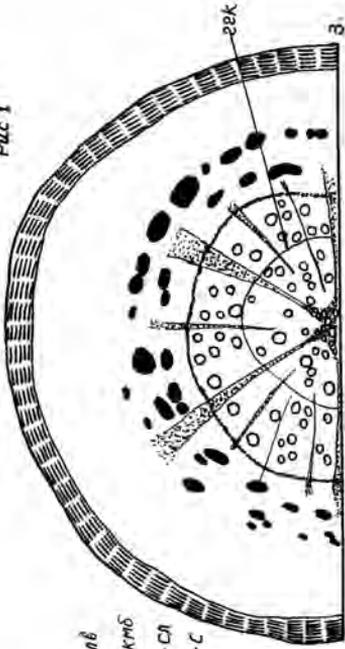
1. И у внешне здоровых, и у сильно угнетённых яблонь происходит закупоривание сосудов древесины корней, ветвей и ствола дубильными веществами. Различия между исследованными формами состоят лишь в степени развития этого процесса.

2. В связи с тем, что у всех исследованных деревьев наблюдается одна и та же анатомическая картина, причина их плохого состояния должна быть общей для всего плодового сада, а не для каждого участка в отдельности.

Высокий уровень грунтовых вод, механические повреждения и, возможно, какие-то химические факторы могут, на наш взгляд, вызывать закупоривание сосудов древесины. Мелкие, но многочисленные нарушения водного режима растения, в свою очередь, вызывают ослабление всего организма, которое в конечном итоге может привести к его гибели.

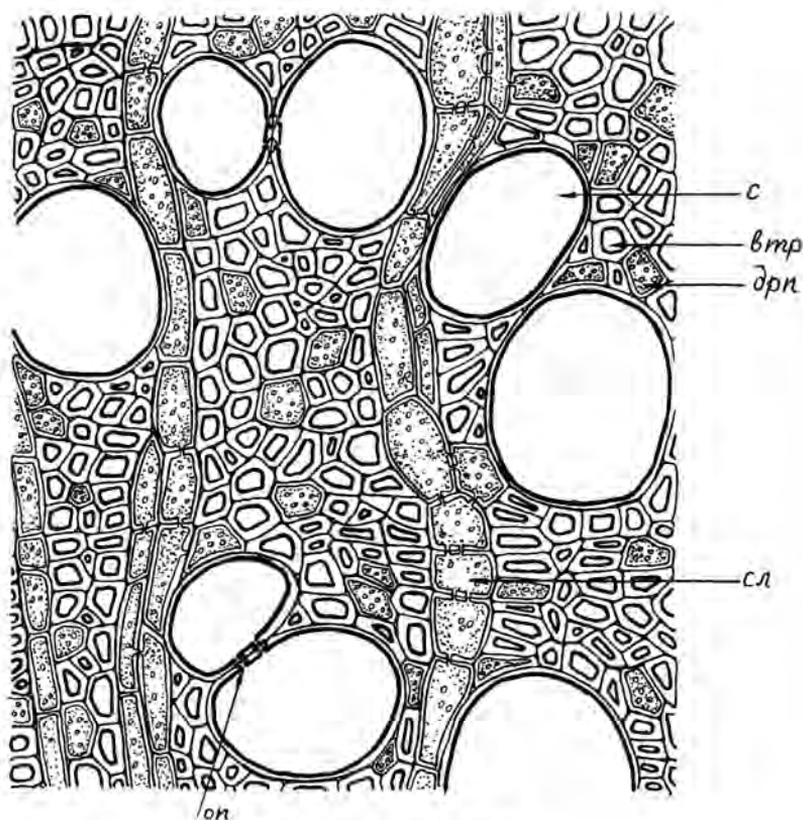
ПРИЛОЖЕНИЕ: 11 рисунков анатомического строения корней, ветвей и ствольной части различных сортов яблонь.

Рис. 1



Схемы строения корней
здоровой /1-3/ и угнетённой /4-6/
яблонь. /увел. 120х/
сорт Китайка золотая
/скажица 162/68/

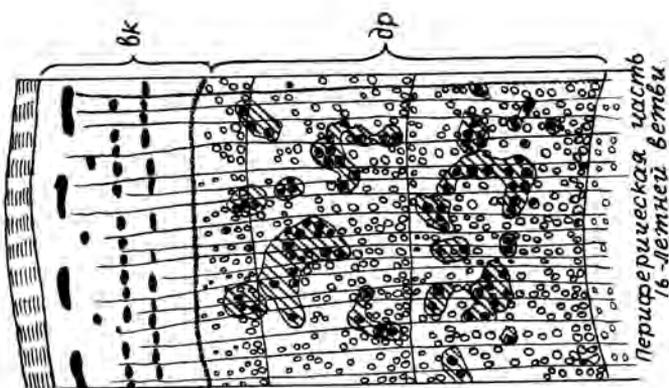
услабке
крд - меридама
ок - отмирающая
сл - скверца, лун
ккб - китрий
лб - лубяные волокна
с - сосуды
ккс - мервичная ксилема
зек - крапича, гонгичина
Кольца, древесина



Нормальное строение
древесины корня
/ поперечный срез, увел. 200х/
сорт *Китайка Золотая*
/скважина 152/55/

Условные обозначения:

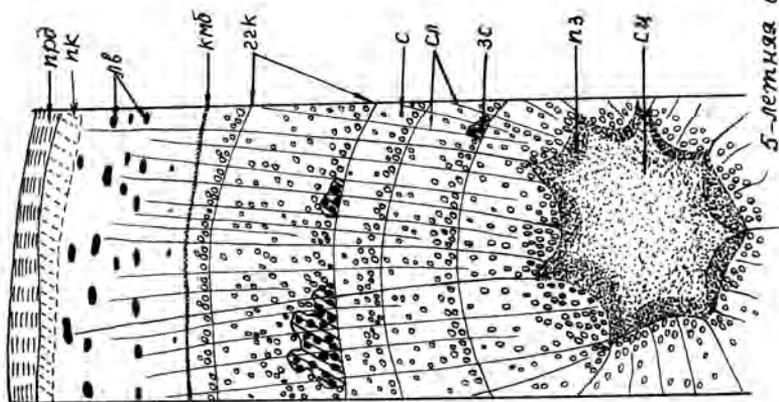
- с – сосуд
- втр – волокнистая трахеида
- дрп – древесинная паренхима
- сл – сердцевинный луч
- оп – окаймленная пора



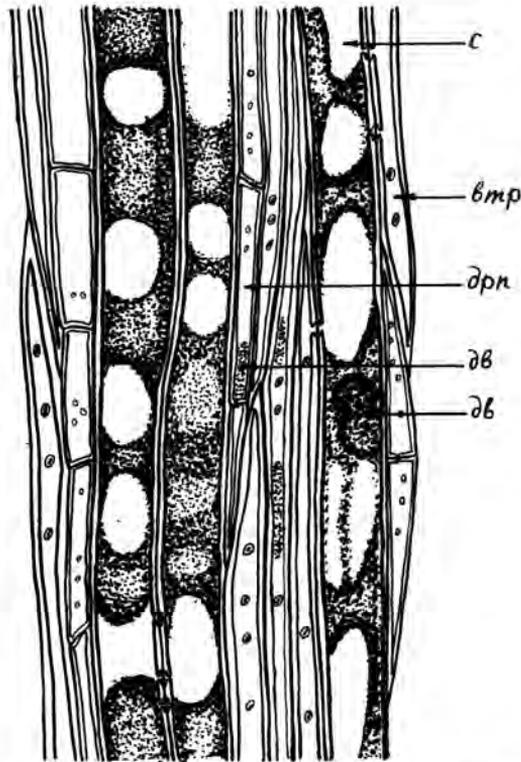
Перидермическая часть
16-летней ветви

Условные обозначения:

- прд - перидерма
- вк - вторичная кора
- др - древесина
- лв - лубяные волокна
- кмб - камбия
- сл - сердц. луч.
- пз - перичная кора
- сч - сердцевина
- пк - перичная кора



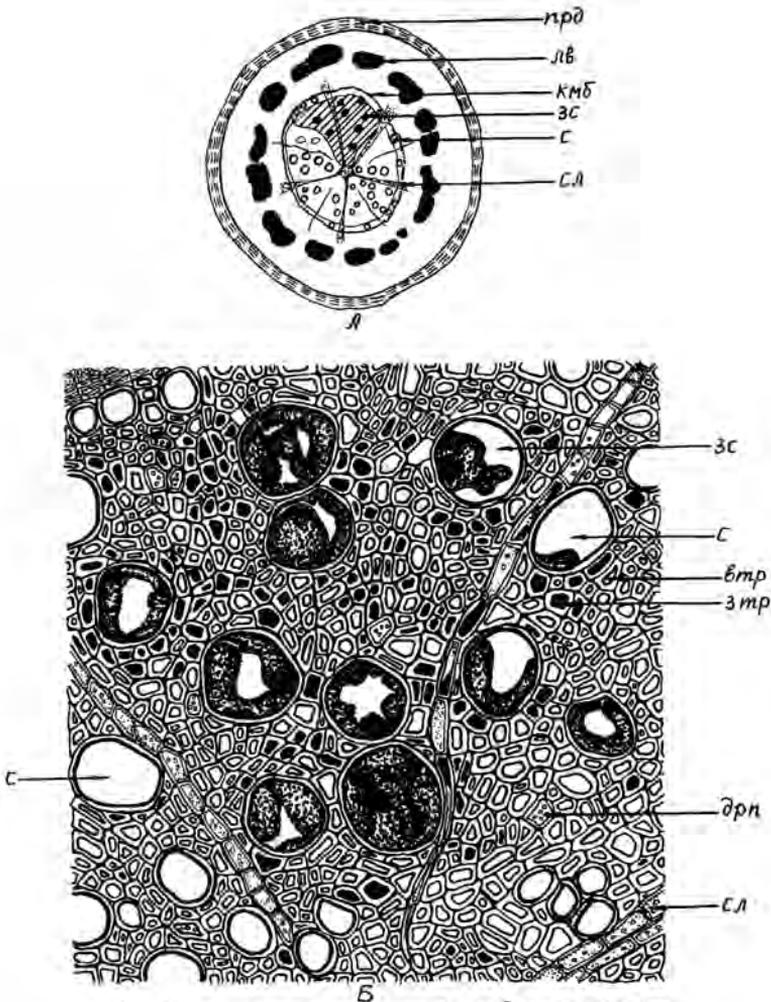
5-летняя ветка
Схемы строения многолетних
ветвей (убел. 14,8х)
сорт Штрейфлинг
[скважина 165/67]



Участок стволовой древесины
с закупоренными сосудами
/продольный срез, увел. 200х/
сорт Штрейфлинг
/скважина 165/58/

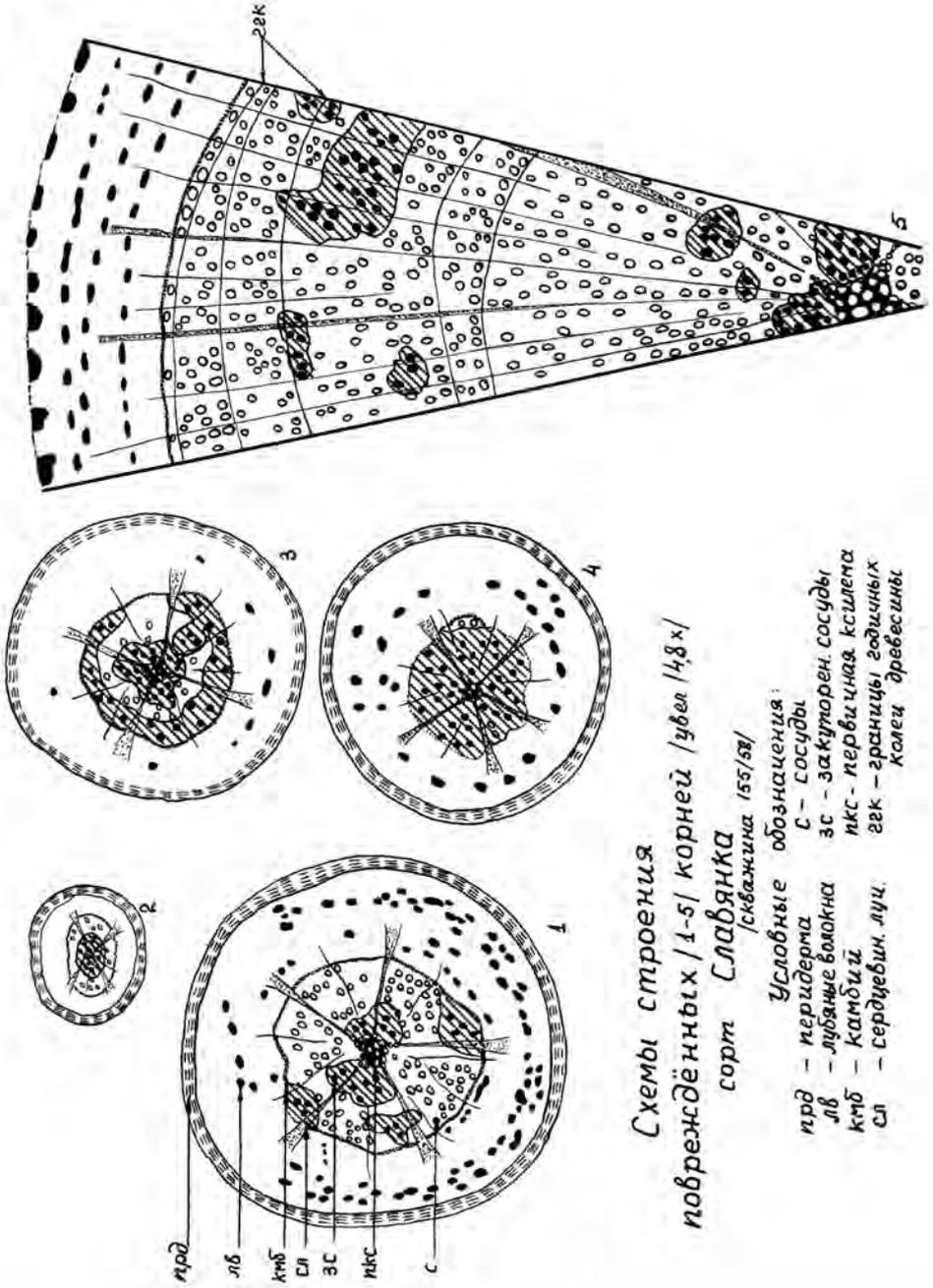
Условные обозначения:

- с - сосуд
- втр - волокнистая трахеида
- дрп - древесинная паренхима
- дв - дубильные вещества



А. Схема строения поврежденного корня
 Б. Участок древесины корня с закупоренными сосудами /увел. 200х/
 сорт Китайка золотая /увел. 15х/
 сорт Китайка золотая /скважина 152/58/
 Условные обозначения:

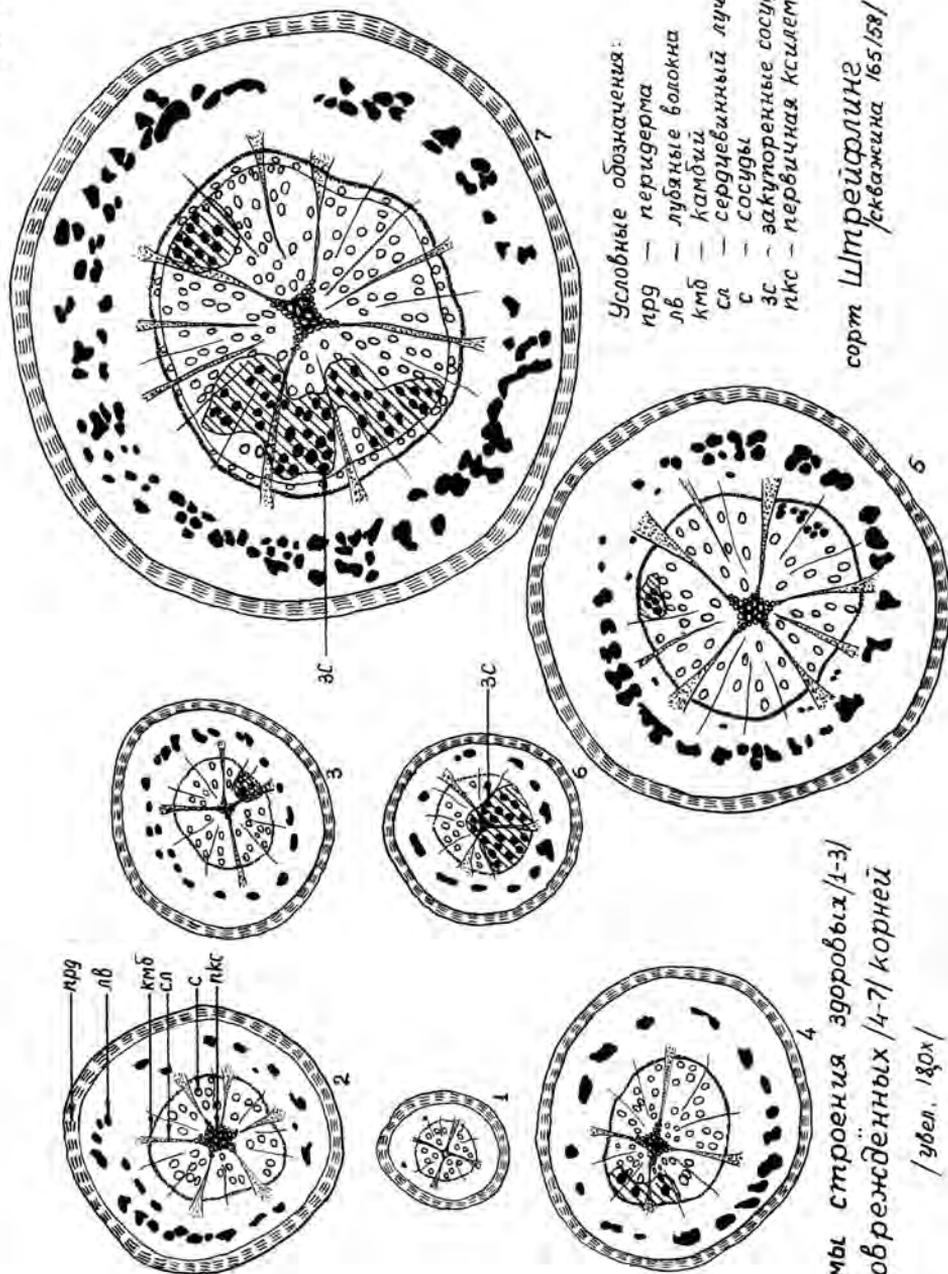
прд - перидерма	сл - сердцевинный луч
лв - лубяные волокна	втр - волокнистая трахеида
кмб - камбий	зтр - закупоренная трахеида
с - сосуд	дрп - древесинная паренхима
зс - закупоренный сосуд	



Схемы строения повреждённых /1-5/ корней /увел 148x/

сорт Слабянка /сбавжина 155/58/

- Условные обозначения:
- прд - перидерма
 - лв - лубяные волокна
 - кмб - камбий
 - сл - сердцевин. луч.
 - с - сосуды
 - зс - закупорен. сосуды
 - икс - первичная ксилема
 - гак - границы годичных колец дребесины



Условные обозначения:

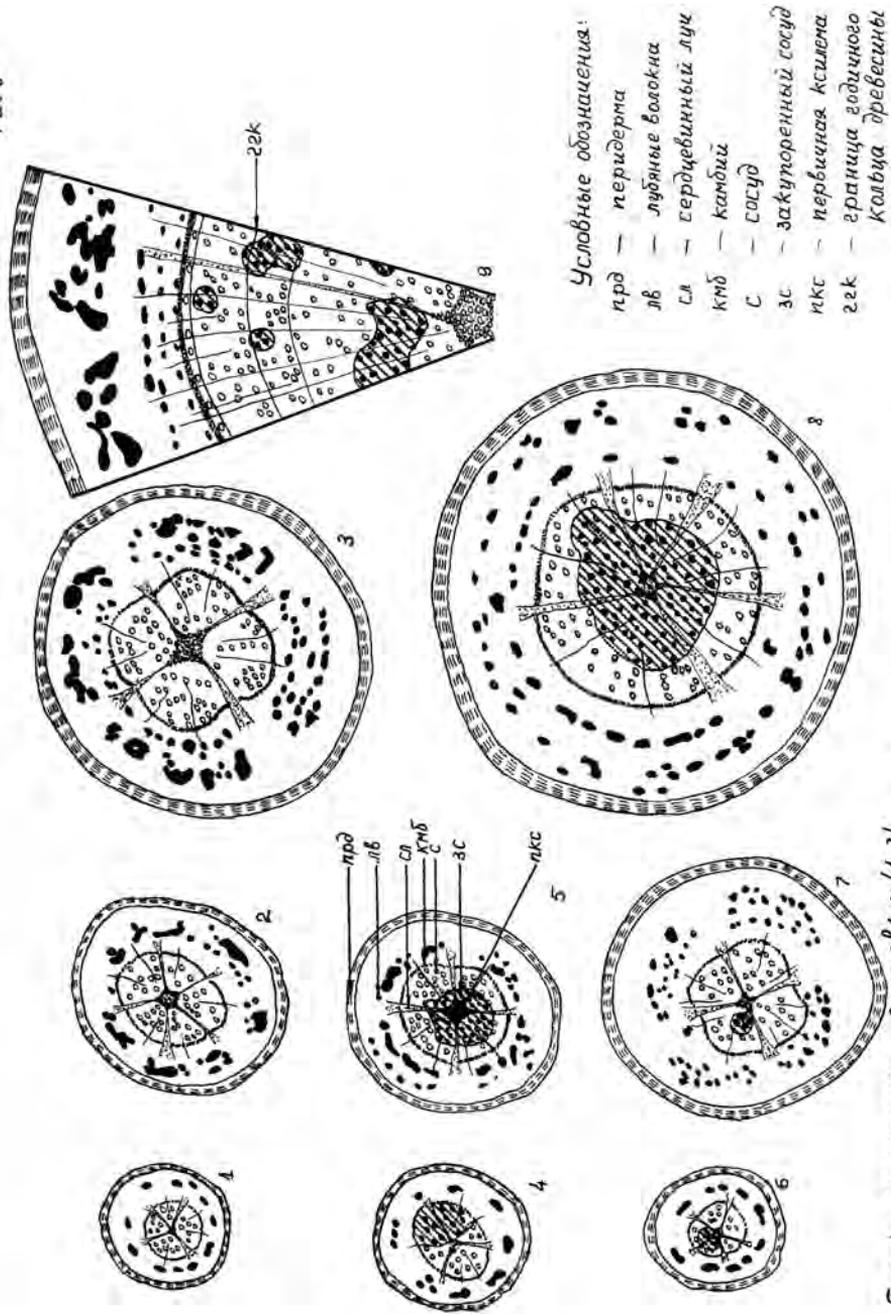
- крг — перидерма
- лб — лубяные волокна
- кмб — камбий
- сл — сердцевинный луч
- с — сосуды
- зс — закупоренные сосуды
- пкс — первичная ксилема

сорт Штрейфлинг
/сказкина 165/58/

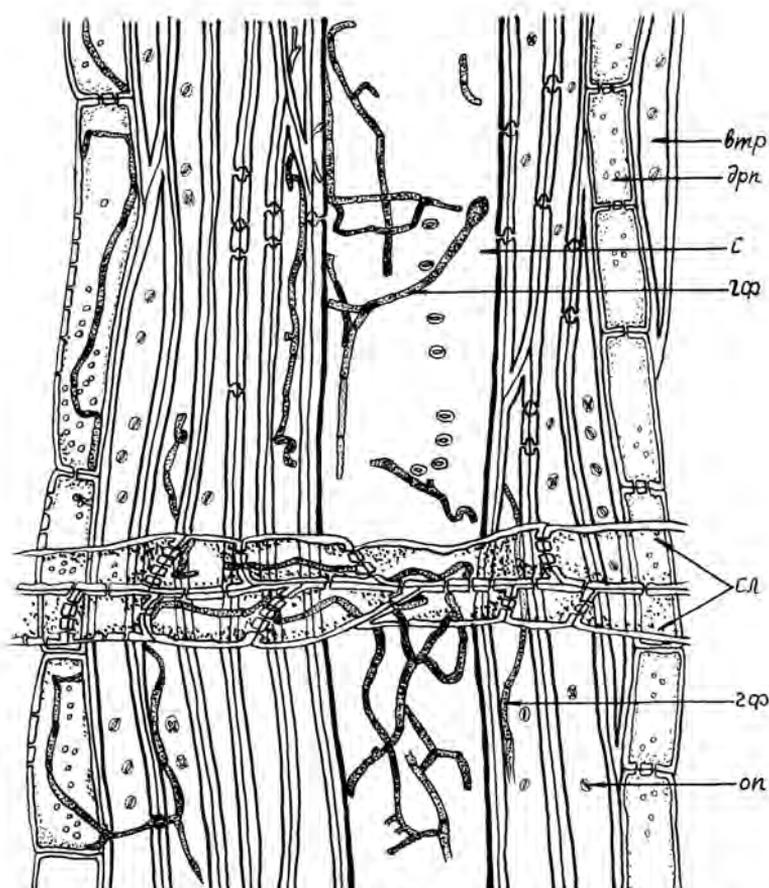
Схемы строения здоровых /1-3/
и поврежденных /4-7/ корней

/увел. 180x/

Рис 8



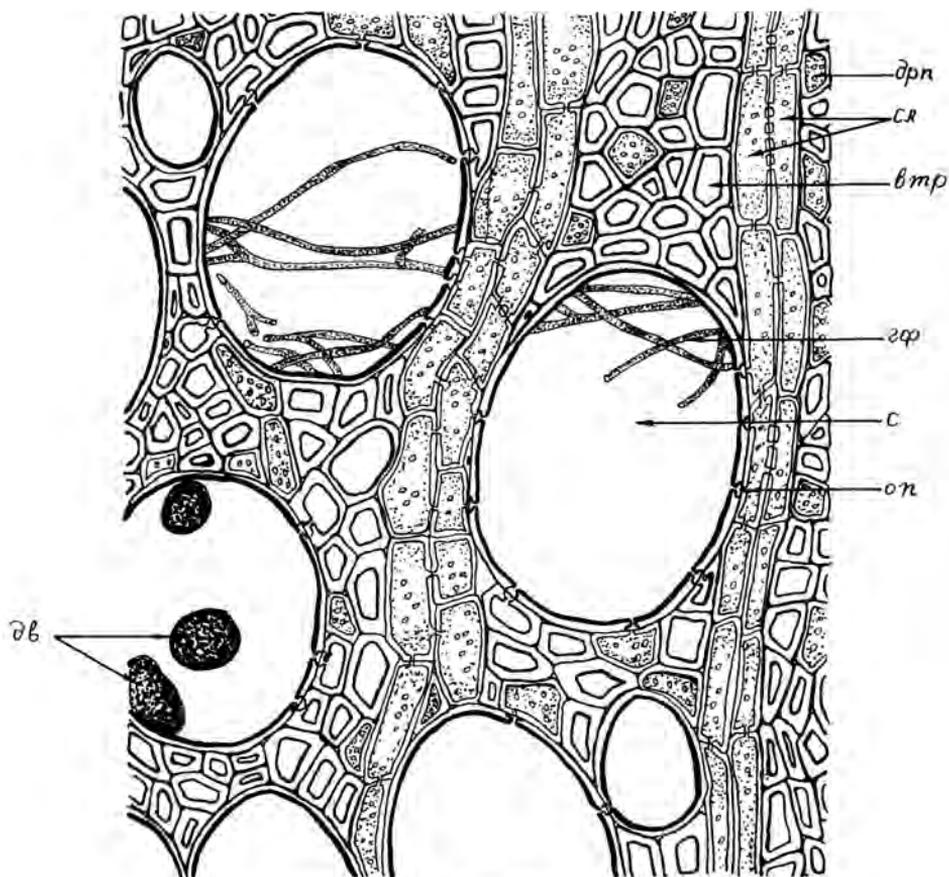
Схемы строения здоровых /1-3/ и поврежденных /4-9/ корней у ели (80ч) сорт Антоновка /сважка 165/98/



Участок стволовой древесины
с гифами гриба /увел. 280х/
сорт Славянка
/скважина 155/58/

Условные обозначения:

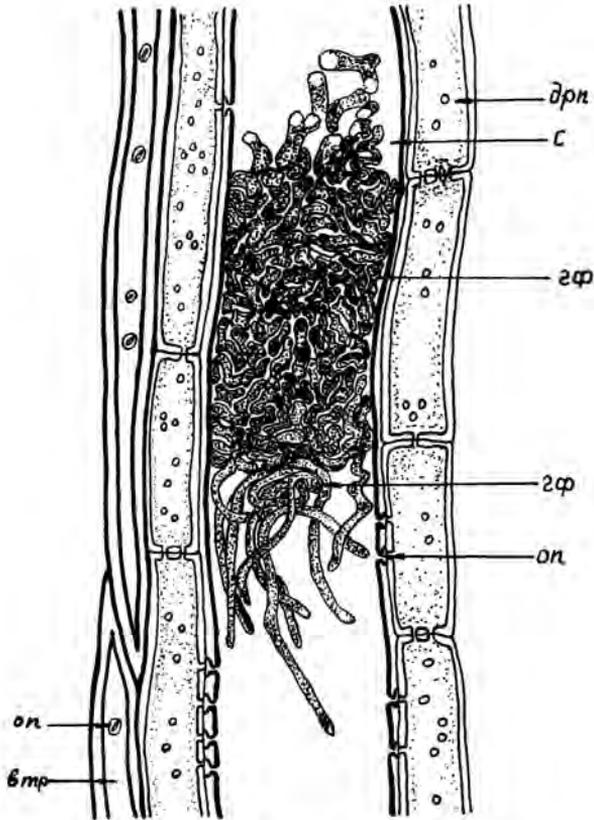
- | | | | |
|-----|-------------------------|----|---------------------|
| втр | - волокнистая трахеида | сл | - сердцевинный луч |
| дрп | - древесинная паренхима | гф | - гифы гриба |
| с | - сосуд | | /клеточный мицелий/ |
| оп | - окаймленная пора | | |



Участок древесины корня
с гифами гриба в сосудах
/поперечный срез, увел 280x/
сорт **Большак**
/скважина 152/58/

Условные обозначения:

- | | |
|-----------------------------|-----------------------|
| дрп - древесинная паренхима | гф - гифы гриба |
| сл - сердцевинный луч | с - сосуд |
| втр - волокнистая трахеида | оп - окаймленная кора |
| | дв - дубильные в-ва |



Сосуд, закупоренный
гифами гриба

(продольный срез, увел. 280х/

сорт Розмарин русский

Искважина 157/58/

Условные обозначения:

дрп - древесинная
паренхима

гф - гифы гриба

с - сосуд

втр - волокнистая
трахеида

оп - окаймлённая пора

ОСНОВНЫЕ ПРИНЦИПЫ СТРОЕНИЯ ПРОВОДЯЩЕГО АППАРАТА ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ¹⁵

Л.И. Лотова

Lotova L.I. BASIC PRINCIPLES OF THE STRUCTURE OF CONDUCTIVE APPARATUS IN WOODY PLANTS

Integrity of the plant organism causes its organ and tissues to be correlated. Xylem and phloem constitute a holistic conductive apparatus of plant. The phloem affects the cambium functioning and thus strongly influences the development and structure of the xylem. Therefore, studies of the xylem should be supplemented by studies of the phloem to gain the complete wood science. Both tissues are similar in that they consist of axial and radial (ray) cell systems. Both tissues are 3-component, viz. conductive elements, supporting elements and (axial and ray) parenchyma. Three organization levels of the xylem are recognized: vesselless (tracheidal), tracheidal-vascular and vascular. Two organization levels of the phloem are recognizable: sieve-celled and sieve-tube. Conductive-supporting cell complex is most important in the xylem, whereas conductive-parenchyma cell complex is most important in the phloem.

Keywords: phloem, xylem, conductive elements, supporting elements, axial parenchyma, ray parenchyma, wood science.

Сергей Иванович Ванин определял древесиноведение как науку о свойствах древесины и методах их исследования. Из этого определения следует, что основу этой науки составляют технологические изыскания, что определяется важным народно-хозяйственным значением этой ткани.

Но всё же я думаю, что главный аспект этой науки – биологический, это лишь часть комплексного изучения морфологии и анатомии древесных растений, в котором первостепенное значение должны иметь исследования развития и строения древесины, её возрастных изменений, зависимости физико-механических свойств от типов лесов, экологических условий и других факторов.

Однако любое растение представляет собой весьма сложную, интегрированную структурно-функциональную систему, все органы и ткани которой тесно взаимосвязаны.

Скорость образования древесины, её структурные особенности, закрепившиеся в процессе эволюции, обусловлены камбием, а вместе с лубом – наиболее важной частью коры – она составляет проводящий аппарат, обеспечивающий перемещение по растению в разных направлениях водных растворов минеральных и органических веществ.

Мне кажется, что современное древесиноведение не должно ограничиваться изучением только древесины, необходимо уделять внимание и коре, тем более, что и в практическом отношении она имеет немаловажное значение,

¹⁵ Текст доклада, прочитанного в конце 1980-х годов на Ивановских чтениях.

Основное направление стремление
предложить выработку древнейших расчетов,
Сергей Иванович Ванни определял древеси-
новедение как науку о свойствах древеси-
ны и методах их исследования. Из этого
определения следует, что основой этой науки
служавшей механические измерения,
что определялось важными народно-хозяй-
ственными знаниями этой науки.

Но все же я думаю, что главный ас-
пект этой науки - биологический, это
имеет место коллиминационное явление,
морфологии и анатомии древесного расте-
ния, в котором первоначальное знае-
ние должно иметь исследование разви-
тия и роста древесины, а также
иных изменений, зависящих физико-
химических свойств от типов леса,
экологических условий и других факторов.

Однако более развитие представляется
себе весьма сложную, интегрированную
структурно-функциональную систему, все
органы и ткани которой тесно вза-
имосвязаны.

Скорость образования древесины, ее
структурные особенности, закрепленные
в процессе зрелости, обусловлены
кашью, а также с лубом - наиболее
важной частью коры, она составляет
проводящий аппарат, обеспечивающий

Первая страница текста доклада

хотя в силу нашей расточительности она почти не попадает в сферу хозяй-
ственного использования как отходов деревообрабатывающей промышлен-
ности, несмотря на существование ценных технологических разработок.

Необходимость изучения коры признавал и её первый российский ис-
следователь Карл Мерклин. В своей книге «Анатомия коры лесных дерев
и кустарников России», вышедшей в свет в Санкт-Петербурге в 1857 году,
он писал, что «одна древесина недостаточна во всех случаях для различия
сходных между собой родов и ещё меньше видов деревьев» и что «для приоб-
ретения полного понятия о внутреннем устройстве и качествах стеблей лес-
ных пород не только нужно подвергнуть испытанию кору оных, но требуется
исследовать самые элементарные органы, то есть ячейки (клетки) и сосуды
с помощью хорошего микроскопа».

А Иван Парфеньевич Бородин, преподававший в Петербургском лесном институте ботанические дисциплины, подводя итоги своей многолетней научно-педагогической деятельности, говорил, что при разрастающейся специализации науки он не может поручиться за то, что в XXI столетии не явится необходимость поручать одному профессору преподавать строение коры, а другому – строение древесины.

Сейчас, в конце XX века, мы достигли другого состояния: всё внимание уделяется древесине, а кора пока остаётся не задворках анатомии растений, интерес к её изучению в нашей стране проявляют лишь несколько человек, да и за рубежом дело обстоит не лучше.

Возникает вопрос: чем определяется необходимость изучения коры в рамках науки, называемой древесиноведением?

Прежде всего тем, что кора, под которой понимают гетерогенный комплекс тканей, расположенных снаружи от камбия, оказывает большое влияние на развитие, а отчасти – и на строение древесины.

По данным физиологии, во внутренней зоне коры осенью накапливаются гормоны из группы ауксинов, стимулирующие весной деятельность камбия. Интересные опыты были проведены в 1972 г. в Америке Эвертоном, Козловским и Дэвисом. Со стволов клёна и др. деревьев снимали часть коры в виде небольшого колечка, не повреждая камбий. Место, с которого кора была снята, покрывали воском, а затем периодически брали пробы древесины из повреждённых и неповреждённых мест. Оказалось, что снятие коры в период покоя камбия, зимой, в 50% опытов препятствовало весеннему возобновлению деятельности камбия, хотя редкие периклиальные деления его клеток и были отмечены. В неповреждённых участках ствола камбий работал нормально.

Снятие коры летом, в июне-августе, в период дифференциации проводящих тканей, препятствовало образованию вторичных оболочек элементов, слагающих древесину, и провоцировало поперечные деления веретеновидных инициалей камбия. Всё это приводило к ещё большей паренхиматизации древесины, т.е. к весьма существенному изменению её строения, а следовательно, – и свойств.

Таким образом, кора, точнее её лубяная часть, опосредованно, через камбий, оказывает влияние на структуру древесины.

Тесная физиологическая связь между корой и древесиной определяется не только гормональными факторами, но и наличием радиальных коммуникаций в виде лубодревесинных лучей.

Кора и древесина в какой-то степени сходны и по топографическому разделению на функциональные зоны. Прилегающую к камбию часть луба, соответствующую одному годовому приросту, называют проводящей. В древесине ей соответствует заболонь, также прилегающая к камбию, но обычно включающая несколько годовых приростов, в редких случаях – только один.

Находящаяся снаружи от проводящей непроводящая зона луба у ядерных древесин соответствует ядру, у спелодревесных – спелой древесине, которая, как правило, менее обводнена, чем заболонь.

Проведённая мною аналогия между топографическими зонами коры и древесины старых стволов весьма поверхностна, тем более, что не все древесные породы имеют ядро или спелую древесину. Но всё же подобное сопоставление коры и древесины вполне допустимо, так как показывает общие принципы возрастных изменений, связанных с потерей проводимости в обеих тканях. Только в лубе они нарастают центробежно, заканчиваясь формированием корки.

В функциональном отношении кора сложнее древесины. Она не только осуществляет нисходящий ток, но и участвует также в накоплении ненужных продуктов метаболизма, а благодаря сбрасыванию наружных слоёв корки – и удалению их из растения. Кора первая реагирует на механические повреждения и внедрение болезнетворных агентов либо путём формирования пробки, преграждающей им путь, либо каким-то иным способом, в том числе склерификацией элементов и смолообразованием у хвойных.

Вполне сопоставимы и гистологические составы древесины и луба, слагающие 2 системы: продольную (осевую), представленную длинными прозенхимными клетками, и поперечную (радиальную), представленную лубяными и древесинными лучами. Элементы осевой системы являются производными веретенновидных инициалей камбия, а элементы радиальной системы – производными лучевых инициалей.

Элементы древесины и луба объединяются не только по топографическому, но и главное – по функциональному принципу, составляя в свою очередь 3 системы.

Проводящая система древесины включает одиночные клетки – трахеиды и одноклеточные продольные тяжи перфорированных на концах клеток – трахеи, или сосуды. Проводящая система луба состоит либо из ситовидных клеток, как у хвойных, которые внешне похожи на трахеиды, либо из ситовидных трубок, сопоставимых с сосудами по строению конечных стенок составляющих их клеток-члеников.

Механическая система древесины состоит у хвойных из трахеид поздней древесины, которые более узкопросветны и обеднены порами по сравнению с трахеидами ранней древесины. Наиболее специализированная механическая система свойственна листовым породам, у которых имеются волокнистые трахеиды и специфические древесинные волокна, или волокна либриформа. В лубе тоже могут быть волокна, хотя и не у всех растений. Очень часто в лубе образуются склереиды, некоторые из них внешне похожи на волокна, например, волокнистые склереиды лиственницы, но они отличаются от типичных волокон присхождением. Волокна дифференцируются непосредственно из производных камбия и имеют немногослойные оболочки, а склереиды, кото-

рые могут быть разнообразными по форме, развиваются из паренхимных клеток вследствие склерификации и имеют многослойные пористые оболочки.

По строению механической системы луба древесные породы составляют 3 группы: 1) имеющие только волокна, как у липы, каштана; 2) имеющие и волокна, и склереиды, как у ясеня, клёна, а из хвойных – метасеквойи, тиса; либо 3) только склереиды, как у берёзы, ольхи, ели, пихты и др. Среди древесных пород встречаются и представители, в лубе которых вообще нет механической системы. Это – сосна, смородина, бересклет.

Третья функциональная система проводящего аппарата – живая, паренхимная. К ней принадлежат и клетки лубодревесинных лучей, и клетки т. наз. тяжелой паренхимы. И те, и другие внешне сходны в древесине и лубе и обычно мультифункциональны. Клетки древесинной паренхимы, аккумулируя ионы минеральных соединений, участвуют в солевом обмене, чаще они запасающие, как и в лубе. Многие, особенно лубяные, клетки содержат танины, слизи, масла, кристаллы оксалата кальция, участвуют они и в образовании специализированной выделительной системы. У хвойных это – смоляные ходы, у лиственных тоже могут быть подобные же образования, например, у аралиевых.

Количественные соотношения между перечисленными гистологическими элементами разные, и это в большой степени определяет физико-механические свойства, лучше всего изученные у древесины. Так, наиболее тверда, плотна и тяжела богатая либриформом древесина тропического бакаута (*Guajacum officinale*), удельная масса которой составляет 1,42; у эбенового дерева – одного из видов хурмы – она равна 1,17. Паренхиматизированная древесина бальсы (*Ochroma lagopus*), состоящая из тонкостенных элементов, легче пробки, её удельная масса равна 0,12. Этим объясняется высокая плавучесть [этой] древесины. Удельная масса и твёрдость коры также зависят от содержания в ней большого количества механических элементов.

Древесина и луб возникли как проводящие ткани, и лишь в процессе эволюции они приобрели дополнительные функции.

Древесина должна проводить воду не только в продольном, но и в радиальном и тангенциальном направлениях, т.е. по всей толщине прироста. С этим связаны некоторые особенности проводящей системы, а именно – характер контактов между составляющими её элементами. У хвойных, древесина которых принадлежит к трахеидальному уровню организации, возможность радиального тока определяется тем, что трахеиды имеют не строго прямоугольные, а многоугольные очертания, и их косорадиальные стенки несут окаймлённые поры. При таком строении каждая трахеида контактирует с 2–3 соседними трахеидами. В результате появляется радиальный ток, хотя и неровный.

Радиальный ток осуществляется ещё и потому, что окончания трахеид разных ярусов в какой-то степени перекрываются, при этом каждая трахеида приобретает связь с ещё большим числом трахеид. У сосны, лиственницы, ели

имеются дополнительные структуры – лучевые трахеиды, тоже осуществляющие перемещение воды в радиальном направлении, причём каждая лучевая трахеида имеет поровые контакты с продольными трахеидами.

В такой древесине трахеидального уровня организации древесинная тяжёлая паренхима расположена между трахеидами – паратрахеидальная. Как я уже говорила, механическую роль играют трахеиды поздней древесины, самый последний слой которых имеет поры на тангенциальных стенках, как и самые ранние трахеиды следующего слоя прироста.

В процессе эволюции трахеиды дали начало, с одной стороны, членикам сосудов, с другой – волокнистым механическим элементам. Замена трахеид сосудами, членики которых имеют сквозные отверстия, усилило водопроводящую роль древесины. Но если сосудов мало и они практически не контактируют между собой, то связующим звеном служат трахеиды. Это – трахеидально-сосудистый уровень организации. Между водопроводящими участками в такой древесине, которые могут иметь разные контуры и размеры, находятся древесинные волокна. Тяжёлая паренхима в такой древесине обычно апотрахеальная: диффузная или метатрахеальная, расположенная среди трахеид, но может быть и частично паратрахеальной, приуроченной к сосудам. Это – древесина дуба, крушины и др.

Контакты между годовыми приростами осуществляются через трахеиды.

Трахеид как водопроводящих элементов не бывает лишь в том случае, если сосудов много, они идут не строго продольно, а изгибаясь, соприкасаются одни с другими, в этих местах возникают поровые контакты. В такой древесине сосудистого уровня организации пространство между сосудами заполнено волокнами либриформа, а тяжёлая паренхима образует частичную или полную обкладку вокруг сосудов, т.е. паренхима паратрахеальная. Это обеспечивает быстрое попадание сахаров в сосуд и перемещение их весной к почкам. Сотрудник кафедры высших растений МГУ Г.Б. Кедров оригинальным опытом показал, что паренхимная обкладка играет важную роль и в укреплении стенок сосуда в период его дифференциации, т.к. поперечные стенки паренхимных клеток, находясь на одном уровне, уподобляются кольчатым утолщениям сосудов протоксилемы, но они развиваются не внутри, а снаружи, как стягивающие обручи.

Если в древесине можно выделить 3 уровня организаци, то в лубе древесных растений – только 2. Первый – характерный для голосеменных, проводящие элементы которых представлены ситовидными клетками; второй – свойственный покрытосеменным, с ситовидными трубками в качестве проводящих элементов. Промежуточного типа строения нет, не известно ни одного растения, которое имело бы и ситовидные трубки, и ситовидные клетки. Естественно, что первый уровень соответствует трахеидальному уровню организации древесины, второй – сосудистому.

В отличие от древесины, в лубе всегда больше паренхимных клеток, и это не случайно. Их наличие, непосредственная связь некоторых из них с ситовидными элементами объясняется особенностями дифференциации ситовидных элементов, которая сопровождается деградацией протопласта, включая ядро. Т.к. проведение в-в по лубу сопровождается окислительно-восстановительными реакциями, требующими ферментов и являющимися энергоёмкими, то поступление этих веществ идёт из паренхимных клеток. У голосеменных – из любых клеток тяжевой или лучевой паренхимы (так наз. клеток Страсбургера), у покрытосеменных – из сопровождающих клеток, онтогенетически связанных с члениками ситовидных трубок. Они сопоставимы с паратрахеальной древесинной паренхимой.

Корреляции между строением проводящей системы и расположением других элементов в лубе нет.

С обилием и расположением тяжевой паренхимы связаны и особенности разрастания луба в тангенциальном направлении, как следствия утолщения ствола. Этот процесс называют дилатацией.

Если тяжевой паренхимы много, то в основном она и осуществляет дилатацию наряду с выполнением других функций. Если её мало, то дилатируют, сильно расширяясь, лубяные лучи. По количеству паренхимы и её расположению в лубе можно выделить 2 принципиально разные архитектурные модели: открытую с диффузной дилатацией и закрытую, в которой мало паренхимы, а её разрастанию препятствуют механические элементы, как у липы, можжевельника.

В древесине наибольшее значение имеет проводяще-механический комплекс. Последний обуславливает и твёрдость этой ткани и обеспечивает оптимальную ориентацию ствола и ветвей.

Напротив, в лубе в наиболее рациональных отношениях находятся проводящая и паренхимная системы. Это в большой степени определяется периферическим его расположением в стволе и необходимостью дилатации, а также необходимостью новообразования клеток, дающих начало пробковому камбию, появление которого предшествует формированию корки.

Таким образом, общие принципы строения древесины и луба не исключают наличия между ними и существенных различий. Поэтому и подходы к изучению этих тканей, слагающих проводящий аппарат растений, должны быть дифференцированы.

Посвящается светлой памяти
Людмилы Ивановны Лотовой,
с которой связаны долгие годы дружбы
и совместной работы на кафедре

MERTENSIA MARITIMA (L.) S.F. GRAY
ЛИТОРАЛИ БЕЛОГО МОРЯ:
МОРФОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЙ
И АНАТОМИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ АДАПТАЦИИ
К СРЕДЕ ОБИТАНИЯ

Р.П. Барыкина, В.Ю. Алёнкин

Barykina R.P., Alyonkin V.Yu. MERTENSIA MARITIMA (L.) S.F. GRAY OF THE WHITE SEA LITTORALS: MORPHOLOGICAL, BIOLOGICAL AND ANATOMICAL ASPECTS OF ADAPTATION TO THE ENVIRONMENT

Mertensia maritima is a supralittoral halophytic rhizomatous herb with peculiar leaves. Its foliage leaves were revealed to be epetiolate, but their leaf blades are differentiated into distal plane laminate part and proximal seemingly narrow one which has rolled margins and simulates the petiole. Specific adaptation of this species to the White Sea coastal environments were detected in its biology, morphology and anatomy. Amphistomatic leaf blade with dense stomata, dense venation and isolateral palisade tissue were concluded to be heliomorphic traits fitted to bright unsheltered sunlight. Thick epicuticular wax and partly rolled leaf blade were recognized to protect the leaf against dehydration caused by saline water, strong winds and high insolation. The species concerned was recognized to be a cryno-halophytic plant which excretes excess salt by glandular trichomes on the adaxial side of leaf blade. There is the mobile sand stony ground that was concluded to affect the growth pattern of the creeping rhizomes to make them intertwining and locally merging. Inter-rhizomatous grafting was described in *M. maritima* for the first time. Longitudinal splitting of the rhizomes and roots was revealed to result in vegetative propagation fitted to the mobile coastal substrates.

Keywords: Boraginaceae, *Mertensia maritima*, cryno-halophyte, salt glands, leaf, stem, rhizome, root, natural grafting, vegetative reproduction.

Mertensia maritima – стержнекорневой галофит, встречающийся на морских побережьях Европы, Азии и Северной Америки, произрастающий на галечниках и песчаных субстратах в условиях значительного засоления почв (Scott, 1963). Краткие сведения о габитусе *M. maritima*, структуре вегетативных и генеративных органов приведены в работах J. Lid & D.T. Lid (2005), S.G. Aiken et al. (2007) и O. Skarpaas et al. (2007). Особенности онто- и морфогенеза растений в условиях Дальнего Востока были относительно подробно изучены С.Ю. Шибневой (2008), а некоторые специфические черты фотосинтетиче-

ского и устьичного аппаратов листьев, связанные с географической приуроченностью вида, – Е.В. Бурковской и Ю.А. Хроленко (2015). Вместе с тем, имеющихся в литературе на данный момент сведений явно недостаточно для составления объективной биоморфологической и структурной характеристики *M. maritima* – одного из самых северных представителей Boraginaceae.

Остались неосвещенными многие важные аспекты, в частности, макро- и микроструктурные преобразования в онтогенезе побеговой системы, морфогенез и анатомия листьев, процессы естественного срастания и партикуляции, особенности микроструктуры стеблей, корневищ и корней и т.д. К тому же, некоторые сведения не лишены явных погрешностей, например, таких как наличие в листе восковых желёзок и включение вида в экологическую группу соленонакапливающих галосуккулентов (Бурковская, 2009; Бурковская, Хроленко, 2015), вегетативное размножение участками корней (Hackney, 2018).

В настоящем сообщении мы пытаемся по нашим оригинальным данным расширить и уточнить существующую структурно-функциональную информацию об этом интересном виде рода, обитающем на подвижном субстрате в приливно-отливной зоне Белого моря.

Материалом послужили экземпляры *M. maritima*, собранные А.Г. Девятовым в весенне-летний период 2017 года на побережье Белого моря в Кандалакшском районе, за что выражаем ему искреннюю благодарность, а также коллекционные образцы гербария им. Д.П. Сырейщикова биологического факультета МГУ (MW).

Побеговая система *M. maritima* (рис. 1, А, Б) представлена многочисленными разветвлёнными побегами двух типов: 1) вертикально ориентированными, отходящими от базальной части стержневого главного корня, удлинёнными моноциклическими генеративными и 2) стелющимися анизотропными, полурозеточными, обычно дициклическими, развивающимися из почек возобновления нижних метамеров материнского (главного) побега. Каждая полегающая ветвь начинает рост как плагиотропная плеть с одним-тремя удлинёнными междоузлиями, лишь через некоторое время верхушка её с почкой загибается вверх и образует розеточный участок со сближенными узлами, несущими две формации листьев (чешуевидные и ассимилирующие), терминальную и боковые почки.

В течение первого года стелющийся дициклический побег остаётся в вегетативном состоянии. В конце вегетационного сезона на поверхности его появляется пробка, в результате чего он приобретает коричневый цвет, а в основной паренхиме накапливается крахмал. В итоге формируется тонкое плетевидное диморфное, функционирующее 2–3 года симподиальное корневище. Укороченная зона его, несущая почки и обладающая корнеобразовательной способностью (рис. 1, Г), при погружении во влажный субстрат и последующем разрушении удлинённой менее долговечной части может обособиться и самостоятельно существовать как дочерняя особь. Видимо, когда Р. Hackney (2018) отмечает

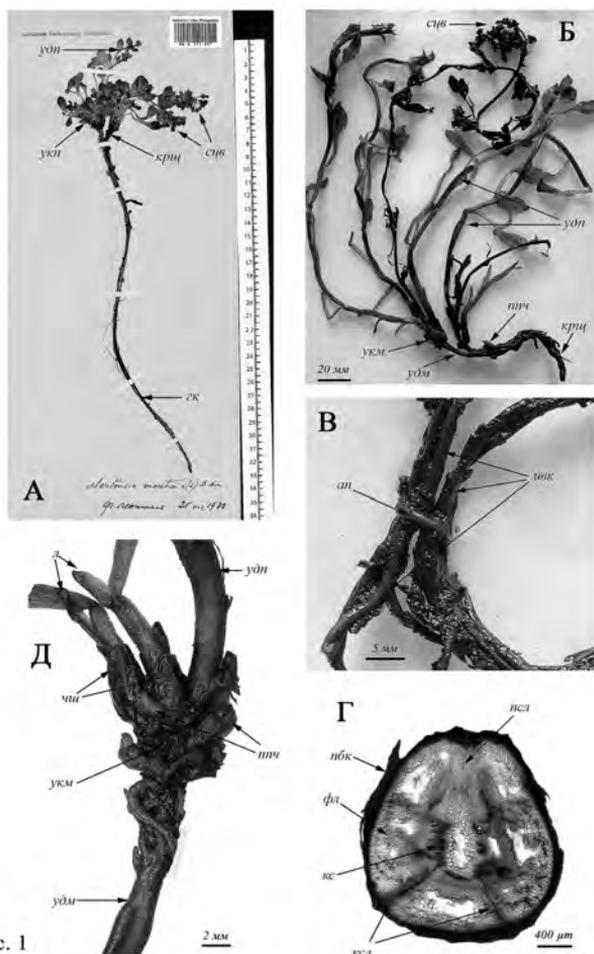


Рис. 1

Рис. 1. Особенности побеговой системы
стержнекорневого криногалопита *Mertensia maritima*

А – гербарный образец [MW] взрослого генеративного растения, собранного в прибойной полосе на о. Великий Кандалакшского района Мурманской области, Белое море; Б – многолетний экземпляр с однолетними цветущими побегами и двулетними корневищами; и те, и другие включают участки с укороченными и удлиненными междуузлиями (спиртовой материал); В – 2–3 параллельно растущие закрученные по спирали ветви (стебли) двулетнего корневища, соединенные друг с другом анастомозной перемычкой; Г – поперечный срез укороченного междуузлия корневища со следами двух адвентивных корней и боковой почки; Д – зона удлиненных междуузлий корневища, переходящая в укороченную, со сближенными узлами, несущими пробудившиеся пазушные почки.

Условные обозначения: ап – анастомозная перемычка; гк – главный корень; ивк – изолированные ветви корневища; кря – корневище; кк – ксилема; ксл – корневой след; л – листья ассимилирующие; пбк – пробка; ппч – пазушная почка; псл – почечный след; ств – соцветие; удм – удлиненные междуузлия; удп – удлиненный побег; укп – укороченные междуузлия; укп – укороченный побег; фл – флоэма; ши – чешуя

способность *M. maritima* вегетативно размножаться участками корневых систем, обломанных во время зимних штормов и движения галечного грунта, он ошибочно принимает за корень метаморфизированный побег.

При ежегодном весеннем симподиальном возобновлении часто одновременно с основной почкой трогаются в рост 2–4 сближенные боковые почки укороченной зоны стелющейся плети (рис. 1, Д). Развивающиеся из них побеги растут параллельно друг другу. Отмечены признаки спирального закручивания их в форме каната (рис. 1, В) под влиянием периодически возникающего механического воздействия нестабильного песчано-каменистого субстрата, а также случаи взаимного срастания стеблей побегов в местах соприкосновения на протяжении нескольких миллиметров с последующим расхождением и автономным развитием. Несмотря на широкое распространение процесса срастания стеблей и корней в растительном мире (Кренке, 1950; Лотова, Лярская, 1959), это явление было выявлено впервые у представителей семейства Boraginaceae.

В ходе морфогенетического исследования *M. maritima* было установлено своеобразие некоторых черт морфогенеза ассимилирующих листьев. Развитие листового примordia происходит по плевропластному типу (Prantl, 1883). Апикальная меристема листового зачатка сначала формирует медианную жилку – осевую часть листа, удлиняющуюся акропетально (рис. 2, А). Далее вдоль жилки посредством деятельности маргинальной меристемы в виде двух симметричных валиков начинает расти собственно пластинка. У первых трёх ассимилирующих листьев, развивающихся при раскрытии почек возобновления вслед за чешуями, пластинки необычной переходной формы (рис. 2, Б). Они заметно вытянутые, узкие, с краями, завёрнутыми внутрь, в сторону медианной жилки, с заострённой несколько утолщённой верхушкой, внешне сходные с черешками, но не являющиеся таковыми.

Характерный для *M. maritima* тип морфогенеза листа сходен с таковым у некоторых узколистных представителей рода *Eryngium*, описанных В.А. Дейнега (1903). Черешок обычно появляется после формирования пластинки благодаря делению клеток «интеркалярной меристемы», находящейся в базальном участке апикальной зоны листового зачатка, ниже краевых меристем. У *M. maritima* «интеркалярная меристема» остаётся неактивной в течение всего периода органогенеза листа, суженная же пластинка незаметно переходит в полустеблеобъемлющее основание. Последующие выше расположенные листья срединной формации отличаются возрастающим плоскостным ростом пластинки в ширину. Это приводит к образованию на завершающем этапе развития листа типичной для вида формы: овальной или продолговатой в верхней части и суженной, черешковидной – в нижней (рис. 2, Б). Одновременно с формой изменяются плотность и характер жилкования: петлевидно-сетчатое сменяется дуговидным с небольшим числом мелких жилок 3-го порядка.

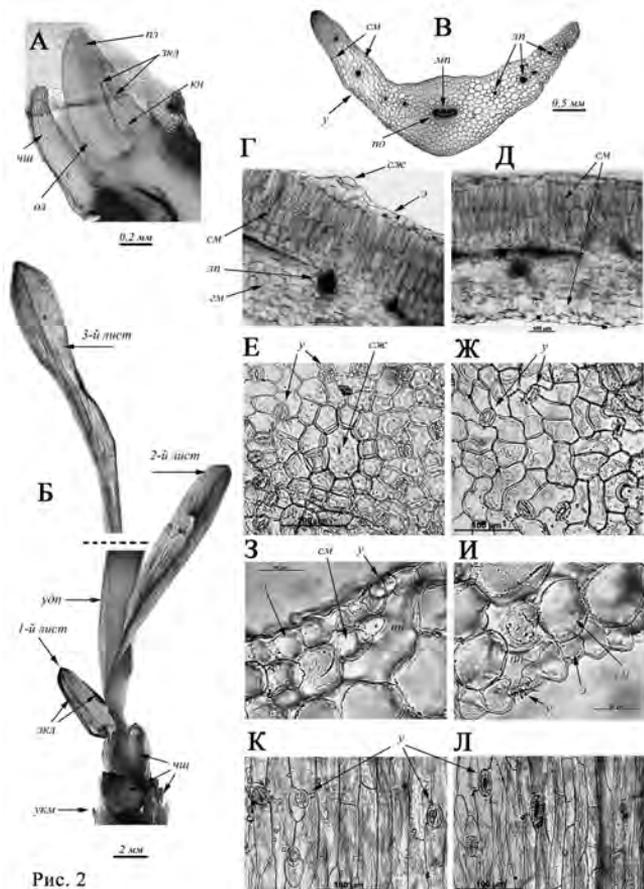


Рис. 2

Рис. 2. Морфогенез и особенности анатомического строения листьев разных формаций.

А – формирование листа близ апекса укороченного побега; в центре видна пластинка листа с завёрнутыми внутрь краями и основанием;

Б – морфологическая серия листьев низовой и срединной формаций;

В – поперечный срез участка черешковидной зоны пластинки ассимилирующего листа срединной формации с однослойным столбчатым мезофиллом в крыльях; Г – солевая желёзка в верхней эпидерме расширенной части пластинки; Д – фрагмент листа с изолатерально-палисадным мезофиллом;

Е – поперечный срез верхней эпидермы с устьицами и солевой желёзкой;

Ж – поперечный срез нижней эпидермы с мелкими устьицами, желёзки отсутствуют; З–Л – срезы суженной черешковидной зоны пластинки ассимилирующего листа: поперечный срез верхней (З) и нижней (И) эпидермы со слабовыраженным слоем палисад, парадермальные срезы соответственно верхней (К) и нижней (Л) эпидермы с устьицами.

Условные обозначения: *зм* – губчатый мезофилл; *зкл* – завёрнутые края листа; *кн* – конус нарастания; *лп* – пучки латеральных жилок; *мп* – пучок медианной жилки; *ол* – основание листа; *пл* – пластинка листа; *по* – клетки паренхимной обкладки; *пт* – подустьичная полость; *сжс* – солевая желёзка; *см* – столбчатый мезофилл; *у* – устьице; *э* – эпидерма; остальные обозначения как на рис. 1.

Особенности морфогенеза находят отражение в анатомии листьев низовой и срединной формаций. Чешуи, охватывающие примерно 1/3 окружности основания стебля, имеют крупную медианную жилку, слегка выступающую с абаксиальной стороны, и две – четыре однопучковые, снабжённые паренхимной обкладкой латеральные жилки. Эпидермальные клетки относительно небольших размеров, со слабо утолщёнными наружными тангенциальными стенками; устьица, волоски и желёзки отсутствуют. Однородный мезофилл представлен 7–10 слоями округлых клеток с системой небольших межклетников. Сходное строение имеют основания листьев срединной формации (рис. 3, Е).

Что касается сравнительной анатомии пластинок первых, ещё не полностью сформированных, узких, черешковидных листьев, и последующих, дефинитивных, отчётливо морфологически расчленённых на овально-расширенную верхнюю зону и суженную с завёрнутыми краями нижнюю, то при сохранении общего для обеих частей плана организации проявляются и явные структурно-функциональные различия. Последние обусловлены неодинаковой интенсивностью роста и продолжительностью развития частей, плотностью жилкования, что коррелирует с разной степенью освещённости, возрастающей концентрацией солей и др.

Пластинки листьев срединной формации на всём протяжении снаружи покрыты тонкой кутикулой и восковым налётом. Эпикутикулярный воск придаёт им сизоватый цвет, обуславливает несмачиваемость, препятствует контакту жидкости с листовой поверхностью (см. Эзау, 1980). Ярко выражена амфистомность; мелкие замыкающие клетки устьиц расположены почти вровень с поверхностью эпидермы (рис. 2, В–Ж).

Вместе с тем, эпидермальные комплексы различных частей одной пластинки различаются формой покровных клеток и характером их антиклинальных стенок, типом, расположением и плотностью устьиц на 1 мм², развитием желёзок, что наглядно иллюстрируют парадермальные срезы. Для адаксиальной и абаксиальной эпидермы расширенной верхней части (рис. 2, Е, Ж) характерны преимущественно изодиаметрические и слаболопастные клетки с ровными или волнистыми антиклинальными стенками, аномоцитные устьичные аппараты, плотность расположения которых варьирует в среднем от 97 на 1 мм² (абаксиальная сторона) до 66 (адаксиальная сторона). В узкой части пластинки (рис. 2, К, Л) эпидермальные клетки обеих сторон продолговатые, с прямыми антиклинальными стенками; устьичные аппараты преимущественно анизокитные, длинная ось устьиц располагается параллельно длине эпидермальных клеток, число устьиц на 1 мм² нижней поверхности равно 36, верхней – 46.

Секреторные трихомы в большом числе разбросаны среди эпидермальных клеток адаксиальной стороны широкой части пластинки (Aiken et al., 2007) и единично встречаются на абаксиальной стороне, включая узкую часть пластинки. Они представляют собой типичные солевые желёзки (рис. 2, Г,

Е), как это ранее было отмечено М. Weigend et al. (2016), а не восковые (Бурковская, Хроленко, 2015). Желёзки поддерживают солевой баланс путём рекреции избыточной соли наружу.

Мезофилл расширенной части пластинки изолатерально-палисадный, на адаксиальной стороне с двумя слоями плотно сомкнутых палисадных клеток, непосредственно примыкающих к паренхимным обкладкам многочисленных проводящих пучков или округло-лопастным клеткам 8–12-слойной губчатой паренхимы (рис. 2, Д). Последняя сменяется с абаксиальной стороны субэпидермальным слоем относительно коротких, разделённых крупными подустычными камерами палисадных клеток. В узкой части пластинки, в менее благоприятных условиях освещения при загнутых внутрь краях, прослеживается тенденция базипетального ослабления дифференциации палисадной ткани (рис. 2, В), вплоть до замены её однородным мезофиллом в самом нижнем суженном участке пластинки.

По характеру адаптаций, проявляющихся на анатомо-морфологическом и физиологическом уровне, *M. maritima* следует относить не к группе соленаккапливающих галофитов, а к криногалофитам – растениям, поглощающим соли в большом количестве, что обеспечивает высокое осмотическое давление клеточного сока, но избавляющихся от излишка соли путём выделения её с помощью особых желёзок на листьях. В микроструктуре листа сочетаются признаки мезоморфной и гелиоморфной организации.

Результаты изучения картины естественной прививки стеблей, происходящей на уровне как укороченных участков побега, где срастаются основания сближенных почек (рис. 3, А), находящихся на разных стадиях постэмбрионального (внепочечного) развития, так и удлинённых (рис. 3, Б–Д), показали, что в основе этого процесса лежат особенности анатомического строения исходного органа. Для молодого стебля (рис. 3, Е) характерны: тонкостенная эпидерма, широкая крахмалоносная зона паренхимной первичной коры и сердцевины, кольцо широко расставленных открытых проводящих пучков, 4–5-слойная камбиальная зона, сильно паренхиматизированные вторичная флоэма и вторичная ксилема, отсутствие специализированных механических тканей, перициклического происхождения перидерма (рис. 3, Ж) с относительно слабо суберинизированными оболочками клеток феллемы, которая выявляется в конце первого вегетационного сезона в базальных метамерах побега, сохраняющихся в составе разветвлённого симподиально нарастающего малолетнего корневища (рис. 3, З). Перечисленные особенности микроструктуры способствуют процессу срастания. Последнее сопровождается раневой регенерацией. При трении плотно прижатых друг к другу стеблей контакт между ними устанавливается на небольших участках с охватом паренхимных и васкулярных элементов (рис. 3, Д). Сомкнувшиеся раневые ткани составляют соединительный слой, из клеток которого дифференцируются новые тяжи камбия, объединяющие васкулярные камбии обоих стеблей.

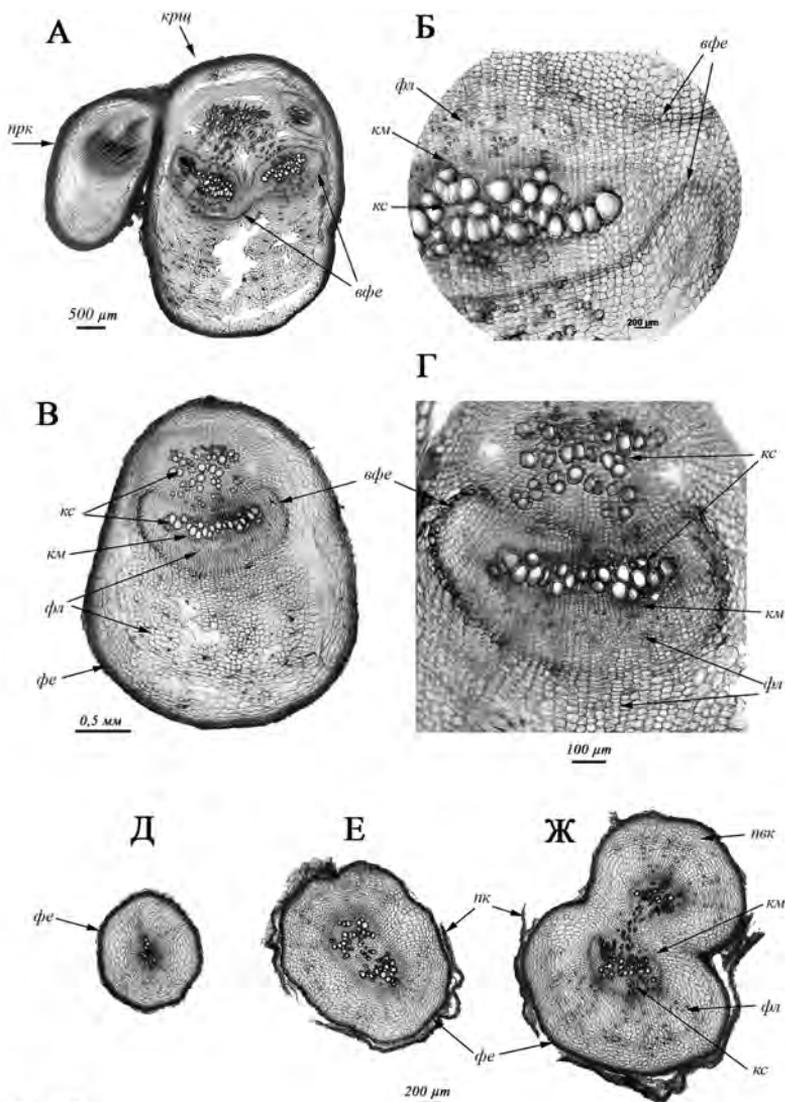


Рис. 4

Рис. 4. Анатомические особенности строения

партикулирующих корневищ и корней (поперечные срезы).

А – трёхпучковая ветвь двулетнего корневища со следами аномального вторичного утолщения и не полностью отделившаяся от неё более тонкая однопучковая; Б – начальный этап формирования внутренней феллемы вокруг вторичных ксилемных и флоэмных элементов; В, Г – обособившиеся партикулы с внутренней и наружной феллемой (В) и активно функционирующим камбием (Г); Д–Ж – последовательные этапы преобразований анатомической структуры диархного корня, предшествующие партикуляции.

Условные обозначения: *пвк* – паренхима вторичной коры; *прк* – партикула; *фл* – феллема; остальные обозначения как на рис. 1–3.

Стеблям, корневищам и корням *M. maritima* присуща ярко выраженная партикуляция, причём не сенильная партикуляция (Шибнева, 2008), а «явная», истинная, начинающаяся уже у виргинильных особей и сопровождающаяся атипичным вторичным утолщением центрального цилиндра сильно паренхиматизированного органа (рис. 4, А–Д). Она проявляется в обособлении дуг васкулярного камбия и их разрастании вокруг групп трахеальных элементов вторичной ксилемы одного или, в случае побега, 2–3 рядом расположенных пучков; концы каждой дуги полностью (рис. 4, Ж) или почти полностью смыкаются, образуя несколько колец вторичной меристемы. На поверхности обособившихся партикул, в которых более мощно развита вторичная флоэма, дифференцируется феллоген, производящий широкий слой внутренней перидермы (рис. 4, Б–Г) со слабо суберинизированными клеточными оболочками феллемы. Клетки межпучковой паренхимы со временем разрушаются и лизируются.

Отделившиеся жизнеспособные побеговые партикулы, имея резерв почек и обладая корнеобразовательной способностью, могут существовать как самостоятельные особи, т.е. выступать в качестве особой формы факультативного вегетативного размножения в условиях динамичного приморского каменистого субстрата. Не исключена и другая биологически значимая роль партикуляции как одного из проявлений адаптивной специализации растения супралитерали.

Настоящая работа была выполнена в рамках Государственного задания Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова № АААА-А16-116021660045-2.

Список литературы

Бурковская Е.В. 2009. Мезоструктура фотосинтетического аппарата *Mertensia maritima* (L.) S.F. Gray на разных широтах Дальнего Востока России // Вестн. КрасГАУ. № 10. С. 50–53.

Бурковская Е.В., Хроленко Ю.А. 2015. Экологические характеристики структуры фотосинтетического аппарата мертензии приморской *Mertensia maritima* (Boraginaceae) из разных географических локальностей // Вестн. КрасГАУ. № 8. С. 53–58.

Дейнега В.А. 1903. Материалы по истории развития листа и заложения в нём сосудистых пучков // Уч. зап. Моск. ун-та. Отд. естественно-историч. Т. 18. С. 1–100.

Кренке Н.П. 1950. Регенерация растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 674 с.

Лотова Л.И., Лярская Р.П. 1959. Некоторые анатомические особенности срастания корней гималайского и атласского кедров // Науч. докл. высш. школы. Биол. науки. № 4. С. 99–104.

Старченко В.М. 1985. Бурачниковые (Boraginaceae G. Don) советского Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР. 108 с.

Шибнева С.Ю. 2008. Особенности морфогенеза *Mertensia maritima* (L.) S.F. Gray // Биоразнообразие: проблемы и перспективы сохранения: Матер. междунар. науч.

конф., посвящ. 135-летию со дня рожд. И.И. Спрыгина, 13–16 мая 2008 г. Пенза: ПГПУ им. В.Г. Белинского. Ч. 1. С. 88–90.

Эзу К. **1980**. Анатомия семенных растений. М: Мир. Кн. 1. 218 с.

Aiken S.G., Dallwitz M.J., Consaul L.L., McJannet C.L., Boles R.L., Argus G.W., Gillett J.M., Scott P.J., Elven R., LeBlanc M.C., Gillespie L.J., Brysting A.K., Solstad H., Harris J.G. **2007**. Flora of the Canadian Arctic Archipelago: Descriptions, illustrations, identification, and information retrieval. Ottawa: NRC Research Press, National Research Council of Canada. <http://nature.ca/aaflora/data>, accessed on January 8, 2019.

Hackney P. **2018**. *Mertensia maritima* – oyster plant // Northern Ireland Priority Species. Northern Ireland Environment Agency; National Museums Northern Ireland. <https://www.habitas.org.uk/priority/species.asp?item=4018>, accessed on December 28, 2018.

Lid J., Lid D.T. **2005**. Norsk Flora. 7th ed. by R. Elven. Oslo: Det Norske Samlaget. 1230 p.

Prantl K. **1883**. Studien über Wachstum, Verzweigung und Nervatur der Laubblätter, insbesondere der Dicotylen // Ber. Deutsch. Bot. Ges. Bd. 1. S. 280–288.

Scott G.A.M. **1963**. *Mertensia maritima* (L.) Gray // Biological flora of the British Isles. J. Ecol. Vol. 51. No 3. P. 733–742.

Skarpaas O., Elven R., Nordal I. **2007**. Genetic variation and biogeography of *Mertensia maritima* (Boraginaceae) // Nordic J. Bot. Vol. 24. No 5. P. 583–592.

Weigend M., Selvi F., Thomas D.C., Hilger H.H. **2016**. Boraginaceae // Ed. K. Kubitsky. The families and genera of vascular plants. Switzerland: Springer. Vol. 14. Eds. J.W. Kadereit, V. Bittrich. Flowering Plants. Eudicots: Aquifoliales, Boraginales, Bruniales, Dipsacales, Escalloniales, Garryales, Paracryphiales, Solanales (except Convolvulaceae), Icacinaceae, Metteniusaceae, Vahliaceae. P. 41–102.

ГИПОСТАЗНО-ХАЛАЗАЛЬНЫЙ ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ КОМПЛЕКС НЕКОТОРЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ CARYOPHYLLALES И ПРОВЕДЕНИЕ МЕТАБОЛИТОВ В СЕМЕНИ

Т.Д. Веселова, Х.Х. Джалилова, А.К. Тимонин

Veselova T.D., Dzhaililova Kh.Kh., A.C. Timonin. HYPOSTASE-‘CHALAZAL INCLUSION’ FUNCTIONAL COMPLEX IN CORE CARYOPHYLLALES AND METABOLITE TRANSPORT IN THE SEED

Hypostase of core Caryophyllales is a compound unit. The core hypostase originates from the nucellus-chalaza boundary tissue and incorporates adjoining cells of the nucellus in all 4 species concerned. It also incorporates some underlying cells of the chalaza in *Lychnis coronaria*. Group of chalaza cells under the hypostase differentiates into the so called ‘chalazal inclusion’ of small thin-walled cells with large nucleus. The hypostase cells are more durable than they were previously thought. Their lifespan differs in different species investigated, but it is invariably much shorter than the period of time the seed takes to develop. These cells continue to transport assimilates for a while after they have died off. The lifespan of the ‘chalazal inclusion’ cells exceeds that of their hypostase counterparts. They are still alive in a seed that has accomplished its morphogenesis. The ‘chalazal inclusion’ cells show some haustorium properties. The ‘chalazal inclusion’ cells seem to cooperate with the hypostase ones and then substitute the latter in transporting assimilates.

Keywords: ovule, seed, hypostase, chalaza, chalazal inclusion, nucellus, metabolite transportation, core Caryophyllales.

Научные интересы Людмилы Ивановны Лотовой в последние годы её научного творчества всё больше смещались в область карпологии, в которой её особенно привлекала связь анатомической структуры перикарпия и спермодермы со спецификой их функционирования. Однако не меньший интерес представляют и анатомические особенности семязачатков, связанные с обеспечением комплекса присущих им функций.

Морфогенез, строение и функции семязачатков цветковых растений были предметом обсуждения в многочисленных работах. Основное внимание эмбриологи чаще всего уделяли нуцеллусу и происходящим в нём процессам мегаспоро- и гаметогенеза, развитию зародыша и эндосперма, а также описанию структур, обеспечивающих эти процессы. К таким структурам нуцеллуса, создающим направленный транспорт метаболитов, относят гипостазу, постамент и подиум, близко подходящие к зародышевому мешку или его предшественникам.

Особое внимание придают гипостазе – группе специализированных клеток, расположенных между нуцеллусом и халазой и ограниченных внутренним интегументом. Чаще всего гипостаза имеет форму диска или чаши. В молодых клетках гипостазы были обнаружены белки, крахмал, физиологически

активные вещества (Цингер, 1958; Tilton, 1980; Bouman, 1984; Шамров, 1984). Клеточные оболочки гипостазы могут одревесневать, пропитываться кутином; в период раннего эмбриогенеза внутри этих клеток обычно откладываются танины (Netolitzky, 1926; Савченко, 1973; Tilton, 1980; Bouman, 1984; Батыгина, Шамров, 1994).

Гипостаза является полифункциональной структурой, сменяющей функции в процессе развития семени. Её рассматривали как барьер, препятствующий разрастанию зародышевого мешка (Venkateswarlu, Prakasa Rao, 1972), как капиллярную систему, подсасывающую поступающие в халазу соки и регулирующую таким образом питание зародышевого мешка (Souèges, 1934). Гипостаза обеспечивает транспорт метаболитов, в том числе ферментов, гормонов и других физиологически активных веществ от материнского растения к нуцеллусу (Цингер, 1958; Tilton, 1980; Boesewinkel, Bouman, 1984; Батыгина, Шамров, 1994). Предполагается, что и сама гипостаза способна синтезировать эти вещества (Цингер, 1958; Boesewinkel, Bouman, 1984). Гипостазу рассматривают как мощный гаусториальный орган, усиливающий гаусториальную деятельность антипод или замещающий отсутствующие антиподы (Цингер, 1958).

В tenuinuцеллярных семязачатках гипостаза разрушается вскоре после оплодотворения, в крассинуцеллярных – функционирует до стадии шаровидного зародыша, когда происходит лигнификация стенок её клеток и накопление танинов. В дальнейшем происходит смена функции, и гипостаза, возможно, способствует поддержанию водного баланса семени, входя в состав семенной кожуры и выполняя защитную функцию (Шамров, 1994, 2008).

Поступающие из материнского растения метаболиты прежде всего аккумулируются в халазе – базальной области семязачатка, в которой объединяются в одну структуру основания нуцеллуса, интегументов и фуникулус. Халаза может быть развита слабо или занимать значительную либо большую часть семени и, соответственно, семенной кожуры (Шамров, 1994, 2008). Халазу рассматривают главным образом как носительницу проводящей системы семени и иногда как область отложения транзиторного или запасного крахмала (Netolitzky, 1926; Bouman, 1984; Шамров, 1984, 2008). Однако такая физиологически пассивная роль халазы противоречит данным, полученным гистохимическими методами (Цингер, 1958). В семязачатке некоторых растений Н.В. Цингер (1958) обнаружила высокое содержание пероксидазы, аскорбиновой кислоты, гетероауксина и других физиологически активных веществ не только в гипостазе, но и в халазальной зоне под гипостазой («халазальном включении»). Это позволило ей рассматривать данные структуры как единый железисто-гаусториальный аппарат, привлекающий к зародышевому мешку вещества из материнского растения (а возможно, и синтезирующий некоторые ферменты). Однако анатомию этих структур она не исследовала.

При изучении эмбриологии *Polycnemum arvense* L. мы обратили внимание на группу мелких тонкостенных клеток с крупными ядрами, расположенных

под гипостазой. В процессе развития семени эта группа клеток не меняла свой облик, в то время как окружающие её клетки халазы и рафе теряли транзиторийный крахмал, заполнялись таниновыми включениями, теряли живое содержимое (Veselova et al., 2016). Клетки гипостазы также специфично видоизменялись. Топографически этот островок мелкоклеточной живой ткани соответствует халазальному включению, описанному Н.В. Цингер (1958). Для проверки такой идентификации мы проследили изменения, происходящие в халазе и гипостазе в процесс развития семени у *Polycnemum arvense* и трёх других представителей центросеменных.

Материал и методы

Материалом послужили цветки и формирующиеся плоды *Polycnemum arvense* L. (низшие core Caryophyllales, Polycnemaceae), собранные в Ростовской области, *Lychnis coronaria* (L.) Desr. (Caryophyllaceae) из Ботанического сада МГУ, гетероспермного вида *Atriplex sagittata* Borkh. (Chenopodiaceae) из Московской области и *Talinum triangulare* (Jacq.) Willd. (Talinaceae) из Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (Москва). Материал был зафиксирован в фиксаторе FAA и обычным способом доведён до парафина. Микротомные срезы толщиной 10–12 мкм окрашивали гематоксилином Равица с предварительной окраской алциановым синим, проводили реакцию ШИК на углеводы и реакцию с проционовым синим на белки, а также реакции с $FeCl_3$ на танины и флороглюциновую реакцию на одревеснение (Барыкина и др., 2004). Микрофотографии были сделаны на световом микроскопе Univar (Reichert) с цифровой камерой DCM-510. К сожалению, чёрно-белые фотографии не позволяют наглядно показать изменения окрашиваемости оболочек (и следовательно, их состава), что затрудняет восприятие полученных результатов.

Результаты

У *Polycnemum arvense* на стадии зародышевого мешка гипостаза представляет собой пластинку из узких 2–3-слойных рядов клеток, число которых увеличивается до 3–4 в ряду после оплодотворения (рис. 1, А, Б). Оболочки клеток гипостазы, как и оболочки остальных клеток семязачатка, окрашиваются алциановым синим. На стадии раннего шаровидного зародыша оболочки клеток гипостазы не одревесневают, а пропитываются танинами и перестают окрашиваться алциановым синим (рис. 1, Г). На стадии позднего шаровидного зародыша нижние слои клеток гипостазы несколько сплющиваются, а верхние – увеличиваются в размерах, что делает гипостазу выпуклой. Примыкающие к гипостазе клетки перисперма (1–2 слоя) мельче остальных его клеток и имеют оптически более плотную цитоплазму (рис. 1, Г). Оболочки

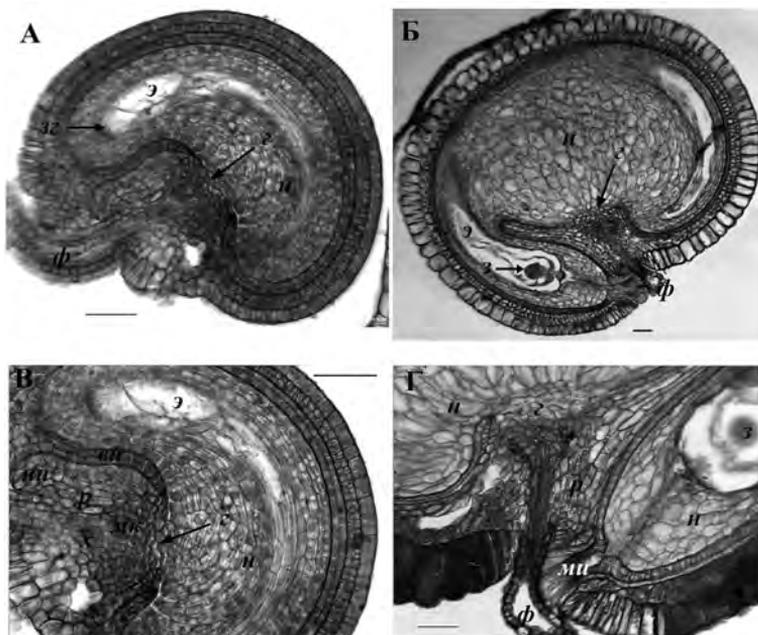


Рис. 1. Общая организация (А, Б) и строение гипостазы (В, Г) семени *Polycnemum arvense* на стадии зиготы (А, В) и раннего шаровидного зародыша (Б, Г); клетки гипостазы содержат жёлтые включения танинов (Г).

Окрашивание алциановым синим и гематоксилином.

Условные обозначения: *вн* – внутренний интегумент; *з* – зародыш; *зг* – зигота; *г* – гипостаза; *ми* – микропиле; *мк* – мелкоклеточная паренхима халазы; *н* – нуцеллус; *ни* – наружный интегумент; *р* – рафе; *ф* – фуникулус; *э* – эндосперм.
Масштабный отрезок – 50 мкм

этих клеток не пропитываются танинами и длительное время продолжают окрашиваться алциановым синим. Однако на более поздних стадиях развития семени эти клетки несколько увеличиваются в размерах, пропитываются танинами, постепенно теряют живое содержимое – подобно клеткам гипостазы, с которой и составляют единую структуру. В оболочках этих производных нуцеллуса особенно хорошо заметны многочисленные поры (рис. 3, Г). Таким образом, гипостаза у *Polycnemum arvense* двойственного происхождения. Первоначально она состоит из нескольких рядов клеток, ограниченных основанием внутреннего интегумента. Чуть позже в её состав входят соседние клетки нуцеллуса. В сформированном семени все клетки гипостазы утратили содержимое, клетки нижнего яруса становятся сплюснутыми, в них не всегда заметна полость, а более крупные клетки верхнего яруса (производные нуцеллуса) остаются широкопросветными, местами между ними возникают межклетники (рис. 3, В, Г).

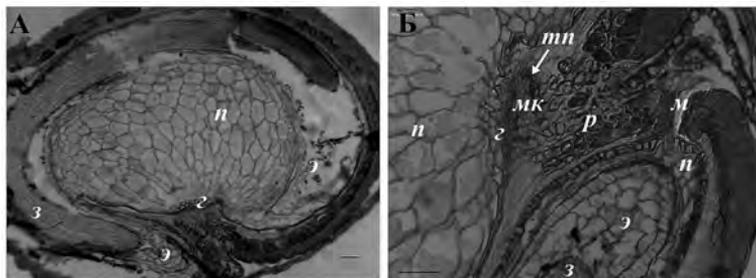


Рис. 2. Общая организация (А) и халазально-микротилярная область семени *Polycnemum arvense*, в котором зародыш достиг более двух третей своей длины.

Клетки гипостаза, рафе и халазы заполнены танинами.

Окрашивание алциановым синим.

Условные обозначения: з – гипостаза; з – зародыш; м – микропиле; мк – мелкоклеточная паренхима халазы; п – перисперм; р – рафе; пн – толстостенные паренхимные клетки халазы; э – эндосперм.

Масштабный отрезок – 50 мкм

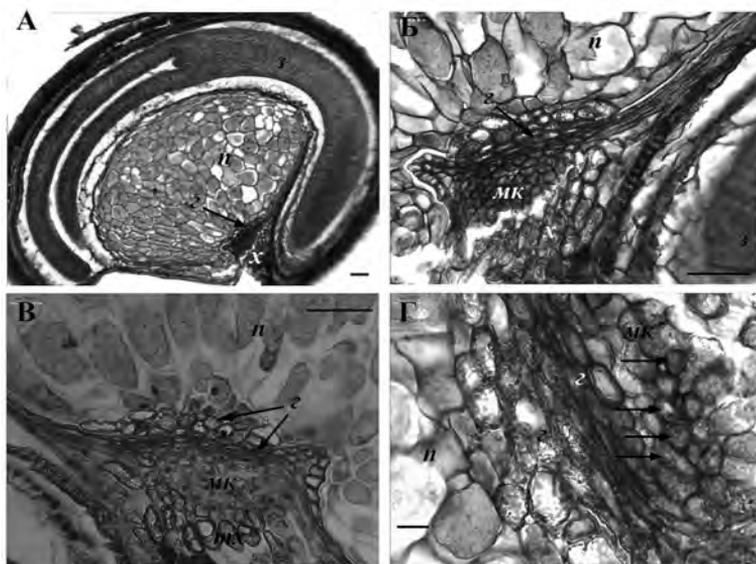


Рис. 3. Семя *Polycnemum arvense* на стадии сформированного зародыша (А)

и область гипостаза и мелкоклеточной паренхимы халазы (Б–Г).

Окрашивание алциановым синим с гематоксилином (А, Б, Г)

и проционовым синим (В).

Условные обозначения: з – гипостаза; з – зародыш; мк – мелкоклеточная паренхима халазы;

п – перисперм; пн – таниносодержащие клетки халазы; х – халаза;

стрелки указывают ядра в клетках халазы.

Масштабный отрезок – 50 мкм (А–В) и 10 мкм (Г)

Халазальная зона сформированного семязачатка состоит из довольно крупных периферических паренхимных клеток, в которых откладывается транзитный крахмал (Veselova et al., 2018), и лишённой крахмала мелкоклеточной паренхимы, располагающейся непосредственно под гипостазой (рис. 1). Среди этой мелкоклеточной паренхимы разбросаны группы ещё более мелких, но более толстостенных клеток (рис. 1, Б, Г). В мелкоклеточной паренхимной зоне заканчивается проводящий пучок, подходя вплотную к гипостазе.

Зона мелкоклеточной паренхимы выявляется рано, ещё до явной дифференциации клеток гипостазы (рис. 1, Б). Клетки мелкоклеточной ткани остаются жизнеспособными длительное время, до стадии почти сформированного зародыша (рис. 2, 3). В них сохраняются ядра, их оболочки не утолщаются, не одревесневают и не пропитываются танинами в отличие от окружающих их клеток гипостазы и халазы, а продолжают окрашиваться алциановым синим – подобно клеткам зародыша и перисперма (рис. 2, 3).

Гетероспермный вид *Atriplex sagittata* продуцирует мелкие семена с толстой спермодермой и крупные семена с тонкой спермодермой. Мелкое семя на стадии шаровидного зародыша имеет выпуклую гипостазу, состоящую из живых клеток с крупными ядрами и золотисто-жёлтыми включениями таниноподобных веществ (рис. 4). Под гипостазой располагаются более мелкие

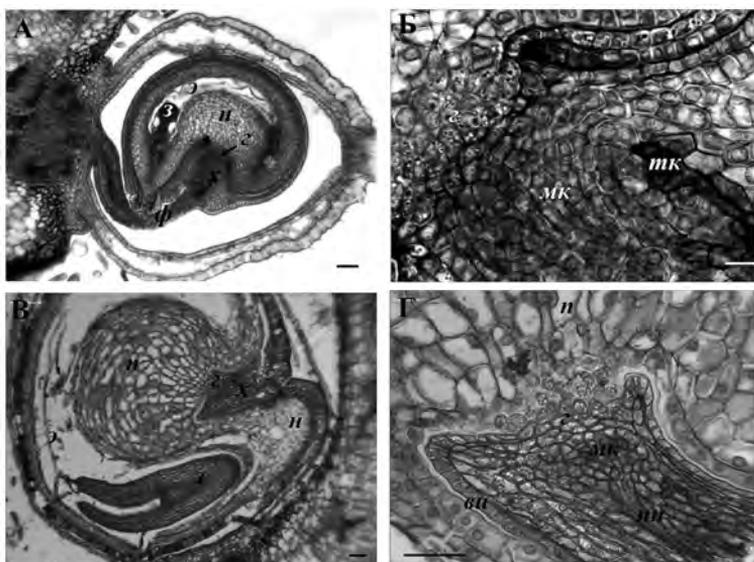


Рис. 4. Мелкое семя *Atriplex sagittata* на стадии шаровидного (А, Б) и торпедовидного зародыша (В, Г); общая организация (А, В) и гипостаз (Б, Г). Окрашивание гематоксилином.

Условные обозначения: *ви* – внутренний интегумент; *г* – гипостаз; *з* – зародыш; *н* – нуцеллус; *п* – перисперм; *мк* – мелкоклеточная паренхима халазы; *пп* – проводящий пучок; *тк* – толстостенные клетки халазы; *ф* – фуникулус; *х* – халаза; *э* – эндосперм.

Масштабный отрезок – 50 мкм (А–В) и 10 мкм (Г)

паренхимные клетки с крупными ядрами, среди которых встречаются группы клеток с утолщёнными оболочками. На этой стадии развития область гипостазы и паренхимной ткани под ней выглядят сходно с таковой у *Polycnemum arvense*. В гипостазе можно выделить 2–4 слоя плотно прилегающих друг к другу живых клеток, ограниченных основанием внутреннего интегумента, и 2–3 слоя рыхло расположенных над ними округлых клеток с включениями танинов. По-видимому, этот верхний ярус, происходящий из нуцеллуса, претерпевает дезинтеграцию.

Крупное семя *Atriplex sagittata* на стадии зародыша, достигшего более половины своей длины, демонстрирует многослойную гипостазу, верхние ряды которой явно являются производными нуцеллуса (рис. 5, А, Б). К этому времени сформирован перисперм – все клетки нуцеллуса заполнены крахмальными зёрнами, кроме клеток эпидермиса, вплотную подходящих к гипостазе. Все клетки гипостазы остаются широкопросветными и сохраняют ядра. На столь продвинутой стадии развития гипостаза не проявляет никаких признаков сплющивания своих слоёв, отмирания клеток или даже отложения танинов. Тонкие оболочки клеток гипостазы продолжают давать реакцию ШИК (т.е. не одревесневают и не пропитываются танинами) и окрашиваются так же, как и оболочки клеток перисперма и паренхимы под гипостазой.

Среди этой паренхимы, как и во всех предыдущих случаях, отмечены группы мелких толстостенных клеток. По сравнению с мелкими семенами *Atriplex sagittata*, у которых уже на стадии шаровидного зародыша клетки гипостазы пропитываются танинами и частично дезинтегрируют, гипостаза крупных семян функционирует значительно дольше, обеспечивая дальний транспорт метаболитов для дальнейшего построения зародыша.

У *Talinum triangulare* на стадии раннего торпедовидного зародыша гипостаза представлена мелкими сморщенными клетками (по-видимому, производными нуцеллуса), пропитанными танинами, и полоской из сплюснутых клеток под ними. Под этой разрушающейся гипостазой располагается хорошо выраженная живая ткань из тонкостенной мелкоклеточной паренхимы, в которой разбросаны группы ещё более мелких клеток с утолщёнными оболочками. Оболочки всех клеток этой ткани окрашиваются алциановым синим в отличие от оболочек клеток гипостазы и ниже расположенных клеток халазы и рафе, заполненных танинами.

Lychnis coronaria демонстрирует формирование 3-ярусной гипостазы. Уже на стадии проэмбрио (рис. 6, А) различимы 3–4-слойный ярус гипостазы, ограниченный основанием внутреннего интегумента (тёмноокрашенные оболочки) и 1–4-слойный верхний ярус крупных клеток в виде «шапочки» (производных нуцеллуса). Оболочки этих клеток гипостазы утолщены, ядра имеют признаки отмирания. К этим слоям гипостазы снизу примыкают живые узкие клетки халазы, которые начали делиться параллельно гипостазе, давая ровные ряды нижнего, третьего, яруса гипостазы. Этот ярус будет вполне

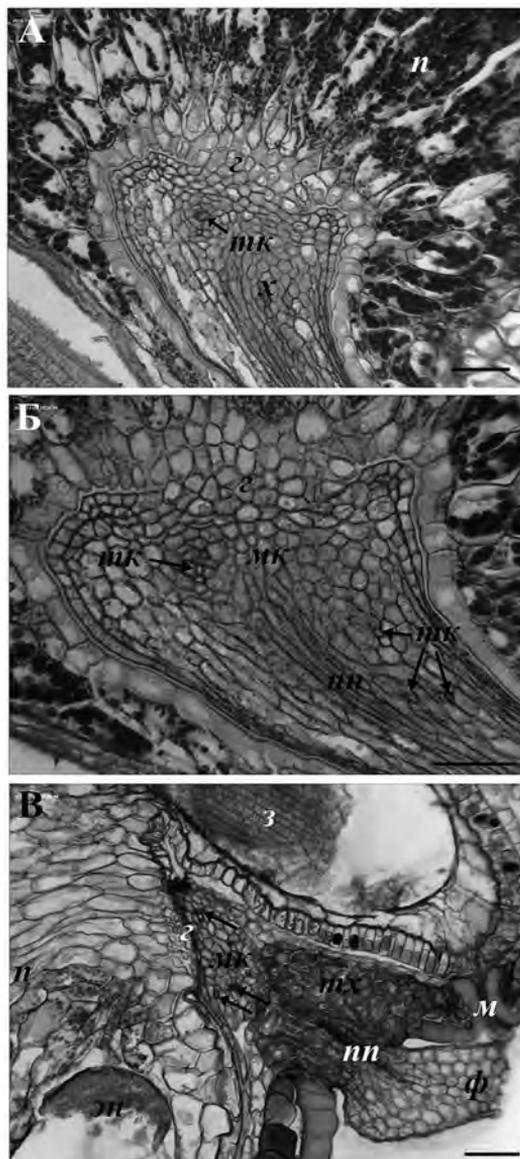


Рис. 5. Область гипостазы крупного семени *Atriplex sagittata* на стадии зародыша, достигшего более половины своей длины (А, Б), и семени *Talinum triangulare* на стадии раннего торпедовидного зародыша (В). Реакция ШИК (А, Б) и окрашивание алциановым синим и гематоксилином (В).

Условные обозначения: г – гипостаза; з – зародыш; м – микропиле; мк – мелкоклеточная паренхима халазы; п – перисперм; пп – проводящий пучок; тк – толстостенные клетки халазы; тк – таниносодержащие клетки халазы; ф – фуникулус; х – халаза; эн – эндосперм; стрелки указывают толстостенные клетки халазы. Масштабный отрезок – 50 мкм

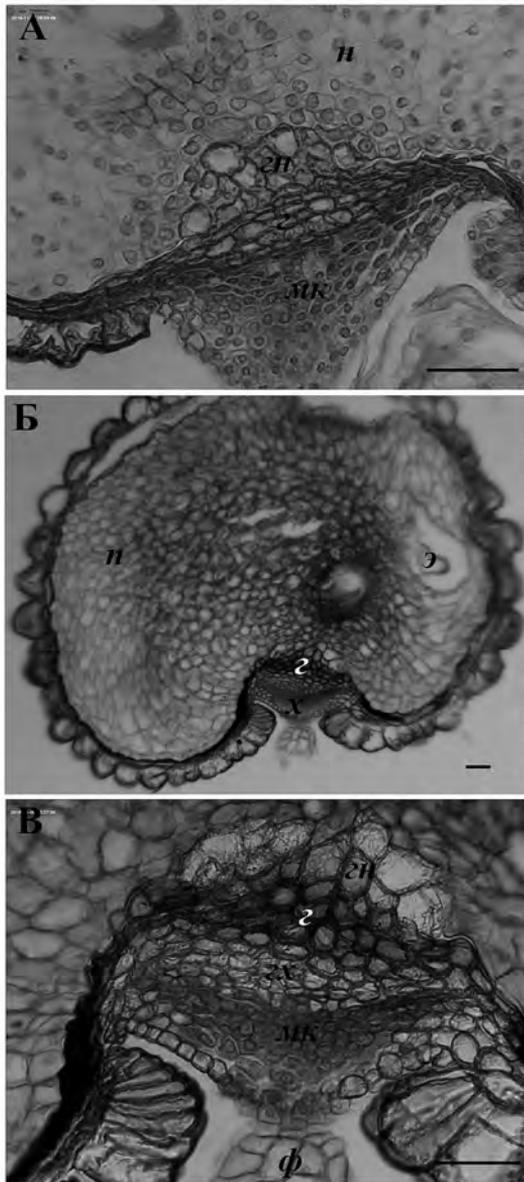


Рис. 6. Строение гипостазы *Lychnis coronaria*.

А – гипостаза на стадии проэмбрио; Б – строение семени на стадии шаровидного зародыша; В – гипостаза на стадии шаровидного зародыша.

Окрашивание метиловым зелёным и пиронином (А), реакция ШИК и окрашивание светлым зелёным (Б, В).

Условные обозначения: г – первичная гипостаза; гп – гипостаза нуцеллярного происхождения; гх – гипостаза халазального происхождения;

мк – мелкоклеточная паренхима халазы; н – нуцеллус; п – перисперм;

ф – фуникулус; х – халаза; э – эндосперм.

Масштабный отрезок – 50 мкм

сформирован на стадии шаровидного зародыша (рис. 6, Б, В), когда все 3 яруса гипостазы представлены широкопросветными клетками с утолщёнными оболочками, которые в ходе реакции ШИК не окрашиваются, так как, возможно, одревесневают либо пропитываются танинами. В верхнем ярусе гипостазы на этой стадии заметны отложения танинов. Ядра остались только в клетках нижнего яруса, который возник последним. Под гипостазой, как и во всех предыдущих случаях, располагается паренхима из мелких клеток с ядрами и оптически плотной цитоплазмой.

Обсуждение результатов

Гипостаза описанных выше видов – в основном двойственного происхождения, возникающая из: 1) пограничной зоны между нуцеллусом и халазой, ограниченной внутренним интегументом, и 2) клеток нуцеллуса, прилегающих к этой зоне. Исключение составляет 3-ярусная гипостаза *Lychnis coronaria*, у которой нижний, третий, ярус формируется благодаря пролиферирующим делениям клеток халазы.

Считается, что гипостаза как транзиторный орган функционирует только на ранних стадиях развития, в красинуцеллятных семязачатках – до стадии шаровидного зародыша (Bouman, 1984; Шамров, 2008). После этого оболочки клеток гипостазы лигнифицируются, клетки пропитываются танинами, и гипостаза теряет свою транзиторную функцию. По-видимому, это не вполне справедливо. Так, несмотря на то, что на этой стадии, как правило, происходит утолщение клеточных оболочек в гипостазе и отложение танинов, клетки могут сохранять живое содержимое, в том числе ядра, как у *Polycnemum arvense* и *Atriplex sagittata* (крупные семена). У последнего вида и на более поздней стадии торпедовидного зародыша гипостаза состоит из живых клеток. У крупных семян *Atriplex sagittata* на стадии зародыша, достигшего более половины своей длины, гипостаза вообще не содержит признаков деградации: оболочки её клеток остаются неутолщёнными, в клетках сохраняются интактные ядра, нет даже отложения танинов, с чего обычно начинаются процессы старения гипостазы. Такое длительное сохранение жизнеспособной гипостазы, возможно, связано с необходимостью формирования очень крупного семени.

По-видимому, раннее отложение танинов в клетках гипостазы не означает немедленного прекращения её транзиторных функций. Возможно, что пропитывание танинами ухудшает апопластное передвижение растворов, но сохраняет движение через плазмодесмы (Boesewinkel, Bouman, 1984). Как и у *Polycnemum arvense*, отложение танинов в клетках экзотесты и эндотегмена на стадии раннего шаровидного зародыша у этого вида не приводит к потере жизнеспособности этих клеток. В это время только начинается формирование толстых оболочек клеток экзотесты и отложение специфических вторичных оболочек в клетках эндотегмена (Veselova et al., 2016).

По-видимому, время активного существования гипостазы может быть различным. Однако во всех случаях оно оканчивается гораздо раньше, чем будет полностью сформировано семя. У *Polycnemum arvense* на стадии раннего торпедовидного зародыша полностью исчерпаны внутренние резервы запасных веществ семени, которые поступали через гипостазу из паренхимы халазы, интегументов и некоторых зон нуцеллуса (Veselova et al., 2018). Дальнейшее формирование зародыша, эндосперма и перисперма возможно лишь благодаря дальнему транспорту веществ из материнского растения. Но латеральный путь передвижения метаболитов из интегументов в нуцеллус (минуя гипостазу) исключён хотя бы из-за мощной внутренней кутикулы, которая сохраняется до конца развития семени. Такая кутикула присутствует и у остальных описанных выше представителей Caryophyllales.

По-видимому, у этих растений нет иного пути поступления метаболитов в нуцеллус (перисперм), как только через гипостазу, утратившую свою активную физиологическую роль, но, по-видимому, способную пропускать через себя растворы. Действительно, опустошённые мёртвые клетки гипостазы, примыкающие к перисперму, обычно толстостенные, многопоровые и более крупные, чем клетки нижней части гипостазы, не спадающиеся и способные пропускать растворы. Нижние слои из более тонкостенных клеток обычно выглядят сплюснутыми, хотя какие-то просветы полостей остаются, что оставляет возможность прохождения растворов. Таким образом, гипостаза из мёртвых клеток, по-видимому, не превращается в непроеходимый для метаболитов барьер. В противном случае был бы невозможен транспорт веществ из удалённого источника.

Во всех рассмотренных примерах под гипостазой была обнаружена область паренхимы из мелких клеток с тонкими стенками и относительно крупными ядрами¹⁶. У *Polycnemum arvense* область мелкоклеточной паренхимы практически не менялась до конца развития семени, тогда как клетки, окружающие этот участок халазы, по мере развития семени теряли крахмал, живое содержимое, пропитывались танинами; соответственно изменялась и гипостаза. В мелкоклеточной паренхиме разбросаны одиночные клетки, группы или цепочки ещё более мелких клеток с утолщёнными оболочками. Эти клетки часто располагаются вдоль проводящего пучка. Мы предполагаем, что эти клетки возможно считать передаточными, обеспечивающими транспорт веществ на короткие расстояния (Jensen, 1965; Gunning, Pate, 1969; Esau, 1977; Wilms, 1980; Ермаков, Горяева, 1982; Willemse, Van Went, 1984; Johri et al., 1992).

Передаточные клетки, как правило, имеют выросты оболочки, направленные внутрь клетки. Поскольку плазмалемма примыкает к оболочке, поверхность её контакта с оболочкой сильно увеличивается. Эти клетки часто

¹⁶ Предварительные данные свидетельствуют о наличии такой же ткани и у *Amaranthus caudatus* L., *Cerastium biebersteinii* DC., *C. holostea* Hornem., *Spergularia rubra* (L.) J. Presl et C. Presl, *Myosoton aquaticum* (L.) Moench, *Pleuropetalum darwinii* Hook.

располагаются на границе взаимодействующих структур. Таковы оболочки базальной клетки зародыша, нитчатый аппарат антипод и стенки зародышевого мешка, протуберанцы клеточной оболочки гипостазы и др. Однако высоты оболочки не обязательны (Esau, 1977). Так, Н.Ж. Wilms (1980) описал в проводниковой зоне семяпочки *Spinacia oleracea* L. более мелкие толсто- и гладкостенные передаточные клетки, подобные обнаруженным нами в мелко-клеточной паренхиме исследованных видов и тоже, вероятно, выполняющие функцию проведения ассимилятов.

Мелкоклеточность паренхимы описанной зоны халазы приводит к увеличению объёма ядерного вещества на единицу объёма ткани, что, видимо, повышает уровень физиологической активности этой ткани. (Мелкоклеточность свойственна, например, нектарникам, что мы наблюдали у *Talinum* spp. и *Polycnemon arvense*.) Таким образом, эти анатомические особенности паренхимы, расположенной под гипостазой, не противоречат её гистохимической характеристике как халазального включения (Цингер, 1958), выполняющего вместе с гипостазой гаусториальную функцию на ранних стадиях развития семязачатка и семени.

По нашим данным, клетки халазального включения, в отличие от клеток гипостазы, остаются жизнеспособными очень долго и, возможно, способны заменить функцию гипостазы по привлечению метаболитов в семя. Даже после того, как все структуры семени сформированы, клетки халазального включения сохраняют живое содержимое с ядрами. Мы предполагаем, что это связано с необходимостью на последних этапах созревания семени отложить в оболочках этих клеток суберин, превратив халазальное включение в замыкающую структуру, окончательно изолирующую семя от внешней среды. О суберинизации клеток халазы есть упоминание в литературе (Netolitzky, 1926; Цингер, 1958).

Таким образом, халаза является не только пассивной зоной отложения запасных веществ и местом прохождения фуникулярного проводящего пучка, но и активным компонентом системы, обеспечивающей снабжение метаболитами нуцеллуса и развивающихся в нём структур. Халазальное включение на ранних стадиях развития семяпочки и семени работает совместно с гипостазой и, возможно, замещает её после дегградации последней на более поздних стадиях развития семени.

Работа выполнена по теме Государственного задания Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова № АААА-А16-116021660045-2.

Список литературы

Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во Моск. ун-та. 312 с.

Батыгина Т.Б., Шамров И.И. 1994. Гипостаза // Ред. Т.Б. Батыгина. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб.: Мир и семья. Т. 1. С. 168–169.

Ермаков И.П., Горяева О.В. 1982. Ультраструктура клеток семязачатка у некоторых представителей семейства паслёновых. М. 25 с. Деп. в ВИНТИ, №1851-82.

Савченко М.И. 1973. Морфология семязачатка покрытосеменных растений. Л.: Наука. 190 с.

Цингер Н.В. 1958. Семя, его развитие и физиологические свойства. М.: Наука. 285 с.

Шамров И.И. 1994. Халаза // Ред. Т.Б. Батыгина. Эмбриология цветковых растений. Терминология и концепции. СПб.: Мир и семья. Т. 1. С. 163–165.

Шамров И.И. 2008. Семязачаток цветковых растений: строение, функции, происхождение. М.: Т-во науч. изд. КМК. 350 с.

Bouman F. 1984. The ovule // Ed. B.M. Johri. Embryology of angiosperms. Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo: Springer-Verlag. P. 123–157.

Boesewinkel F.D., Bouman F. 1984. The seed structure // Ed. B.M. Johri. Embryology of angiosperms. Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo: Springer-Verlag. P. 567–610.

Esau K. 1977. Anatomy of seed plants. 2nd ed. New York: Wiley. 576 p.

Gunnig B.E.S., Pate J.S. 1969. «Transfer cells». Plant cells with wall ingrowths, specialized in relation to short distance transport of solutes—their occurrence, structure and development // Protoplasma. Vol. 68. No 1–2. P. 107–133.

Jensen W.A. 1965. The ultrastructure and histochemistry of the synergids of cotton // Amer. J. Bot. Vol. 52. No 3. P. 238–256.

Johri B.M., Ambegaokar K.B., Srivastava P.S. 1992. Comparative embryology of angiosperms. Berlin; Heidelberg: Springer-Verlag. Vols. 1/2. 1221 p.

Netolitzky F. 1926. Die Anatomie der Angiospermen-Samen // Hrsg. K. Linsbauer. Handbuch der Pflanzenanatomie. Berlin: Gebrüder Borntraeger. Abt. 2. Teil 3. Pteridophyten und Anthophyten. S. 1–364.

Souèges R. 1934. Exposés d'embryologie et de morphologie végétale. Paris: Hermann & Cie. T. 2. L'embryologie végétale: Résumé historique. 2^{me} époque: de Hanstein (1870) à nos jours. 59 p.

Tilton V.R. 1980. Hypostase development in *Ornithogalum caudatum* (Liliaceae) and notes on other types of modifications in the chalaza of angiosperms ovules // Canad. J. Bot. Vol. 58. No 19. P. 2059–2066.

Venkatenswarlu J., Prakasa Rao P.S. 1972. Embryological studies in some Combretaceae // Bot. Not. Vol. 125. No 2. P. 161–179.

Veselova T.D., Dzhililova Kh.Kh., Timonin A.C. 2016. Embryology of *Polycnemum arvense* L. (lower core Caryophyllales) // Wulfenia. Vol. 23. P. 221–240.

Veselova T.D., Dzhililova Kh.Kh., Timonin A.C. 2018. Dynamics of reserve substance allocation in the ovule and developing seed of *Polycnemum arvense* L. (Polycnemaceae, lower core Caryophyllales) // Wulfenia. Vol. 25. P. 1–16.

Willemse M.T.M., Van Went J.L. 1984. The female gametophyte // Ed. B.M. Johri. Embryology of angiosperms. Berlin; Heidelberg; New York; Tokyo: Springer-Verlag. P. 159–196.

Wilms H.J. 1980. Development and composition of the spinach ovule // Acta Bot. Neerl. Vol. 29. No 4. P. 243–260.

**АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ
АРЕОЛЬНОГО КОМПЛЕКСА
У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ МАММИЛЛАРИЕАЕ (САСТАСЕАЕ)
В СВЯЗИ С ФОРМИРОВАНИЕМ В ЭТОЙ ТРИБЕ
ПОДОБИЯ ТИПИЧНОЙ ПОБЕГОВОЙ ОРГАНИЗАЦИИ**

Л.В. Озерова, А.К. Тимонин

Ozerova L.V., Timonin A.C. TUBERCLE ANATOMY IN THE SERIES OF MEMBERS OF MAMMILLARIEAE (CACTACEAE) WITH INCREASING SECONDARY SHOOT-LIKE BAUPLAN

The tubercles become more like the leaves in the series *Mammillaria vetula* ssp. *gracilis* – *M. decipiens* ssp. *albescens* – *M. longimamma* to culminate in *Leuchtenbergia principis* whose the longest triquetrous tubercles resemble the leaves of co-inhabiting *Agave* species (the plant resultantly simulates small agave). All these tubercles are of the same anatomical type, but those of *L. principis* have hypodermis of small cells with thickened pitted walls. The cortex highly exceeds the stele. The outer cortical chlorenchyma consists of oblique outward ascending rows of 3–8 short palisade cells. It is discontinuous in the tubercle tip. Larger longitudinally elongate cells with chloroplasts constitute the inner cortical parenchyma. Vascular plexus of thin bundles is in between these cortical tissues. The cortex is poorly delimited from the narrower stele whose parenchyma is hardly distinguishable from the inner cortical counterpart. The xylem of the stellar bundles is accompanied by the wide-band tracheids in the distal part of the tubercle. Number of these tracheids increases acropetally to give rise to terminal hydrocytic body which substitutes the stelar bundles. *Mammillaria vetula* has the largest specific obconic hydrocytic body in its ordinary small firm tubercles. Such a body takes up to distal third of the tubercle and makes it rigid. The cortical bundles mostly branch off the stelar ones in the basal part of tubercle and merge with the hydrocytic body in its tip.

Leaf-like transformation of the tubercles is associated with reduction of specific size of the hydrocytic body therein up to the discontinuous mass in *L. principis*. Deeply reduced hydrocytic body makes the tubercles flexible in *Mammillaria* species, but they remain firm in *L. principis* due to rigid hypodermis. The more leaf-like is the tubercle, the more water-consuming are its tissues. Highly reduced hydrocytic body in the leaf-like tubercles shows that the wide-band tracheids it consists of are unimportant for water-supplying of the chlorenchyma and inner parenchyma of the tubercle cortex. The wide-band tracheids in mammillarias seem to load xylem with condensed water which is absorbed by the spines clustered on the tubercle tip. The concerned tubercles resemble the genuine terete leaves of *Austrocyliindropuntia subulata*. Whether this similarity results from the complex nature of the tubercle derived from congenitally fused areola and the base of its subtending leaf, is to be explored. Anyway, the tubercle anatomy evolved allows the tubercle to transform into the leaf-like organ while keeping its anatomy nearly unaltered.

Keywords: anatomy, cactus tubercle, wide-band tracheid, hydrocytic body, chlorenchyma, terete leaf, *Austrocyliindropuntia*, *Mammillaria*, *Leuchtenbergia*.

Хорошо известно различие анатомического строения вегетативных органов, в первую очередь, стеблей надземных побегов, у растений разных жизнен-

ных форм (Раздорский, 1949; Esau, 1977; Лотова, 2000). Однако немногие исследователи, и Л.И. Лотова в их числе (Лотова, 1962; Лотова, Морозова, 1964), подробно анализировали анатомические преобразования органов в контексте эволюции жизненных форм (напр., Барыкина, 1971, 1979; 2005). В результате анатомо-биоморфологические исследования остаются фрагментарными и явно недостаточны для понимания сопряжённой трансформации жизненных форм и анатомической организации высших растений.

Одно из наиболее глубоких изменений жизненной формы и анатомической структуры стеблей произошло в семействе *Cactaceae* Juss. (Troll, 1935; Terrazas Salgado, Mauseth, 2002; Nyffeler, 2002; Mauseth, 2006; Ogburn, Edwards, 2009), низшие представители которых ещё сохраняют типичную побеговую организацию со слабо суккулентными трофофиллами и стеблями, а высшие – полностью утратили трофофиллы, но обладают суккулентными стеблями, как правило, с рёбрами или сосочками сложной природы. Всем представителям *Cactaceae* свойственны метаморфизированные в ареолы (спящие) почки (Troll, 1935; Vuxbaum, 1950; Nyffeler, 2002; Mauseth, 2017a). Именно становление такой своеобразной организации было в центре внимания исследователей, занимавшихся анатомией кактусов. Были выявлены анатомические особенности стеблей, составившие структурную предпосылку возникновения характерного стебля кактусов (Edwards et al., 2005; Griffith, 2008; Ogburn, Edwards, 2009), варианты его анатомического строения в разных таксонах *Cactaceae* (Terrazas Salgado, Mauseth, 2002; Terrazas, Arias, 2003), функциональное значение анатомических признаков (Sajeva, Mauseth, 1991; Mauseth, Sajeva, 1992; Mauseth, 2006); анатомические данные были использованы в интерпретации морфологической природы ареол, колючек и сосочков (Ganong, 1895; Troll, 1935; Vuxbaum, 1950; Mauseth, 2017b).

Однако в семействе *Cactaceae* происходила не только утрата типичной организации побега, но и «возвращение к листостебельной организации» в *Opuntioideae* (*Brasiliopuntia brasiliensis* (Willd.) A. Berger) и у высших *Cactoideae* из родства *Mammillaria* и *Rhipsalis*, причём не только независимо, но и на разной структурной основе (Vuxbaum, 1950).

Для кактусов из родства *Mammillaria* характерны сосочки, представляющие собой конгенитально сросшиеся ареолу и основание кроющего листа (Troll, 1935; Vuxbaum, 1950). Сосочки маммилляриевых в настоящее время принято трактовать как реверсию к анцестральному состоянию *Cactoideae* (Higgins, 1936; Vuxbaum, 1950; Butterworth et al., 2002; Hernández-Hernández et al., 2011). У большинства видов сосочки представляют собой короткие, 2–5-миллиметровые, параболаидальные выросты, увенчанные пучком колючек (рис. 1, А). Однако у некоторых представителей сосочки достигают длины в 1–2 см, становятся основными органами фотосинтеза и напоминают листья (Higgins, 1936; Vuxbaum, 1950; Voke, Anderson, 1970) (рис. 1, В). Ещё более длинные трёхгранные сосочки *Leuchtenbergia principis* Hook. (рис. 1, Г)

вкуче с весьма коротким стеблем придают растению сходство с обитающей совместно с ней *Agave lophantha* Schiede (Troll, 1935).

Между *Leuchtenbergia* и *Mammillaria* нет преемственности, так как эти роды находятся в сестринских кладах трибы Cacteae и довольно далеки друг от друга (Butterworth et al., 2002; Bárcenas et al., 2011; Hernández-Hernández et al., 2011; Vázquez-Sánchez et al., 2013). Однако длинососочковые представители известны и в базальной кладе Cacteae, появившейся до разделения клад, включающих *Leuchtenbergia* и *Mammillaria* (Vázquez-Sánchez et al., 2013). Поэтому образование длинных листовидных сосочков возможно считать общей эволюционной тенденцией Cacteae, а разные виды *Mammillaria* и *Leuchtenbergia principis* – общим проявлением прогрессирующей реализации этой тенденции (рис. 1).

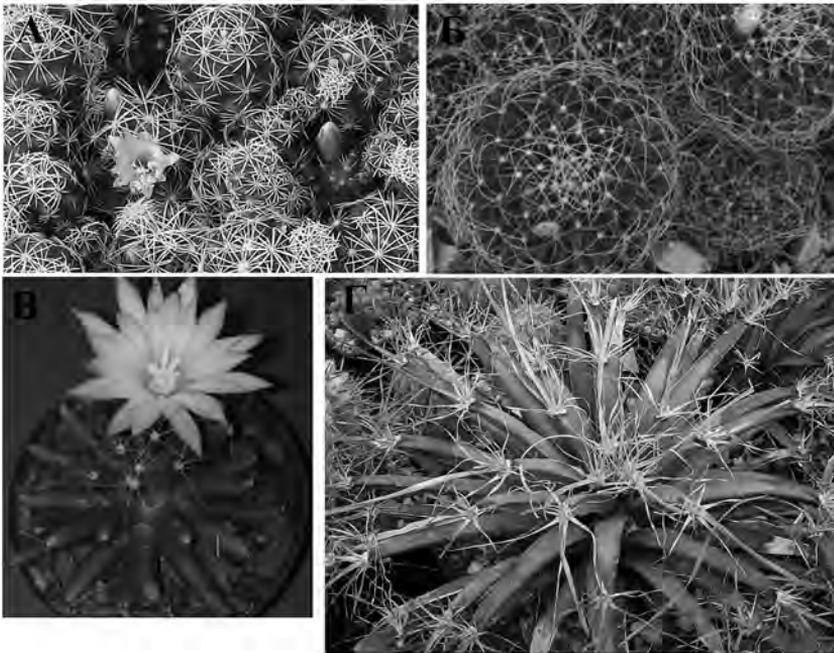


Рис. 1. Тенденция усиления листовидности сосочков в трибе Mammillarieae, внешний вид растений.

- А – *Mammillaria vetula* ssp. *gracilis* с типичными короткими сосочками,
Б – *M. decipiens* ssp. *albescens* с удлинёнными сосочками;
В – *M. longitamma* с длинными сосочками, подобными вальковатым листьям;
Г – *Leuchtenbergia principis* с длинными трёхгранными листовидными сосочками

В отличие от общей для Cactaceae тенденции к утрате типичной побеговой организации, тенденция к повторному приобретению кактусами листо-

стебельного облика розеточного листового суккулента типа *Agave* до сих пор мало привлекала внимание исследователей. Насколько нам известно, детально описана только анатомия типичных коротких сосочков *Mammillaria gracilis* Pfeiff. (Darbishire, 1904).

Чтобы восполнить этот пробел, мы провели сравнительно-анатомическое исследование сосочков *Mammillaria vetula* ssp. *gracilis* (Pfeiff.) D.R. Hunt, *M. decipiens* ssp. *albescens* (Tiegel) D.R. Hunt, *M. longimamma* DC. и *Leuchtenbergia principis* Hook., а также настоящих вальковатых трофофиллов *Austrocylindropuntia subulata* (Muehl.) Vakeb., внешне сходных с длинными сосочками маммиллярий (рис. 2).



Рис. 2. Внешний вид верхушки побега *Austrocylindropuntia subulata* с настоящими вальковатыми листьями

Материал и методы

В качестве источника материала были использованы растения из Фондовой оранжереи Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН. Веточки *M. vetula*, *M. decipiens* и *M. longimamma*, отдельные сосочки *L. principis* и листья *A. subulata* были зафиксированы в 70%-м этаноле. Фиксированный материал дегидратировали в спиртах восходящей крепости и через смеси этанола и ксилола и ксилол заключали в парафин по стандартной методике (Прозина, 1960) для последующего изготовления микротомных срезов. Продольные и поперечные срезы сосочков и листьев толщиной 20 мкм депарафинировали, окрашивали карболовым фуксином и гематоксилином Делафильда с последующим заключением в канадский бальзам (Барыкина и др., 2004). Фотографии выполнены цифровой камерой, встроенной в световой микроскоп Nikon H550L. Схемы вырисованы под бинокулярным микроскопом МБС-1 с координатной сеткой.

Результаты

Austrocylindropuntia subulata. Лист цилиндрический, центрического в узком смысле (Озерова, Тимонин, 1993) типа, амфистомный, тотально суккулентного (Griffiths, Males, 2017) типа (рис. 3; 4, А). Периферический мезофилл представлен палисадной хлоренхимой, 3–6 слоёв клеток которой слагают чёткие косо восходящие к эпидерме и верхушке листа ряды клеток (рис. 4, Б). Внутренняя часть листа выполнена крупными изодиаметрическими клетками с хлоропластами, по-видимому, слагающими губчатую хлоренхиму; специализированной водозапасающей ткани в листе нет. В обеих тканях встречаются крупные или гигантские слизевые идиобласты (рис. 4, А, Б). Два тесно сближенных медианных пучка проходят в толще губчатой хлоренхимы в нижней половине листа (рис. 3; 4, А) и дистальнее сливаются в единый пучок, доходящий до самой верхушки листа, причём флоэма оканчивается раньше ксилемы (рис. 4, В, Г). Эти пучки коллатеральные, с адаксиальной ксилемой и абаксиальной флоэмой. К ксилеме местами прилежат немногочисленные бочонковидные (wide-band, Mauseth, 2006) трахеиды-гидроциты. От медианных пучков ответвляются мелкие латеральные пучки, формирующие сплетение пучков по внутреннему краю массива палисадной хлоренхимы (рис. 3; 4, Б).

Mammillaria vetula ssp. gracilis (рис. 1, А) имеет типичные для маммиллярий жёсткие мелкие сосочки до 8 мм длиной с пучком дуговидно изогнутых коротких колючек, располагающихся пучком на дне терминальной депрессии, которой оканчивается сосочек. Под пучком колючек находятся 2–4 слоя отмерших клеток, включая и эпидермальные, которые представляют своеобразный постамент для пучка колючек (рис. 5; 6, Д).

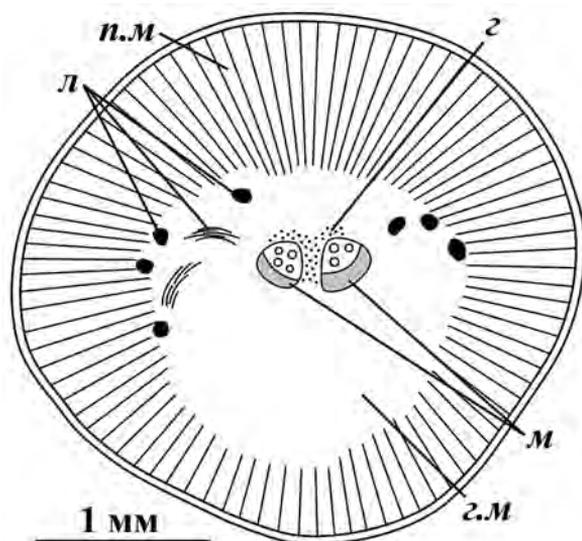


Рис. 3. Схема поперечного среза листа *A. subulata*.

Условные обозначения: г – массив гидроцитов; г.м – губчатая хлоренхима мезофилла; л – латеральные пучки, слагающие периферийный плексус; м – медианные пучки; п.м – палисадная хлоренхима мезофилла

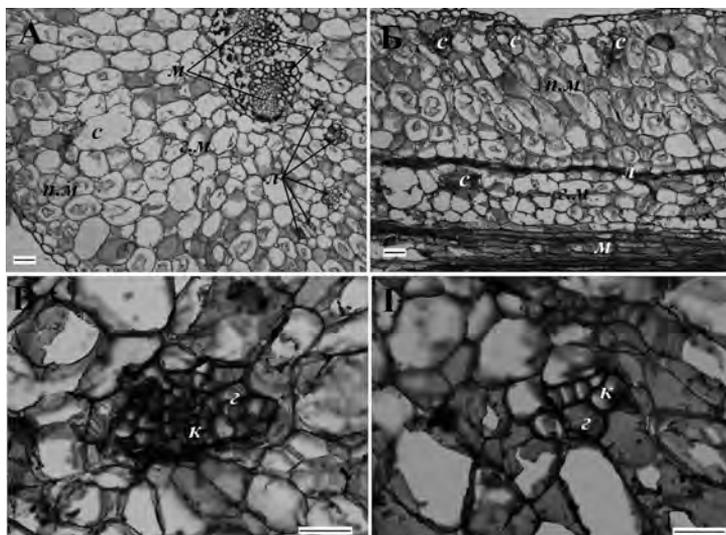


Рис. 4. Детали строения листа *A. subulata*.

А – участок поперечного среза средней части листа, Б – участок продольного среза средней части листа; В – гидроцитная обкладка медианного пучка; Г – окончание медианного пучка в верхушке листа.

Обозначения: г – гидроциты; г.м – губчатая хлоренхима мезофилла; к – ксилема; л – латеральные пучки; м – медианные пучки; п.м – палисадная хлоренхима мезофилла; с – слизевая клетка.

Масштабный отрезок – 100 мкм (А, Б) и 50 мкм (В, Г).

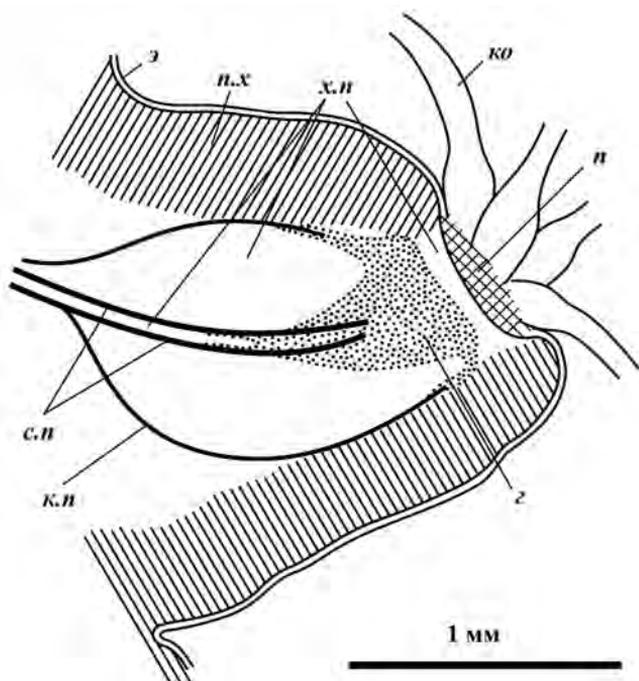


Рис. 5. Схема продольного среза сосочка *M. vetula ssp. gracilis*.
 Условные обозначения: г – массив гидроцитов; ко – колючка;
 к.п – кортикальный пучок; п – постамент под пучком колючек;
 п.х – палисадная хлоренхима; с.п – стелярный пучок;
 х.п – хлорофиллоносная паренхима кортекса и стелы; э – эпидерма

Сосочки амфистомные, радиально симметричные (рис. 6, А, Г). Хлоренхима располагается субэпидермально по бокам сосочка и отсутствует под постаментом (рис. 5, 6, Д). Она представлена 5–6 слоями палисадных клеток в центрифугально косо восходящих рядах (рис. 6, Б). На вогнутой верхушке сосочка хлоренхимы нет (рис. 6, Д). Внутренняя часть сосочка выполнена продольно удлинёнными водозапасающими клетками с довольно многочисленными хлоропластами (рис. 6, Б). Из стебля в сосочек входит пучок, разделяющийся на 5–7 эндоскопических глубинных пучков, располагающихся близко друг к другу (рис. 6, А). Эти пучки не доходят до терминальной депрессии сосочка с пучком колючек (рис. 5), причём ксилема простирается дальше флоэмы.

Несколько ниже середины сосочка при ксилеме глубинных пучков появляются бочонковидные трахеиды-гидроциты. Акропетально их число возрастает, и они выполняют всё пространство между глубинными пучками и появляются снаружи от них – в дистальной половине сосочка возникает единый массив гидроцитов (рис. 6, Г). Этот массив сильно расширяется, почти дости-

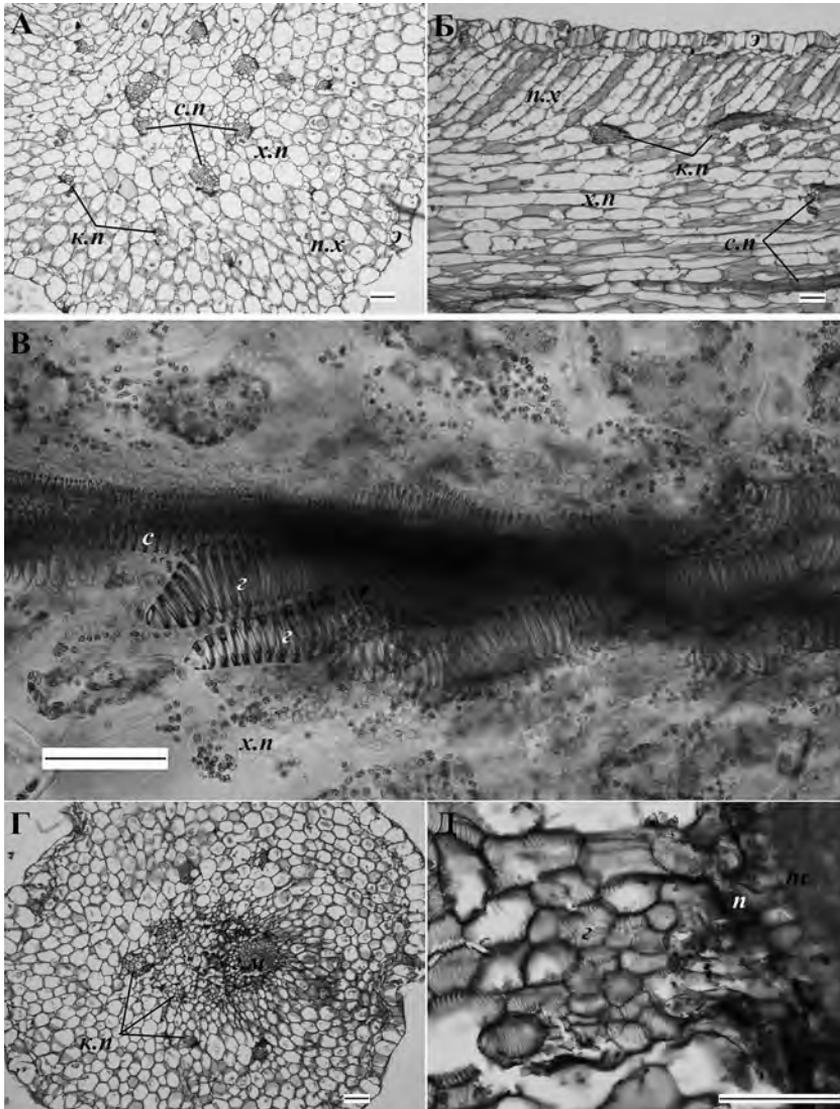


Рис. 6. Анатомическое строение сосочка *M. vetula ssp. gracilis*.

А – поперечный срез в нижней трети сосочка;
 Б – продольный срез в нижней трети сосочка; В – переход стелярного пучка
 в массив гидроцитов в дистальной части сосочка; Г – поперечный срез
 дистальной части сосочка; Д – продольный срез дистальной части сосочка.

Условные обозначения: г – гидроцит; г.м – терминальный массив гидроцитов;
 к.п – кортикальный пучок; п – паренхима; пс – постамент под пучком колючек;
 п.х – палисадная хлоренхима; с – сосуд ксилемы пучка; с.п – стелярный пучок;
 х.п – хлорофиллоносная паренхима кортекса и стелы; э – эпидерма.

Масштабный отрезок – 100 мкм

гая палисадной хлоренхимы, и полностью замещает глубинные пучки. Массив гидроцитов чашевидно вогнут на верхушке соответственно форме верхушки самого сосочка. Дистальнее гидроцитного массива располагаются 2–3 слоя водозапасающих хлорофиллоносных клеток (рис. 6, Д), отделяющие его от 2–4-слойной пластинки отмерших тканей, подстилающих пучок колючек.

В нижней трети сосочка от глубинных пучков ответвляются пучки, отклоняющиеся наружу и слагающие периферийную сеть пучков по границе палисадной хлоренхимы и водозапасающей паренхимы (рис. 5; 6, А, Б, Г). Местами эти пучки соединяются с пучками стелы анастомозами, состоящими либо только из флоэмы и ксилемы, либо из флоэмы и ксилемы, ассоциированной с гидроцитами, либо из одних гидроцитов. Сами кортикальные пучки почти на всём своём протяжении не ассоциированы с гидроцитами, и только у верхушки сосочка они сливаются с выступами массива гидроцитов, отходящими от его дистального края (рис. 5).

Mammillaria decipiens ssp. *albescens* (рис. 1, Б) имеет мягкие сосочки до 20 мм длиной с пучком довольно длинных прямых колючек в терминальной депрессии (рис. 7). Дно депрессии выстлано 3–4 слоями отмерших и суберинизированных клеток, представляющих постамент для пучка колючек и выполняющих, по-видимому, роль опоры для них (Mauseth, 2017a).

Сосочки амфистомные, радиально симметричные. Хлоренхима располагается субэпидермально по бокам сосочка и отсутствует под постаментом (рис. 7). Она состоит из 4–7 слоёв палисадных клеток в чётких центрифугально косо восходящих рядах. Внутреннюю часть сосочка занимает водозапасаю-

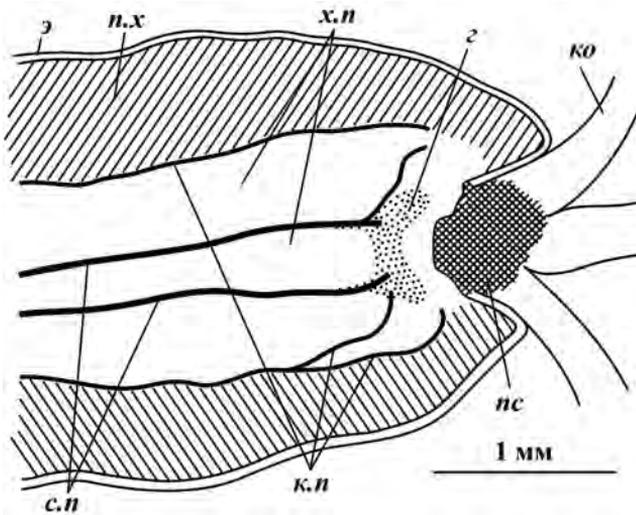


Рис. 7. Схема продольного среза верхушки сосочка *M. decipiens* ssp. *albescens*.

Условные обозначения: г – массив гидроцитов; ко – колючка; к.п – кортикальный пучок; пс – постамент под пучком колючек; п.х – палисадная хлоренхима; с.п – стелярный пучок; х.п – хлорофиллоносная паренхима кортекса и стелы; э – эпидерма

щая паренхима с многочисленными хлоропластами в крупных продольно удлинённых клетках. Два-три слоя похожих, только более мелких, клеток находятся и под отмершей тканью постамента.

Стела сосочка толще, чем у предыдущего вида – соответственно большому диаметру сосочка. Её 4–7 пучков более расставлены и окружают более толстую паренхимную сердцевину. Гидроцитная система развита довольно слабо: гидроциты появляются только в дистальной 1/5 сосочка, а массив гидроцитов представлен тонкой блюдцевидной структурой, к базископической стороне которой подходят стелярные пучки, а с краёв – пучки кортикального сплетения.

Кортикальное сплетение состоит из эндоскопических пучков, ответвляющихся от пучков стелы в основании сосочка и проходящих по границе хлоренхимы и водозапасающей паренхимы, ветвясь и анастомозируя.

Mammillaria longimamma имеет самые крупные из исследованных нами мамиллярных сосочки – 12–25 × 5–8 мм (рис. 1, В). Они мягкие, амфистомные и радиально симметричные, с пучком длинных колючек в терминальной ямке на многослойном пьедестале из отмерших клеток (рис. 8).

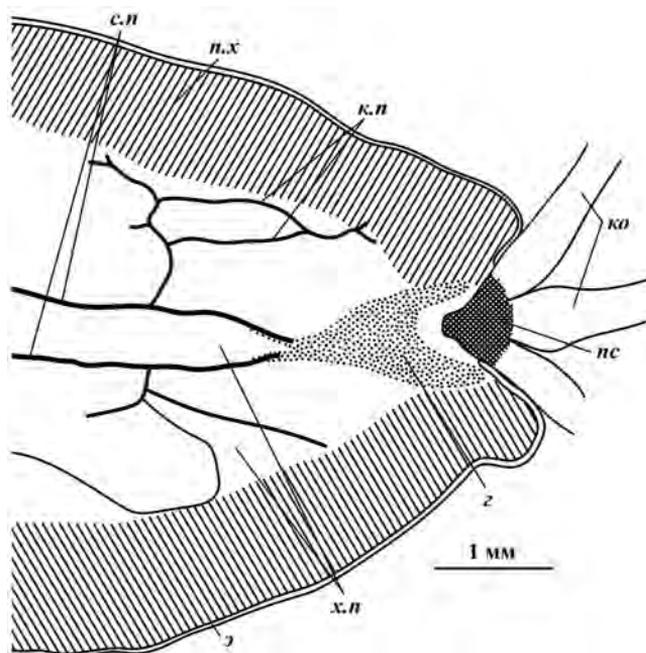


Рис. 8. Схема продольного среза верхушки сосочка *M. longimamma*.

Условные обозначения: г – массив гидроцитов; ко – колючка; к.п – кортикальный пучок; пс – постамент под пучком колючек; п.х – палисадная хлоренхима; с.п – стелярный пучок; х.п – хлорофиллоносная паренхима кортекса и стелы; э – эпидерма

Субэпидермальная хлоренхима локализована по бокам сосочка и отсутствует под терминальной ямкой. Она представлена 5–8 слоями палисадных клеток в центрифугально косо восходящих рядах. Внутренняя часть кортекса выполнена водозапасающей паренхимой из продольно удлинённых клеток с многочисленными хлоропластами. Такая же паренхима, только более мелкоклеточная, располагается под пьедесталом на верхушке сосочка.

Стела наиболее толстая, её 5–7 широко расставленных коллатеральных пучков окружают широкую сердцевину. В дистальной 1/5 сосочка в стеле появляются гидроциты, ассоциированные с ксилемой на концах стелярных пучков. Акропетально число гидроцитов возрастает, и возникает чашевидный массив гидроцитов (рис. 8), более крупный, чем у предыдущих видов. Однако относительные его размеры существенно меньше, чем у *M. vetula* ssp. *gracilis*, и тем более – чем у *M. decipiens* ssp. *albescens*.

Кортикальные пучки ответвляются от стелярных в нижней половине сосочка, проходят на разных расстояниях от стелы, ветвясь и анастомозируя друг с другом и со стелярными пучками (рис. 8). Они слагают кортикальную сеть, пронизывающую хлорофиллоносную паренхиму, отдельные пучки которой подходят и к палисадной хлоренхиме. В верхушке сосочка кортикальные пучки причленяются к краю чашевидного массива гидроцитов.

Leuchtenbergia principis. Трёхгранные сосочки до 15 см длиной (рис. 1, Г) завершаются небольшой ямкой, в которой располагается ареола с плоскими колючками. Под пучком колючек находится многослойный очень жёсткий постамент из отмерших клеток (рис. 9).

Сосочек радиально симметричен (порядок симметрии 3), омнистомный. Под эпидермой располагается прерывающаяся под устьицами 2–3-слойная гиподерма из слабо вытянутых продольно клеток без хлоропластов с утолщёнными пористыми стенками; большинство клеток внутренних слоёв гиподермы – слизевые. Под постаментом гиподермы нет (рис. 9). Субгиподермально находится палисадная хлоренхима, клетки которой имеют низкую степень палисадности и располагаются по 6–8 в центрифугально косо восходящих рядах. Внутренняя часть сосочка выполнена хлорофиллоносной тканью из продольно удлинённых более крупных клеток. Сходная ткань, но более мелкоклеточная, занимает сердцевину и первичные лучи. Хлоренхима из довольно мелких изодиаметрических клеток располагается под постаментом; базипетально она непосредственно переходит в паренхиму стелы и внутреннего кортекса.

Пять-семь проводящих пучков стелы разделены широкими первичными лучами и сердцевинной и располагаются асимметрично. У их дистального конца появляются ассоциированные с ксилемой бочонковидные трахеиды-гидроциты. Их число возрастает акропетально, однако единого гидроцитного массива нет. Несколько массивов гидроцитов, число, размеры и связность которых варьируют, обеспечивают главным образом связь кортикальных пучков

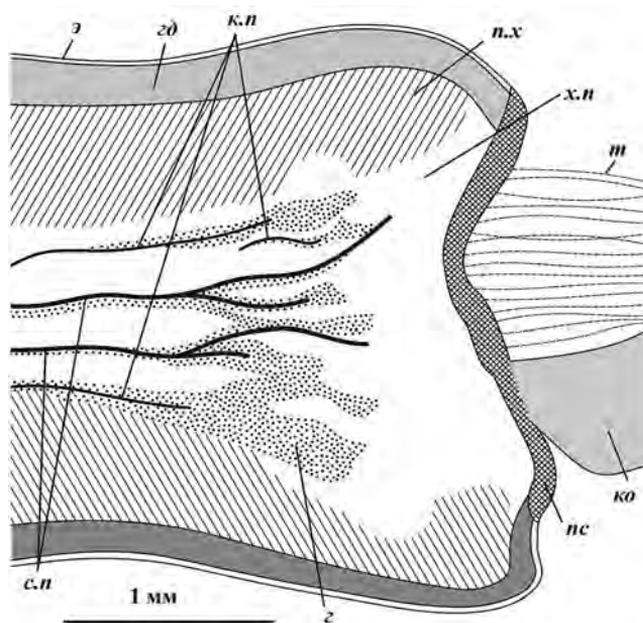


Рис. 9. Схема продольного среза верхушки сосочка *L. principis*.

Условные обозначения: *з* – массив гидроцитов; *зд* – гиподерма; *ко* – колючка; *к.п.* – кортикальный пучок; *пс* – постамент под пучком колючек; *п.х.* – палисадная хлоренхима; *с.п.* – стелярный пучок; *т* – трихома; *х.п.* – хлорофиллоносная паренхима кортекса и стелы; *э* – эпидерма

с пучками стелы (рис. 9). Стелярные пучки в вершине сосочка объединяются друг с другом анастомозами; некоторые их ответвления оканчиваются слепо (рис. 9).

По всей длине стелы от её пучков ответвляются пучки, отходящие к палисадной хлоренхиме, у внутреннего края которой они ветвятся и анастомозируют, формируя кортикальное васкулярное сплетение. В рёбрах сосочка это сплетение значительно удалено от стелы, и между ними обычно располагаются 1–2 промежуточных пучка, анастомозирующие как с пучками стелы, так и с пучками кортикального сплетения. В верхушке сосочка пучки кортикального сплетения соединяются с терминальным плексусом стелярных пучков через массивы гидроцитов.

Обсуждение

Сосочки всех исследованных видов устроены однотипно и в целом анатомически подобны стеблям *Cactoideae*: толстый кортекс с палисадной хлоренхимой и довольно узкая стела пучкового строения (Vuxbaum, 1950; Sajeва, Mauseth, 1991; Terrazas, Arias, 2003). У *L. principis* даже развита гиподер-

ма, широко распространённая в этом подсемействе (Ganong, 1895; Terrazas Salgado, Mauseth, 2002; Terrazas, Arias, 2003). Однако, в отличие от стеблей многих кактусов (Mauseth, Sajeва, 1992), палисадная хлоренхима располагается всегда снаружи от непалисадной хлорофиллоносной ткани. Паренхимные клетки внутреннего кортекса, первичных лучей и сердцевины у маммиллярий также содержат многочисленные хлоропласты – и по существу должны быть отнесены к хлоренхиме, хотя и специализированной к запасанию воды. В большей степени с типичной водозапасающей паренхимой сходна внутренняя паренхима кортекса и стелы *L. principis*, но и её клетки содержат многочисленные хлоропласты.

У представителей *Sactoideae* единственной фотосинтезирующей тканью является кортикальная хлоренхима (Mauseth, Sajeва, 1992; Mauseth, 2006), и сосочки всех маммилляриевых осуществляют фотосинтез.

Сосочки исследованных кактусов оказываются анатомически подобными вальковатым листьям типа тех, что свойственны *A. subulata*. В обоих случаях имеется васкулатура, подразделённая на глубинную часть (стелярные пучки в сосочках и медианные пучки в листьях) и периферийную (сплетение кортикальных пучков по границе наружной палисадной хлоренхимы и внутренней водозапасающе-ассимиляционной ткани в сосочках и система латеральных пучков, также располагающихся между палисадной хлоренхимой и внутренней водозапасающе-ассимиляционной тканью в листьях).

Возможно, это сходство отчасти обусловлено комплексной природой сосочка (Кауфман, 1862), возникшего из конгенитального срастания ареолы с основанием кроющего листа (Troll, 1935; Vuxbaum, 1950). Однако особенно яркие черты строения как сосочков, так и вальковатых листьев *A. subulata* обусловлены функционально. Палисадная хлоренхима гелиоморфных листьев характеризуется высокой степенью палисадности клеток (Napp-Zinn, 1984), что позволяет максимизировать число хлоропластов в единице объёма ткани (Meyer, 1962; Evans, Loreto, 2000). Однако кактусам свойствен САМ-метаболизм (Sajeва, Mauseth, 1991; Terrazas Salgado, Mauseth, 2002; Ogburn, Edwards, 2009), коррелирующий с максимальным удельным объёмом вакуоли в хлоренхимных клетках (Nelson et al., 2005).

Низкая степень палисадности хлоренхимных клеток у исследованных видов и их расположение чёткими косыми рядами – адаптивно компромиссное сочетание синдромов структурных признаков САМ-метаболизма и гелиоморфной организации. Чёткие ряды из 5–6 коротких палисадных клеток подобны длинным палисадным клеткам, а между рядами находится множество прямых межклетников, проникающих глубоко в толщу сосочка или листа. Это сокращает длину диффузионного пути газов, а значит, и сопротивление их диффузии (Parkhurst, 1994; Morison, Lawson, 2007) между подустыичными полостями и внутренними тканями сосочка/листа. Это позволяет развивать толстые сосочки/листья с большим объёмом хлоренхимы и хлорофиллонос-

ной водозапасающей тканью и таким образом увеличить фотосинтетическую мощность соответствующего органа.

Преобразование коротких сосочков в листовидные структуры сопровождается сильным уменьшением относительного, а у *M. decipiens* ssp. *albescens* – и абсолютного объёма терминального массива гидроцитов и практически не затрагивает остальные анатомические структуры сосочка. Именно разный относительный размер терминального гидроцитного массива лежит в основе мягкости и жёсткости сосочков разных видов маммиллярий.

Сильное относительное уменьшение гидроцитного массива в наиболее листовидных сосочках свидетельствует о том, что эта структура не играет заметной роли в снабжении водой хлоренхимы – тем более, что даже в коротких жёстких сосочках она не контактирует с основным объёмом хлоренхимы. По-видимому, во всех сосочках снабжение хлоренхимы осуществляют пучки периферийного сплетения.

В то же время наличие мощного гидроцитного массива заставляет предполагать его важную функциональную роль в коротких жёстких сосочках. Колочкам кактусов, наряду с другими функциями (Ganong, 1895; Mauseth, 2006, 2017a), приписывают и поглощение воды, конденсирующейся на поверхности тела (Mauseth, 2006). Допустимо предположить, что мёртвые колочки ряда маммиллярий на пьедестале из отмерших клеток представляют собой систему поглощения конденсированной воды, а подходящий близко к пьедесталу гидроцитный массив – её загрузку в ксилему стелярных и кортикальных пучков и отчасти – непосредственно в прилегающую к нему водозапасающую паренхиму. Два-три слоя живых паренхимных клеток между пьедесталом и гидроцитным массивом могли бы обеспечить необходимую избирательность поглощения конденсата.

Редукция гидроцитного массива при трансформации сосочка в листовидный орган, скорее всего, связана с сильным ослаблением или утратой функции поглощения конденсата и интенсификацией функции фотосинтеза.

Сосочки развивают ювенильные растения большинства *Cactoideae* (Vuxbaum, 1950; Mauseth, 2006), и эти структуры, вероятно, представляют собой древнее приобретение данного таксона, возможно, его синапоморфию. Можно думать, что *Cactoideae* на начальной стадии своего эволюционного развития обладали суккулентными ауксибластами и ассимилирующими брахибластами подобно отдалённо родственным *Didiereaceae* (Cuénoud et al., 2002). В отличие от листосуккулентных брахибластов *Didiereaceae*, брахибласты *Cactoideae* были стублесуккулентными, а их листья – преобразованы в колочки. При этом такие брахибласты по-прежнему оставались специализированными на функции фотосинтеза: они имели палисадную периферийную хлоренхиму и систему снабжающих её кортикальных пучков (Mauseth, 2006).

У большинства кактусов сосочки сменяются в онтогенезе более эффективными для фотосинтеза рёбрами, представляющими собой дериват сосочков

(Vuxbaum, 1950). Однако в нескольких филумах произошла реверсия к сосочкам, несомненно, облегчённая сохранением этой структуры у ювенильных растений.

Возникшие, по-видимому, в начале существования Sactoideae ассимилирующие брахибласты-сосочки стали структурной предпосылкой «возвращения» к подобию листостебельной организации у неотенических форм. При этом их анатомическое строение с периферийной палисадной хлоренхимой и кортикальным сплетением проводящих пучков оказалось настолько функциональным, что преобразование сосочка в листовидный орган проходило, в сущности, без изменения его анатомического строения.

Сохранение у *Maihouenioideae*, *Pereskioideae* и *Opuntioideae* ассимилирующих листьев (хотя и недолговечных у последнего подсемейства) могло стать морфофункциональным запретом на появление у них ассимилирующих брахибластов-сосочков, и «возвращение» к подобию листостебельной организации у опунциевых происходило путём преобразования ауксибластов в филлокладии – тотального в большинстве случаев и затрагивающего только часть побегов у *Brasiliopuntia brasiliensis* (Willd.) A. Berger. Подобие листостебельной организации в трибе *Rhipsalideae* также происходило посредством возникновения кладодиев и филлокладиев (Vuxbaum, 1950), вследствие сильной редукции ареол и полной утраты способности формировать сосочки даже на самых ранних стадиях онтогенеза.

Благодарности

Мы глубоко признательны сотрудникам Отдела тропической флоры Д.В. Дёмину и Г.И. Попову за предоставленную возможность сбора материала для исследования и помощь в идентификации видов.

Работа выполнена в рамках госзадания ГБС РАН «Биологическое разнообразие природной и культурной флоры: фундаментальные и прикладные вопросы изучения и сохранения» (№118021490111-5) на базе УНУ «Фондовая оранжерея».

Список литературы

Барыкина Р.П. 1971. Морфолого-анатомические исследования *Berberis vulgaris* f. *atropurpurea* Rgl. и *B. thunbergii* DC. в связи с вопросом преобразования жизненных форм в семействе *Berberidaceae* // Ред. Л.В. Кудряшов. Морфология цветковых растений. М.: Наука. С. 95–126.

Барыкина Р.П. 1979. Жизненные формы пионов и возможные пути их структурной эволюции // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. № 2. С. 14–26.

Барыкина Р.П. 2005. Морфолого-экологические закономерности соматической эволюции в семействе лютиковых (*Ranunculaceae* Juss.) // Бюл. Моск. о-ва испытат. прир. Отд. биол. Т. 110. № 3. С. 44–67.

Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. **2004**. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во Моск. ун-та. 312 с.

Кауфман Н. **1862**. Отношение листа к стеблю у некоторых уклонных растительных форм. М.: Катков и К^о. 47 с.

Лотова Л.И. **1962**. Анатомия побегов двух жизненных форм можжевельника // Науч. докл. высш. шк. Биол. науки. № 3. С. 113–121.

Лотова Л.И. **2000**. Морфология и анатомия высших растений. М.: Эдиториал УРСС. 528 с.

Лотова Л.И., Морозова Е.М. **1964**. Структурная эволюция побегов трёх жизненных форм софоры // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почвовед. № 3. С. 30–39.

Озерова Л.В., Тимонин А.К. **1993**. О новом типе анатомической структуры листьев двудольных // Бюл. Главн. бот. сада РАН. Т. 167. С. 84–87.

Прозина М.Н. **1960**. Ботаническая микротехника. М.: Высш. школа. 207 с.

Раздорский В.Ф. **1949**. Анатомия растений. М.: Сов. наука. 524 с.

Bárceñas R.T., Yesson C., Howkins J.A. **2011**. Molecular systematics of the Cactaceae // Cladistics. Vol. 27. No 5. P. 470–489.

Boke N.H., Anderson E.F. **1970**. Structure, development, and taxonomy in the genus *Lophophora* // Amer. J. Bot. Vol. 57. No 5. P. 569–578.

Butterworth C.A., Cota-Sanchez J.H., Wallace R.S. **2002**. Molecular systematics of tribe Cacteae (Cactaceae: Cactoideae): A phylogeny based on *rpl16* intron sequence variation // Syst. Bot. Vol. 17. No 2. P. 257–270.

Buxbaum F. **1950**. Morphology of cacti. Sect. 1. Roots and stems. Pasadena: Abbey Garden Press. 223 p.

Cuénoud P., Savolainen V., Chatrou L.W., Powell M., Grayer R.J., Chase M.W. **2002**. Molecular phylogenetics of Caryophyllales based on nuclear 18S rRNA and plastid *rbcL*, *atpB*, and *matK* DNA sequences // Amer. J. Bot. Vol. 89. No 1. P. 132–144.

Darbishire O.V. **1904**. Observations on *Mammillaria elongata* // Ann. Bot. Vol. 48. No 71. P. 375–416.

Edwards E.J., Nyffeler R., Donoghue M.J. **2005**. Basal cactus phylogeny: Implications of *Pereskia* (Cactaceae) paraphyly for the transition to the cactus life form // Amer. J. Bot. Vol. 92. No 7. P. 1177–1188.

Esau K. **1977**. Anatomy of seed plants. 2nd ed. New York: John Wiley & Sons. 576 p.

Evans J.R., Loreto F. **2000**. Acquisition and diffusion of CO₂ in higher plant leaves // Eds. R.C. Leegood, D. Sharkey, S. von Caemmerer. Advances in photosynthesis. Vol. 9. Photosynthesis: Physiology and metabolism. Dordrecht; Boston; London: Kluwer Acad. Publ. P. 321–351.

Ganong W.F. **1895**. Present problems in the anatomy, morphology, and biology of the Cactaceae // Bot. Gaz. Vol. 20. No 4. P. 129–138; 213–221.

Griffith M.P. **2008**. *Pereskia*, Portulacaceae, photosynthesis, and phylogenies: Implications for early Cactaceae // Haseltonia. Vol. 14. P. 37–45.

Griffiths H., Males J. **2017**. Succulent plants // Cur. Biol. Vol. 27. No 17. P. R890–R896.

Hernández-Hernández T., Hernández H.M., De-Nova J.A., Puente P., Eguiarte L.E., Magallón S. **2011**. Phylogenetic relationships and evolution of growth form in Cactaceae (Caryophyllales, Eudicotyledoneae) // Amer. J. Bot. Vol. 98. No 1. P. 44–61.

- Higgins V.* **1936**. Lines of evolution in cacti // *Cact. J.* Vol. 4. No 4. P. 67–71.
- Mauseth J.D.* **2006**. Structure-function relationships in highly modified shoots of Cactaceae // *Ann. Bot.* Vol. 98. No 5. P. 901–926.
- Mauseth J.D.* **2017a**. An introduction to cactus areoles. Part I // *Cactus & Succ. J.* Vol. 89. No 3. P. 128–134.
- Mauseth J.D.* **2017b**. An introduction to cactus areoles. Part II // *Cactus & Succ. J.* Vol. 89. No 5. P. 219–229.
- Mauseth J.D., Sajeva M.* **1992**. Cortical bundles in the persistent, photosynthetic stems of cacti // *Ann. Bot.* Vol. 70. No 4. P. 317–324.
- Meyer F.J.* **1962**. Das trophische Parenchym. A. Assimilationsgewebe // Hrsg. W. Zimmermann, P.G. Ozenda. *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Bd. 4. Teil 7. Abt. A. Histologie. Berlin: Gebrüder Borntraeger. XII + 188 S.
- Morison J.I.L., Lawson T.* **2007**. Does lateral gas diffusion in leaves matter? // *Plant Cell Environ.* Vol. 30. No 9. P. 1072–1085.
- Napp-Zinn K.* **1984**. Anatomie des Blattes. II. Blattanatomie der Angiospermen. B. Experimentelle und ökologische Anatomie des Angiospermenblattes // Hrsg. H.J. Braun, S. Carlquist, P. Ozenda, I. Roth. *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Spez. Teil. Bd. 8. Teil 2. B. Lief. 1. Berlin; Stuttgart: Gebrüder Borntraeger. XIV + 519 S.
- Nelson E.A., Sage T.L., Sage R.F.* **2005**. Functional leaf anatomy of plants with crasulacean acid metabolism // *Funct. Plant Biol.* Vol. 32. No 5. P. 409–419.
- Nyffeler R.* **2002**. Phylogenetic relationships in the cactus family (Cactaceae) based on evidence from *trnK/matK* and *trnL-trnF* sequences // *Amer. J. Bot.* Vol. 89. No 2. P. 312–326.
- Ogburn R.M., Edwards E.J.* **2009**. Anatomical variation in Cactaceae and relatives: Traits lability and evolutionary innovation // *Amer. J. Bot.* Vol. 96. No 2. P. 391–408.
- Parkhurst D.F.* **1994**. Diffusion of CO₂ and other gases inside leaves // *New Phytol.* Vol. 126. No 3. P. 440–479.
- Sajeva M., Mauseth J.D.* **1991**. Leaf-like structure in the photosynthetic, succulent stems of cacti // *Ann. Bot.* Vol. 68. No 5. P. 405–411.
- Terrazas T., Arias S.* **2003**. Comparative stem anatomy in the subfamily Cactoideae // *Bot. Rev.* Vol. 68. No 4. P. 444–473.
- Terrazas Salgado T., Mauseth J.D.* **2002**. Shoot anatomy and morphology // Ed. P.S. Nobel. *Cacti: Biology and uses*. Berkeley; Los Angeles; London: Univ. California Press. P. 23–40.
- Troll W.* **1935**. Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Bd. 1. Vegetationsorgane. Teil 1. Berlin: Gebrüder Borntraeger. XII + 955 S.
- Vázquez-Sánchez M., Terrazas T., Arias S., Ochoterena H.* **2013**. Molecular phylogeny, origin and taxonomic implications of the tribe Cacteae (Cactaceae) // *Syst. Biodiv.* Vol. 11. No 1. P. 103–116.

СРАВНИТЕЛЬНО-КАРПОЛОГИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ СЕМЯНОК ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *PSEPHELLUS* CASS. S. L. И БЛИЗКИХ К НЕМУ РОДОВ

С.В. Полевова

Polevova S.V. COMPARATIVE CARPOLOGY OF *PSEPHELLUS* AND ALLIED GENERA

The achene anatomy was studied in 19 species of *Psephellus* and ultrasculpture of pericarp surface was studied in 65 species. The multilayered pericarp is as thick as or thicker than the seed exotesta. This trait differentiates *Psephellus* from *Centaurea*. The pericarp in *Psephellus* consists of uniform elongated cells. The dorsal rib of the seed testa is 3–4 parenchyma cell layers thicker in *Psephellus* than in many *Centaurea*. That is why there is not only vascular bundle but also cavity in the ribs. *Psephellus* (*Aetheopappus*, *Psephellus*, *Psephelloideae*, *Hyalinella* sections), *Centaurea* (*Tomanthea* section) and *Amberboa* clearly differ in the ultrasculpture of achenes surface.

Thick exotesta and multi-layered pericarp of rather uniform cells seem to indicate plesiomorphy of the achenes of *Psephellus*. However, uniseriate pappus, ether-oil ducts, calcium oxalate crystals, tannins and cavities in the dorsal ribs of the testa should be considered specific apomorphies of different sections of this genus.

Specific characters of the sections: *Aetheopappus* – long rather uniform pappus and large epidermis cells; *Hyalinella* – long double pappus and large epidermis cells; *Heterolophus* – short double pappus and small epidermis cells; *Psephellus* – short or long double pappus with reduced inner row of setae and medium-sized epidermal cells; *Psephelloideae* – double pappus as long as the achene and large epidermis cells.

Paired close species from different genera differently react to contrasting environments. The pericarp thickness remains practically unchanged in section *Heterolophus* (*Psephellus carbonatus* – *P. sumensis*) but it varies greatly in section *Acrolophus* (*Centaurea pseudomaculosa* – *C. majorovii*).

Keywords: *Psephellus*, Cardueae, achenes, fruit anatomy, ultrasculpture of pericarp surface.

С первых попыток изучения васильков (включая представителей родов *Amberboa*, *Amblyopogon*, *Centaurea*, *Cyanus*, *Phaeopappus*, *Psephellus*, *Sosnovskya*, *Stizolophus*, *Tomanthea*) огромное внимание уделяли строению семянков и особенно строению их хохолка. Среди работ по систематике сложноцветных особое место занимают работы Н. Cassini 1826–1829 гг. (Cassini, 1975). Эта первая крупная работа по систематике сложноцветных, и в частности васильков, в большой мере основана на исследовании морфологии плода. Все выделенные и описанные Н. Cassini в ранге родов, близких к *Centaurea* L. s. str., таксоны признавали и впоследствии в ранге родов, подродов или секций. К настоящему времени добавились лишь таксоны, представители которых ещё не были известны ко времени опубликования Н. Cassini своего капитального труда.

Из интересующей нас группы Н. Cassini описал три рода: *Psephellus*, *Heterolophus* и *Aetheopappus*. Он очень подробно обсуждает морфологию семянков и особенно строение хохолка. Эти признаки прочно вошли в таксономическую литературу, и в дальнейшем авторы всех крупных работ, посвящённых систематике васильков (DeCandolle, 1837; Boissier, 1875; Hoffman, 1897; Сосновский, 1931; Гроссгейм, 1949; Цвелёв, 1959; Dostál, 1969), придерживались заданного Н. Cassini круга признаков.

Первую крупную попытку изучения анатомии и развития плодов и семян большого числа представителей семейства сложноцветных предприняли В.Г. Александров и М.Н. Савченко (1951). Ими изучено развитие и анатомическое строение зрелой семянки и у 5 видов из интересующей нас группы: *Cyanus segetum* Hill, *C. depressus* (M. Bieb.) Soják, *Centaurea diffusa* Lam., *C. salicifolia* Bieb., *Psephellus dealbatus* (Willd.) K. Koch). Изучив развитие плода *Cyanus segetum*, они отметили, что на поперечных срезах завязи интегумент молодого семени отчётливо разделён на две топографические зоны, внутренняя из которых в дальнейшем ослизняется. Хорошо выражен лишь наружный эпидермис интегумента, который граничит с облитерированными внутренними слоями будущего перикарпия.

При описании строения зрелых семянков эти авторы уделили особое внимание изменчивости числа проводящих пучков на поперечных срезах покровов семянков: у *Cyanus depressum* выявлено 2 пучка в перикарпии и 2 в спермодерме, а у *C. segetum* – 4 в перикарпии и 2 – в спермодерме. Отмечено, что 4 пучка в перикарпии – наиболее обычное число для представителей рассматриваемой группы.

При описании семенной кожуры *Psephellus dealbatus* указано, что наружный эпидермис семенной кожуры одревесневает и состоит из высоких клеток со своеобразно утолщёнными оболочками. Внутренние слои спермодермы облитерированны, к ним примыкают остатки эндосперма в виде ряда клеток с толстыми оболочками (алейроновый слой). Большинство слоёв перикарпия облитерировано и в виде тонкой плёночки примыкает к экзотесте. Конечно, опубликованные данные охватывают весьма небольшую часть представителей рода и не отражают всё многообразие строения плода.

М. Dittrich (1968) значительно сузил число признаков, но охватил значительно большее число видов группы – 68 видов. Он исследовал на поперечных и продольных срезах анатомическое строение только зрелых плодов. Из рода *Psephellus* им были изучены 2 вида из секции *Heterolophus* (Cass.) Wagenitz et Hellwig, 3 вида из секции *Psephellus* (Cass.) DC., 2 вида из секции *Hialinella* (Tzvel.) Wagenitz et Hellwig и 1 вид из секции *Aetheopappus* (Cass.) Wagenitz et Hellwig. В своей работе этот автор уделяет особое внимание топографии проводящих пучков, общему строению перикарпия и особенно – строению так называемой апикальной площадки и степени одревеснения составляющих её подушковидных клеток. Как он установил, строение се-

мянки в значительной степени определяется характерной для всех Cardueae экзотестой, в частности, степенью и характером утолщения её клеточных стенок.

В качестве характерных особенностей видов секции *Heterolophus* (*P. sibiricus* (L.) Wagenitz и *P. marschallianus* (Spreng.) K. Koch) M. Dittrich (1968) отмечает горизонтально ориентированную апикальную площадку с угловатым краем, наличие двойного хохолка и развитую элайосому.

По его данным, sect. *Psephellus* (*P. barbeyi* Albov, *P. dealbatus* (Willd.) K. Koch, *P. daghestanicus* Sosn.) характеризуется наличием в перикарпии секреторного канала над дериватами проводящих пучков и закруглённой апикальной площадки, крайние подушковидные клетки которой лишь немного отличаются от соседних клеток экзокарпия, двойным хохолком, щетинки которого в нижней части не одревесневают и поэтому легко обламываются, и хорошо развитой элайосомой.

Sect. *Aetheopappus* (*P. pulcherrima* (Willd.) Wagenitz) характеризуется наличием секреторных каналов над дериватами проводящих пучков перикарпия, приподнимающейся по краю апикальной площадкой, образующей корону, отложением дубильных веществ в субэпидермальном слое перикарпия. Хохолок двойной, все его щетинки примерно одинаковой длины, в основании слабо одревесневают, щетинки внутреннего круга в основании слегка утолщены. Элайосома не развита (Dittrich, 1968).

Для sect. *Hyalinella* (*P. bellus* (Trautv.) Wagenitz, *P. simplicicaulis* (Boiss. et A. Huet) Wagenitz) характерно наличие над четырьмя проводящими пучками перикарпия секреторных каналов. Дубильные вещества откладываются в очень небольшом количестве. Апикальная площадка горизонтальная, край её угловатый. Хохолок двойной, щетинки внутреннего круга в два раза короче самых длинных наружных и в основании имеют булавовидное расширение. Элайосома отсутствует (Dittrich, 1968).

На основании анализа всего материала M. Dittrich (l. c.) делает вывод, что группы *Heterolophus* (Cass.) Wagenitz et Hellwig, *Psephellus* (Cass.) DC., *Hyalinella* (Tzvel.) Wagenitz et Hellwig и *Aetheopappus* (Cass.) Wagenitz et Hellwig наиболее близки друг к другу. Из других групп васильков наиболее сходны с ними по строению семянки представители секции *Odontolophus* (Cass.) Wagenitz et Hellwig.

Четыре вышеназванные секции *Psephellus* сближаются не только по признакам анатомии семянков, но и на основании других признаков. Они имеют хорошо развитые, крупные придатки средних листочков обёртки, сами придатки – коричневатые и бахромчатые по краю, краевые воронковидные цветки увеличенные, со стаминодиями; у этих видов сходный палинотип и целостный ареал (Кавказ, Передняя и Центральная Азия).

По тонким признакам морфологии семянков M. Dittrich (1968) выделил два подтипа плодов:

1. Без элайосомы, с перистыми щетинками хохолка, равными по длине семянки или в 2–3 раза превышающими её длину – у представителей секций *Aetheorappus* и *Hyalinella*;

2. С крупной зубовидной элайосомой и хохолком редко длиннее 2 мм – у представителей секций *Psephellus* и *Heterolophus*.

М. Dittrich (1968) рассматривает тип семянок представителей секции *Aetheorappus* как наиболее примитивный среди этих 4 секций, сравнивая его с семянками представителей рода *Serratula* sect. *Mastrucium* Cass. Основанием для такого суждения являются следующие признаки семянок представителей секции *Aetheorappus*: более или менее слабое одревеснение клеток перикарпия, отсутствие элайосомы, сильное развитие апикальной площадки благодаря большому числу подушковидных клеток, расположенных не слишком упорядоченно, и даже присутствие 2–3-слойной гиподермы в основании столбика.

Sect. *Hyalinella*, по мнению М. Dittrich (1968), более продвинута, так как перикарпий семянок у её представителей значительно сильнее одревесневает, хохолок дифференцирован на 2 круга щетинок, подушковидные клетки апикальной площадки расположены геометрически правильными рядами. Дальнейшим усложнением характеризуются семянки видов из секций *Heterolophus* и *Psephellus*, перикарпий которых одревесневает ещё сильнее и развивается элайосома. В секции *Psephellus* наблюдается редукция четырёх структур: апикальная площадка становится закруглённой, её подушковидные клетки имеют почти изодиаметрическую форму и слабо отличаются от окружающих их клеток эпидермиса, клетки в основании щетинок хохолка менее утолщены и не одревесневают, редуцируются плёнковидные щетинки внутреннего круга хохолка.

На основании комплекса признаков строения зрелого плода М. Dittrich (1968) рассматривает перечисленные группы как секции в рамках рода *Centaurea* L. и в заключительном абзаце упоминает еще секцию *Psephelloideae* (Boiss.) Wagenitz et Hellwig, которая, по его мнению, отличается от секции *Psephellus* лишь наличием двойного хохолка.

Примерно в это же время С.Г. Тамамшян (1956) детально описала развитие и происхождение хохолка сложноцветных и особенно группы *Centaurea* – *Carduinae*. Она гомологизирует хохолок с чашечкой, отмечая при этом следующие отклонения развития хохолка от хода развития типичной чашечки:

1 – хохолок закладывается позже венчика;

2 – в нём не закладывается проводящая система (даже рудиментарная);

3 – на последних стадиях развития хохолок может преобразоваться в специализированный орган – летучку.

В качестве доказательства этой точки зрения С.Г. Тамамшян приводит:

1 – наличие такой гетерокарпии, когда у ближайших к обёртке семянок хохолок не развивается из-за механического давления листочков обёртки (что отмечено, кстати, и для представителей секции *Aetheorappus*);

- 2 – наличие тератов с более или менее позеленевшим, листовидным хохолком; наличие аналогичного хода развития чашечки у некоторых *Valerianaceae*;
- 3 – выполнение хохолком специфической функции; он помогает раскрыться корзинке, а зрелым семянкам – выпасть из неё.

Ещё одним таксономически значимым признаком плода в группе родства васильков является отложение кристаллов оксалата кальция во внутреннем слое перикарпия. В работе К.Д. Dormer (1961), посвящённой наличию и форме кристаллов в плодах васильков, отмечена связь формы кристаллов с палинотипом видов. Овальные кристаллы встречаются у видов с палинотипом *Scabiosa*, тогда как удлинённые призматические кристаллы найдены у всех остальных исследованных видов, которые имели пыльцу других палинотипов, в том числе и у представителей рода *Psephellus*.

По мнению Д.И. Гочу (1972), карпологические признаки из-за их низкого разнообразия непригодны для тонкой диагностики отдельных видов, групп видов и даже подродов и секций васильков. Однако обширные исследования А.А. Чарчогляна (1975, 1978) заставляют изменить это мнение. В своих работах он тщательно проанализировал около 35 видов васильков и близких к ним родов и выявил на поперечных срезах в средней части зрелых семянков следующие важнейшие диагностические признаки:

- 1 – число и степень выраженности рёбер;
- 2 – число слоёв клеток перикарпия в рёбрах и межрёберных участках;
- 3 – форма и размеры клеток эпидермиса перикарпия;
- 4 – размер и форма полости клеток эпидермиса перикарпия;
- 5 – строение макросклерид перикарпия;
- 6 – наличие эфирно-масляных ходов;
- 7 – наличие схизогенной полости под проводящим пучком;
- 8 – высота клеток эпидермиса спермодермы;
- 9 – число слоёв клеток паренхотесты;
- 10 – отношение толщины спермодермы к толщине перикарпия.

На основании анализа такого обширного материала был сделан вывод о наличии чётких различий групп васильков (подродов и секций) и даже отдельных видов по анатомической структуре оболочек семянков.

В последующих работах, касающихся представителей этих групп, в частности *Psephellus* (Алиева, 1979, 1980, 1983), было показано, что признаки строения хохолка, которым традиционно придают высокий таксономический вес, обладают широкой амплитудой изменчивости, почти не учитываемой систематиками. А.А. Алиева (цит. соч.) указывает, что внутри рода *Psephellus* признаки анатомического строения спермодермы таксономического значения не имеют, зато наблюдается специфическая изменчивость в строении хохолка. Обычно считают, что для представителей секции *Psephellus* характерен простой хохолк из легко обламывающихся щетинок (Cassini, 1826 – cited by Cassini, 1975; DeCandolle, 1837; Boissier, 1875; Hoffman, 1897;

Гроссгейм, 1949; Сосновский, 1963; Dostál, 1969). А.А. Алиева (цит. соч.) выявила постоянное присутствие плёнок внутреннего ряда хохолка у семян *P. hymenolepis* (Trautv.) Boiss. и *P. schistosus* (Sosn.) Alieva, а также наличие у отдельных семян видов *P. andinus* Galushko et Alieva, *P. boissieri* (Sosn.) Sosn., *P. daghestanicus* Sosn. сильно редуцированных, более узких и редких (не образующих «ряда») плёнок внутреннего круга хохолка. Таким образом, признак, позволявший настаивать на родовом статусе группы *Psephellus* (все настоящие васильки, *Centaurea* L. s. str., либо имеют двойной хохолок, либо хохолок редуцирован), становится таксономически не столь однозначным, скорее количественным.

Указание на значительную изменчивость в строении и размерах хохолка у васильков содержится и в работе G. Wagenitz (1975). В частности, у образцов *P. pulcherrimus* (Willd.) Wagenitz из Турции щетинки хохолка не перистые, а лишь шероховатые по краю, а в некоторых случаях имеются даже укороченные щетинки внутреннего круга. Семянки *P. appendicigerus* (K. Koch) Wagenitz хотя и имеют перистые щетинки, но зато в двух кругах. Эти данные позволяют сближать секции *Aetheopappus* и *Psephelloideae*.

Несмотря на несколько крупных работ по карпологии васильков, всё ещё мало изучены многие группы видов, в том числе и *Psephelloideae*. Да и группы, казалось бы, давно и хорошо изученные, описывали лишь по 2–3 самым распространённым видам. К тому же, во всех исследованиях (кроме работ А.А. Алиевой) совершенно не уделялось внимания индивидуальной и групповой изменчивости признаков. Таким образом, чтобы правильно оценить таксономическое и диагностическое значение строения плода васильков в самом широком смысле слова, нами были исследованы 19 видов, принадлежащие к разным родам и секциям. Кроме того, из поля зрения исследователей совершенно выпали признаки ультраструктуры поверхности зрелых семян, таксономическое и диагностическое значение которых мы также попытались оценить на примере более 65 видов, принадлежащих к 21 секции васильков и 5 видам других родов.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили образцы из коллекций гербариев Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (MW), Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE), Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН (МНА), Института ботаники им. М.Г. Холодного НАН Украины (KW), Национального ботанического сада им. М.М. Гришко НАН Украины, Омского государственного университета им. Ф.М. Достоевского (ТК), а также из карпологической коллекции кафедры высших растений биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова и собственные сборы автора. Список этикеток исследованных образцов приведён в Приложении.

Семянки для карпологического анализа выбирали вполне зрелые, выдерживали сутки в растворе «глицерин – вода – спирт» (1:1:1). Срезы изготавливали бритвой от руки и на микротоме с предварительной заливкой в парафиновые блоки. Семянки резали поперёк в средней части и вдоль в области хохолка. Измерения проводили под световым микроскопом МБИ-6 и NU-2 окулярным микрометром не менее чем на 5 семянках. Для каждого вида при помощи рисовального аппарата зарисовывали части поперечного среза и схему – продольного. Для выяснения степени одревеснения проводили реакцию с флороглюцином и соляной кислотой (Барыкина и др., 2004). Ультраструктуру поверхности плодов исследовали и фотографировали под сканирующим электронным микроскопом HITACHI S-405A Лаборатории электронной микроскопии биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова.

Результаты

Анатомия исследованных семянок

Васильки в самом широком смысле слова имеют сеянки продолговатой формы, с боковым местом прикрепления, несут различно устроенный (вплоть до полной редукции) двойной хохолок, поверхность зрелой семянки гладкая, с редкими одноклеточными волосками, под хохолком располагается кольцо особо устроенных эпидермальных клеток, составляющих апикальную площадку (рис. 1). Рёбра выражены довольно слабо. Перикарпий в межрёберных участках состоит из 4–8 слоёв клеток, в области рёбер – до 12–14 слоёв (рис. 2). Эпидермальные клетки перикарпия часто отличаются от остальных клеток размерами, вытянуты вдоль оси семянки, толстостенны, покрыты мощным слоем кутикулы. Перикарпий составляют толстостенные прозенхимные клетки, вытянутые вдоль оси семянки, пронизанные большим числом пор и обычно сильно одревесневающие.

Вдоль дорсального ребра, брюшного ребра и боковых сторон семянки перикарпий пронизывают 4 проводящих пучка из небольшого числа элементов (рис. 1, А, Б). Часто под боковыми пучками расположены эфирно-масляные вместилища. Теста представлена мощно развитым эпидермисом и большей частью совершенно смятыми клетками внутренних слоёв спермодермы (рис. 2). Эпидермальные клетки крупные, с неодревесневающей сильно утолщённой оболочкой, имеют форму призмы, ось которой ориентирована под острым углом вверх к продольной оси семянки. Поэтому на поперечном срезе видны 3 ряда каплевидных клеток, а на продольном – косые вытянутые клетки. Снаружи поверхность клеток имеет выросты оболочки в виде параллельных валиков, на которых лежит слой довольно тонкой кутикулы (рис. 3, Е, Ж). С внутренней стороны полости клеток разделены на длинные более или менее тонкие отростки. Внутренние слои клеток тесты ко времени полного созревания семянки большей частью облитерированы и смяты в единый го-

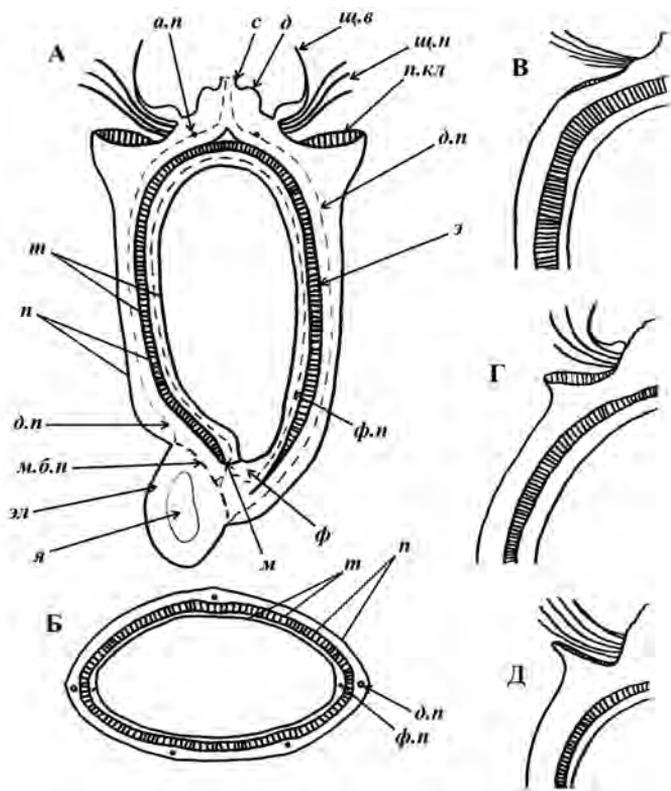


Рис. 1. Схемы продольного (А, В–Д) и поперечного (Б) срезов семянки.
 А, Б – секция *Heterolophus*; В – секция *Psephellus*;
 Г – секция *Hyalinella*; Д – секция *Aetheorappus*.

Условные обозначения: *a.n* – апикальный кольцевой пучок; *д* – диск;
д.п – дорсальный пучок (медианный вертикальный сосуд); *м* – микропиле;
м.б.п – медианный базальный пучок, интегументальный пучок;
н – перикарпий, экзокарпий; *п.кл* – подушковидные клетки апикальной площадки;
с – остатки столбика; *т* – теста; *ф* – фуникулус; *ф.п* – фуникулярный пучок;
щ.в – щетинки внутреннего круга хохолка; *щ.н* – щетинки наружного круга;
э – эпидермис тесты, экзотеста; *эл* – элайосома; *я* – ядровая часть элайосомы

моганный слой. В области спинного ребра 5–10 слоёв тонкостенных клеток паренхимы сохраняются несмятыми, среди них проходит мелкий проводящий пучок, иногда имеется небольшая полость. Сохраняются клетки тесты и в основании семянки. Часто сохраняется и внутренний одно- или двурядный алейроновый слой. Внутри семени располагается крупный прямой зародыш, имеющий развитый корешок и семядоли.

Представители рассматриваемых в настоящей работе 5 секций рода *Psephellus* (*Aetheorappus*, *Hyalinella*, *Heterolophus*, *Psephellus*, *Psephelloideae*) имеют относительно крупные семянки 4–6 мм длиной, с хохолком различно-

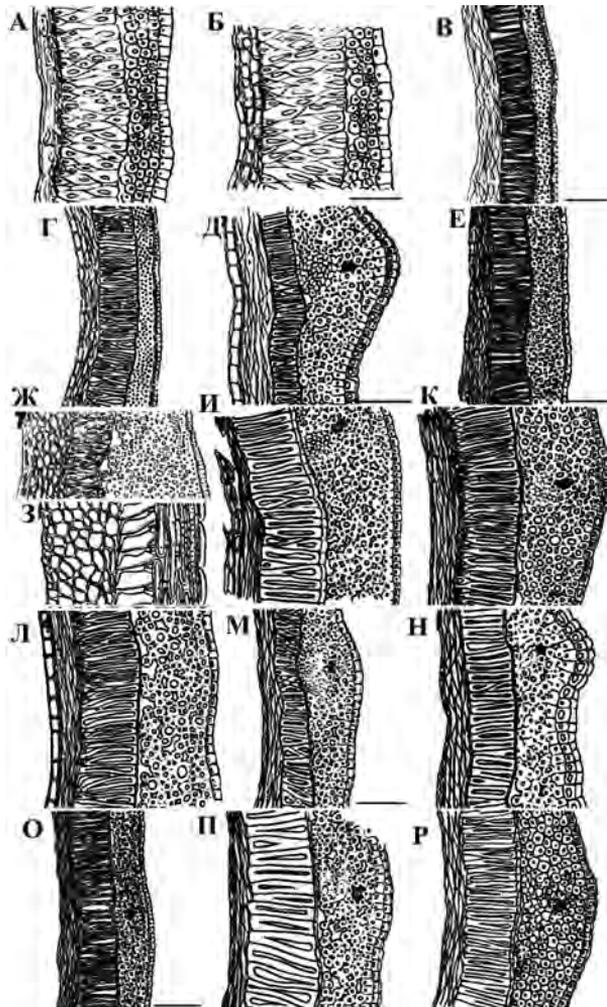


Рис. 2. Поперечные срезы в средней части семян *Psephellus* и близких групп *Centaurea*.

А – *Centaurea majorovi*, Б – *C. pseudomaculosa*, В – *C. jacea*, Г – *C. scabiosa*,
 Д – *Psephellus raddeanus*, Е – *P. caucasicus*, Ж – *P. carbonatus*,
 З – *P. carbonatus*, И – *P. turgaicus*, К – *P. marschallianus*, Л – *P. sumensis*,
 М – *P. bellus*, Н – *P. mucroniferus*, О – *P. carthalinicus*,
 П – *P. hymenolepis*, Р – *P. schistosus*.

Масштабный отрезок 0,05 мм

го строения и длины. Перикарпий мощно развит и, как правило, равен или слегка толще эпидермиса тесты (табл. 1). У исследованных представителей рода *Cyanus* и секций рода *Centaurea* (*Acrolophus*, *Jacea*, *Acrocentron*) эпидермис тесты, как минимум, в 1,5 раза толще перикарпия. Внутренние клетки

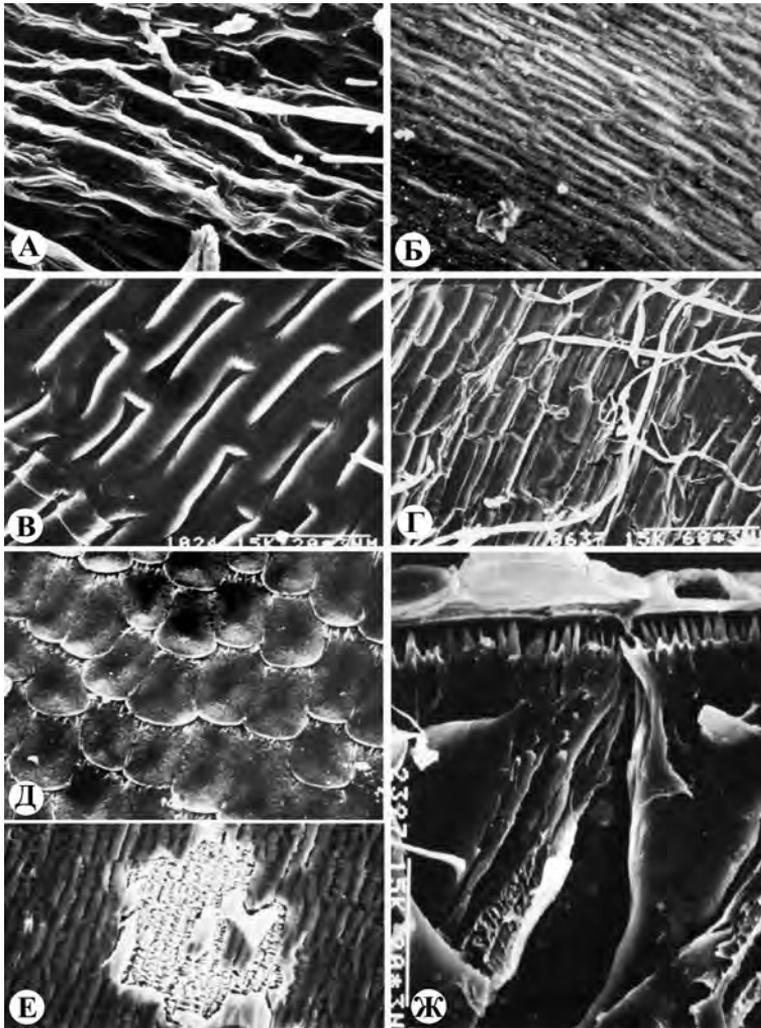


Рис. 3. Ультраскульптура поверхности клеток эпидермиса перикарпия, СЭМ.

А – *Psephellus leusoides*, тип 5 В; Б – *Psephellus salviifolius*, тип 6 Е;

В – *Psephellus arpensis*, тип 7 Б; Г – *Psephellus bagadensis*, тип 3 В;

Д – *Stisolophus balsamita*, тип 2 А;

Е – *Psephellus sibiricus*, удалена часть кутикулы;

Ж – *Psephellus sibiricus*, скол экзокарпия, крупные клетки эпидермиса
тесты с зубовидными выростами на наружной поверхности

перикарпия содержат призматические кристаллы оксалата кальция. Несмятых клеток тесты в области спинного ребра у *Psephellus* на 3–4 слоя больше, чем у представителей рода *Cyanus* и секций рода *Centaurea* (*Acrolophus*, *Jacea*, *Acrocentron*), а проводящий пучок в этом месте хорошо развит, часто под ним развита полость (рис. 1).

Таблица 1. Средние значения морфометрических признаков плодов *Psephellus* и близких групп васильков

Название вида	Высота эпидермиса перикарпия, мкм	Толщина на перикарпия, мкм	Число слоёв клеток перикарпия	Высота эпидермиса тесты, мкм	Толщина тесты, мкм	Отношение толщины эпидермиса тесты к перикарпию	Длина семяночки, мм	Длина хохолка, мм	Длина клеток эпидермиса перикарпия, мкм	Ширина клеток эпидермиса перикарпия, мкм
<i>Psephellus raddeanus</i>	11	41	4	32	25	0,77	6,7	12,4	68	12
<i>Psephellus bagadensis</i>	12	51	5 (6)	36	32	0,70	3,6	8,5	48	13
<i>Psephellus bellus</i>	10	37	4-5	41	23	1,11	5,6	7,5	70	10
<i>Psephellus carbonatus</i>	8	72	7-8	57	26	1,04	5,7	1,8	79	11
<i>Psephellus marschallianus</i>	7	77	5-6	57	49	0,75	5,6	1,1	90	10
<i>Psephellus sumensis</i>	7	68	(6) 7	67	43	0,99	5,3	1,0	-	-
<i>Psephellus turgaicus</i>	7	61	6-7	55	23	0,89	5,0	1,8	55	10
<i>Psephellus mucronifer</i>	13	46	4-5	42	21	0,92	4,5	4,0	58	7
<i>Psephellus dealbatus</i>	10	106	10 (11)	95	29	0,90	5,7	0,2	67	10
<i>Psephellus carthalinicus</i>	6	53	8-9	63	22	1,18	5,0	0,5	59	8
<i>Psephellus ciscaucasicus</i>	9	56	7	72	36	1,29	5,2	2,1	79	10
<i>Psephellus hymenolepis</i>	11	69	5 (6)	78	33	1,13	5,8	1,3	67	11
<i>Psephellus schistosus</i>	12	73	5 (6)	74	31	1,01	5,1	1,2	77	6
<i>Cyanus segetum</i>	8	39	4-5	63	20	1,65	4,0	3,8		6
<i>Cyanus fisheri</i>	11	57		92	37	1,63	7,0	1,9	105	11
<i>Centaurea jacea</i>	8	30	4-5	54	34	1,79	3,8	0,1	108	8
<i>Centaurea majorovii</i>	8	42	4-5	50	26	1,22	4,2	3,0	99	10
<i>Centaurea pseudomaculosa</i>	6	22	4-5	45	14	2,08	2,9	1,1	87	7
<i>Centaurea scabiosa</i>	9	38	(5) 6	51	20	1,34	5,0	5,1	71	10

Секция *Aetheorappus* (*P. raddeanus*, *P. caucasicus*, *P. pulcherrimus*) (рис. 2, Д, Е)

Семянки 5–6 мм длиной, несут хохолок примерно в 2 раза длиннее семянки (12–14 мм). Щетинки хохолка по краю имеют сильно выступающие концы клеток, которые заметны даже при рассмотрении невооружённым глазом, поэтому их часто называют перистыми или бородатymi. Хохолок простой, но внутренние щетинки заметно короче самых длинных и в основании состоят из 6 слоёв клеток, тогда как наружные состоят из 4 слоёв. Внутренние щетинки можно считать слабо утолщёнными в основании, а хохолок – двойным, хотя и слабо дифференцированным (см. также Dittrich, 1968). Клетки эпидермиса перикарпия крупные, с более или менее большими полостями. Апикальная площадка развита хорошо, клетки её крупные, крайние резко отличаются от окружающих эпидермальных клеток. Полости в спермодерме нет. Элайосома отсутствует.

Секция *Hyalinella* (*P. bagadensis*, *P. bellus*) (рис. 2, М)

Семянки 3–6 мм длиной, хохолок 7–9 мм. Хохолок двойной, щетинки внутреннего ряда в 2 раза короче самых длинных наружных, в основании булавовидно расширены и прикрывают остатки столбика. Клетки эпидермиса перикарпия крупные, с более или менее большой полостью. Апикальная площадка развита хорошо. Клетки её крупные, резко отличаются от окружающих эпидермальных клеток и расположены правильными рядами. В дорсальной части спермодермы имеется полость. Элайосома отсутствует.

Секция *Heterolophus* (*P. carbonatus*, *P. marschallianus*, *P. sibiricus*, *P. sumensis*, *P. turgaicus*) (рис. 2, Ж–Л)

Семянки 4–5 мм длиной несут хохолок 1–2 мм длиной. Хохолок двойной. Щетинки наружного круга многочисленные, зазубренные по краю. Внутренний круг образован одним рядом более широких и в 2 раза более коротких плёноковидных щетинок, которые в основании булавовидно утолщены и прикрывают собой остаток столбика. Перикарпий семянки этих видов – в отличие от других – имеет относительно мелкие клетки эпидермиса с узкими полостями. Спермодерма в области спинного ребра под проводящим пучком часто имеет полость. Апикальная площадка хорошо развита, краевые клетки её хорошо отличаются от окружающих эпидермальных клеток. Имеется крупная элайосома.

Секция *Psephelloideae* (*P. mucronifer*, *P. leuzeoides*, *P. pergamaceus*) (рис. 2, Н)

Семянки 4–5 мм длиной, хохолок от 2–4 мм (*P. mucronifer*) до 1 см длиной (*P. leuzeoides*, *P. pergamaceus*). Хохолок двойной. Щетинки внутреннего круга широкие, плёноковидные, в 2–3 раза короче самых длинных наружных щетинок. Внутренние щетинки имеют булавовидное расширение в основании и прикрывают остаток столбика. Эпидермальные клетки перикарпия крупные, с более или менее крупными полостями. Апикальная площадка хорошо развита. Элайосома не обнаружена из-за плохой сохранности материала.

Секция *Psephellus* (*P. carthalinicus*, *P. ciscaucasicus*, *P. dealbatus*, *P. hymenolepis*, *P. schistosus*) (рис. 2, срезы О–Р)

Семянки 4–6 мм длиной имеют хохолок 1–2 мм длиной. Хохолок обычно выглядит простым и состоит из зазубренных щетинок, снаружи более коротких. У видов *P. hymenolepis* и *P. schistosus* присутствует внутренний ряд из 4–7 щетинок, сильно отличающихся от остальных. Они примерно в 2 раза короче и заметно шире наружных, в основании несколько утолщены, однако торчат вверх, не прикрывая собой остаток столбика. Основания наружных щетинок состоят из клеток, оболочки которых менее утолщены и почти не одревесневают, поэтому щетинки хохолка легко обламываются поодиночке. Клетки эпидермиса перикарпия довольно крупные и более или менее широкопросветные. Апикальная площадка выражена слабо, краевые её клетки по размерам и форме почти не отличаются от окружающих эпидермальных клеток. Теста в области спинного ребра не имеет полости, хотя и содержит увеличенное число слоёв несмятых клеток. Элайосома имеется.

Ультраскульптура поверхности исследованных семянков

Исследовав более 65 видов, относящихся к родам *Centaurea*, *Cyanus*, *Psephellus*, *Serratula*, *Rhaponticoides*, *Stisolophus*, мы попытались качественно охарактеризовать разнообразие скульптуры поверхности семянков васильков. Форма и размеры клеток экзокарпия часто различаются на разных участках плода. Так, в нижней и верхней частях семянки клетки более или менее изодиаметрические, а над остатками рёбер – сильно вытянутые, выпуклые и гладкие. Клетки в верхней части семянки и по спинке расположены не строго на одном уровне, часто слегка наплывают верхним концом друг на друга. В межрёберных участках средней части семянки клетки удлинённые, имеющие разнообразное строение и орнаментацию. Мы исследовали ультраскульптуру поверхности экзокарпия средней части семянки в межрёберных участках (табл. 2). Для простоты в дальнейшем будем называть её просто «скульптура поверхности».

Скульптуру поверхности семянков характеризуют две группы признаков. Первую группу составляют признаки формы и размера клеток экзокарпия и характер их боковых стенок, вторую – рельеф поверхности наружных периклиналильных стенок этих клеток и кутикулярные отложения на ней. Для описания поверхности мы использовали терминологию, предложенную для семян W. Barthlott (1981), с некоторыми изменениями, внесёнными А.Б. Шипуновым (1998), и приспособленную нами для плодов васильков.

Основные типы ультраскульптуры поверхности семянков изученных видов весьма разнообразны.

Варианты первичной ультраскульптуры:

I. Клеточные границы не видны под кутикулярными наслоениями, поверхность плода морщинисто-гребневидная – тип 1.

II. Клеточные границы хорошо различимы – все остальные типы:

1. Рельеф клеточных границ ровный:

A. Наружные стенки клеток ровные – тип 2.

B. Наружные стенки клеток выпуклые – тип 3.

C. Наружные стенки клеток вдавленные – тип 4.

2. Клеточные границы приподнятые:

A. Клеточные стенки неровные, неравномерно утолщённые – тип 5.

B. Клеточные стенки ровные, равномерно утолщённые:

❖ Клеточные стенки широкие ($1/3$ – $1/4$ ширины клетки), толстые:

❖ Наружные стенки ровные – тип 6.

❖ Наружные стенки вдавленные – тип 7.

❖ Клеточные стенки узкие ($1/5$ – $1/6$ ширины клетки), тонкие:

❖ Наружные стенки ровные – тип 8.

❖ Наружные стенки выпуклые – тип 9.

❖ Наружные стенки вдавленные – тип 10.

В пределах выделенных типов первичной ультраскульптуры многие виды различаются по размерам и форме (индексу формы – отношению ширины клетки к её длине) эпидермальных клеток (табл. 2).

Варианты вторичной ультраскульптуры поверхности:

1. Поверхность клетки гладкая – тип А.

2. Поверхность клетки скульптурированная:

A. Ровная поверхность:

1) Продольно ориентированные кутикулярные гребни:

I. Гребни длинные (больше ширины клетки), тонкие – тип Б.

II. Гребни короткие (меньше трети ширины клетки):

❖ Гребни тонкие, извилистые – тип В.

❖ Гребни толстые, прямые (стежки) – тип Г.

2) Неглубокие ямки – тип Д.

B. Поверхность волнистая:

1) Поперечные волнистые валики – тип Е.

2) Кутикулярные гребни – тип Ж.

Результаты классификации исследованных видов по предложенным типам представлены на рисунках 3 и 4 и в таблице 2.

Таблица 2. Типы ультраструктуры поверхности семян и размеры клеток эпидермиса перикарпия

Роды	Секции	Подсекции	Виды	Первичная скульптура	Вторичная скульптура	Длина клеток эпидермиса перикарпия, мкм	Ширина клеток эпидермиса перикарпия, мкм	Индекс формы*
<i>Amberboa</i>			<i>A. glauca</i>	1, 6	A	29,14	10,15	2,87
<i>Amberboa</i>			<i>A. iljiniana</i>	1	–	–	–	–
<i>Amberboa</i>			<i>A. moschata</i>	1	Б	–	–	–
<i>Amberboa</i>			<i>A. moschata</i> cv. <i>alba</i>	5	Е	52,00	7,87	6,61
<i>Centaurea</i>	<i>Acrolophus</i>	<i>Acrolophus</i>	<i>C. stoebe</i>	2, 3, 8	Г, Д	81,0	9,4	8,62
<i>Centaurea</i>	<i>Acrolophus</i>	<i>Apololepidae</i>	<i>C. aptolepa</i>	2, 8	Г	79,4	6,74	11,79
<i>Centaurea</i>	<i>Acrolophus</i>	<i>Arenariae</i>	<i>C. majorovii</i>	8	Г	99,44	6,56	10,41
<i>Centaurea</i>	<i>Acrolophus</i>	<i>Cylindraceae</i>	<i>C. diffusa</i>	8, 10	В, Г	72,64	6,94	10,46
<i>Centaurea</i>	<i>Acrolophus</i>	<i>Maculosae</i>	<i>C. pseudomaculosa</i>	2, 8	Г	86,6	7,71	11,24
<i>Centaurea</i>	<i>Acrolophus</i>	<i>Maculosae</i>	<i>C. vallesiaca</i>	2, 8	Г	118,4	9,91	11,95
<i>Centaurea</i>	<i>Grossheimia</i>		<i>C. macrocephala</i>	7	В, Г	96,2	10,3	9,34
<i>Centaurea</i>	<i>Hyalea</i>		<i>C. pulchella</i>	1	А	–	–	–
<i>Centaurea</i>	<i>Jacea</i>	<i>Fimbriatae</i>	<i>C. decipiens</i>	2, 8	Г	101,33	10,07	10,06
<i>Centaurea</i>	<i>Jacea</i>	<i>Jacea</i>	<i>C. banatica</i>	4, 8	Г	104,2	7,74	13,47
<i>Centaurea</i>	<i>Jacea</i>	<i>Jacea</i>	<i>C. bracteata</i>	3	В, Д	91,8	5,27	17,43
<i>Centaurea</i>	<i>Jacea</i>	<i>Jacea</i>	<i>C. jacea</i>	2, 3, 8	Г	104,44	8,67	12,05
<i>Centaurea</i>	<i>Jacea</i>	<i>Jacea</i>	<i>C. pannonica</i>	6, 8	Б, Г	86,4	6,63	13,03
<i>Centaurea</i>	<i>Jacea</i>	<i>Lepteranthus</i>	<i>C. pectinata</i>	2, 6, 8	Г, Д	92,0	10,07	9,14
<i>Centaurea</i>	<i>Jacea</i>		<i>C. raetica</i>			78,80	9,03	8,73
<i>Centaurea</i>	<i>Lopholoma</i>	<i>Acrocentron</i>	<i>C. reflexa</i>	2, 3	Д	–	–	–
<i>Centaurea</i>	<i>Lopholoma</i>	<i>Acrocentron</i>	<i>C. salomitana</i>	3, 9	А, Ж	–	–	–
<i>Centaurea</i>	<i>Lopholoma</i>	<i>Acrocentron</i>	<i>C. sosnovskyi</i>	3	Г	85,6	10,06	8,51
<i>Centaurea</i>	<i>Jacea</i>	<i>Lepteranthus</i>	<i>C. rhaetica</i>	4, 6	Г	78,8	9,03	8,73
<i>Centaurea</i>	<i>Jacea</i>	<i>Lepteranthus</i>	<i>C. salicifolia</i>	2, 3	Г	–	–	–
<i>Centaurea</i>	<i>Lopholoma</i>	<i>Lopholoma</i>	<i>C. alpestris</i>	4, 8	Г, Е	69,6	12,18	5,72
<i>Centaurea</i>	<i>Lopholoma</i>	<i>Lopholoma</i>	<i>C. scabiosa</i>	8	В	71,0	9,16	7,75

<i>Centaurea</i>	<i>Lopholoma</i>	<i>Orientales</i>	<i>C. orientalis</i>	8	A, Г	52,6	11,1	4,74
<i>Centaurea</i>	<i>Phalolepis</i>		<i>C. sterilis</i>	8, 9	Г	69,60	10,43	6,68
<i>Centaurea</i>	<i>Tomanthea</i>		<i>C. aucheri</i>	–	–	38,92	13,03	2,99
<i>Cyanus</i>	<i>Cyanus</i>		<i>C. segetum</i>	2, 6, 8	Д	60,6	7,46	8,12
<i>Cyanus</i>	<i>Protocyanus</i>		<i>C. fischeri</i>	3, 8	А	105,1	11,3	9,3
<i>Cyanus</i>	<i>Protocyanus</i>		<i>C. triumfettii</i>	2, 3, 9	А, Д	82,6	11,91	6,94
<i>Psephellus</i>	<i>Aetheopappus</i>		<i>P. caucasicus</i>	6, 8	В	54,6	11,5	4,75
<i>Psephellus</i>	<i>Aetheopappus</i>		<i>P. pulcherrimus</i>	2, 4, 8	Е	68,5	12,0	5,71
<i>Psephellus</i>	<i>Aetheopappus</i>		<i>P. raddeanus</i>	3, 6	Г	68,1	12,32	5,53
<i>Psephellus</i>	<i>Heterolophus</i>		<i>P. carbonatus</i>	2, 8	Г, Ж	79,43	10,91	7,28
<i>Psephellus</i>	<i>Heterolophus</i>		<i>P. marschallianus</i>	2, 6	А, Г	90,37	10,22	8,84
<i>Psephellus</i>	<i>Heterolophus</i>		<i>P. sibiricus</i>	2, 6	В, Ж	63,63	10,47	6,08
<i>Psephellus</i>	<i>Heterolophus</i>		<i>P. turganicus</i>	2, 6	Ж	54,6	10,39	5,25
<i>Psephellus</i>	<i>Hyalinella</i>		<i>P. adjaricus</i>	2, 3	Ж	68,0	10,8	6,3
<i>Psephellus</i>	<i>Hyalinella</i>		<i>P. bagadensis</i>	3	В	40,65	11,73	3,46
<i>Psephellus</i>	<i>Hyalinella</i>		<i>P. bellus</i>	4, 8	Е	70,7	9,89	7,15
<i>Psephellus</i>	<i>Odontolophus</i>		<i>P. kobstanicus</i>	–	–	–	11,79	–
<i>Psephellus</i>	<i>Psephelloideae</i>		<i>P. leuzeoides</i>	5, 9	В	15,90	10,30	1,54
<i>Psephellus</i>	<i>Psephelloideae</i>		<i>P. mucronifer</i>	9	Б	57,62	6,97	8,27
<i>Psephellus</i>	<i>Psephelloideae</i>		<i>P. pergamaeus</i>	–	–	18,09	6,36	2,84
<i>Psephellus</i>	<i>Psephelloideae</i>		<i>P. carthalinicus</i>	–	–	59,15	8,08	7,33
<i>Psephellus</i>	<i>Psephellus</i>		<i>P. ciscaucasicus</i>	–	–	77,17	10,08	7,66
<i>Psephellus</i>	<i>Psephellus</i>		<i>P. dealbatus</i>	–	–	67,37	9,54	7,06
<i>Psephellus</i>	<i>Psephellus</i>		<i>P. hymenolepis</i>	–	–	67,60	12,07	5,60
<i>Psephellus</i>	<i>Psephellus</i>		<i>P. salvifolius</i>	6	Е	–	–	–
<i>Psephellus</i>	<i>Psephellus</i>		<i>P. schistosus</i>	–	–	60,35	6,50	9,29
<i>Psephellus</i>	<i>Sosnovskia</i>		<i>P. arpensis</i>	7	В	28,88	10,45	2,76
<i>Rhaponticoides</i>	<i>Ruthenica</i>		<i>Rh. ruthenica</i>	3, 9	А, В	33,69	6,61	5,1
<i>Rhaponticoides</i>	<i>Turcestanica</i>		<i>Rh. turcestanica</i>	1, 2, 8	А, В	–	–	–
<i>Stisolophus</i>			<i>S. balsamita</i>	2, 4	А	14,67	9,26	1,58

* Индекс формы – отношение длины клетки эпидермиса перикарпия к её ширине.

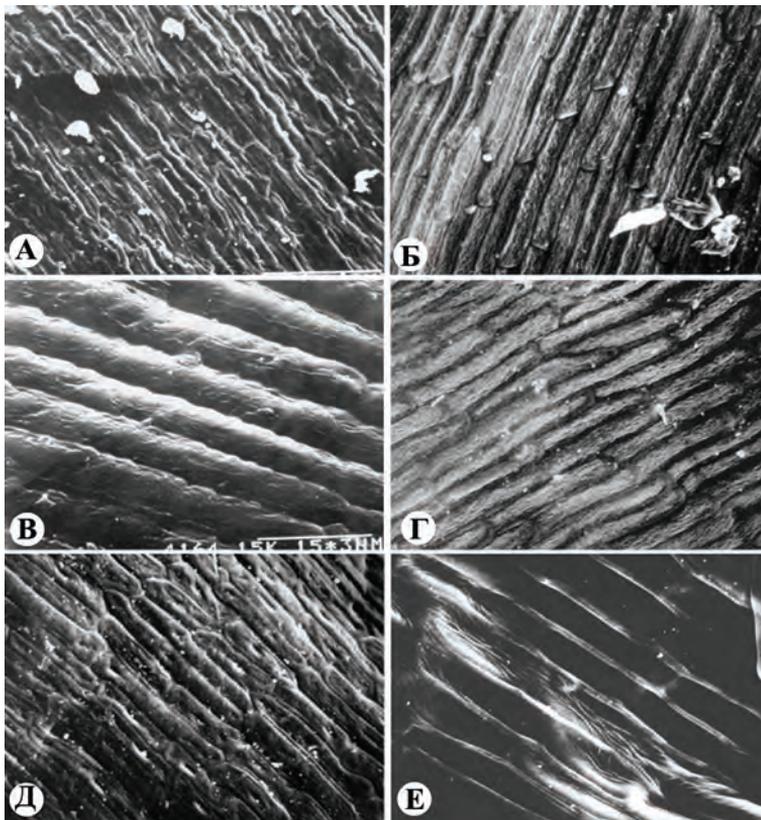


Рис. 4. Ультраскульптура поверхности клеток эпидермиса перикарпия, СЭМ.
 А – *Amberboa moschata* тип 1, а, б; Б – *Centaurea bracteata* тип 3 в, д;
 В – *Centaurea sterilis* тип 9 г; Г – *Centaurea majorovii* тип 8 г;
 Д – *Psephellus adjaricus* тип 2, 3 ж; Е – *Psephellus mucronifer* тип 10 б

Обсуждение результатов

Таксономически значимыми могут быть признаки, специфичные для таксона и дискретные или имеющие хотя бы хиатус в ряду изменчивости (Линней, 1989). Среди представленных выше деталей строения оболочки плода васильков особое внимание необходимо уделить отношению толщины эпидермиса тесты к толщине перикарпия. Этот признак в целом хорошо выделяет род *Psephellus* среди остальных васильков (см. табл. 1 и работы А.А. Чарчоглян). Этот признак, однако, не абсолютен, и у некоторых видов секции *Psephellus* встречаются плоды с соотношением 1,2–1,3 (*P. carthalinicus*, *P. ciscaucasicus*), что приближается, но всё же не достигает обычных 1,6–1,9 в других группах васильков (*Cyanus segetum*, *C. fischeri*, *Centaurea jacea*, *C. pseudmaculosa*,

C. scabiosa). С другой стороны, у некоторых видов васильков в узком смысле, например *Centaurea majorovii*, этот показатель составляет всего 1,2.

А.А. Чарчоглян (1975, 1978) использовал аналогичный показатель, но учитывал не высоту клеток эпидермиса тесты, а толщину всей тесты. Однако толщина тесты – очень неустойчивый признак. По нашим данным, она сильно различается в разных частях семянки и, кроме того, сильно меняется по мере созревания плода. Это затрудняет использование данного показателя, особенно при определении единичных, щуплых или недозрелых семянков.

Другим численным индексом, который использовал М. Dittrich (1968), является соотношение длины тангенциальных стенок клеток экзотесты к длине их радиальных стенок. Однако в данной группе этот показатель меняется так же, как во многих других группах родства васильков. У *Psephellus* секций *Aetheorappus* и *Hyalinella* показатель равен 2,0, в секции *Psephellus* – 3,0 в секции *Heterolophus* – 3,2. У представителей остальных васильков показатель меняется от 2,3 до 10,0 большинство васильков имеют значения от 2,5 до 4.

Для *Psephellus* секции *Heterolophus* нами отмечена гетерокарпия, проявляющаяся только в анатомическом строении спермодермы: самые наружные семянки в корзинке имеют несколько слоёв несмятых клеток тесты по всей окружности поперечного среза семянки. Для сложноцветных гетерокарпия довольно обычна (Левина, 1987), в том числе и выраженная лишь в анатомии околоплодника (Войтенко, 1981). Для *Psephellus* секции *Aetheorappus* отмечали и различное развитие хохолка у разных семянков в корзинке (Тамамшян, 1956).

Обычно в спермодерме семянков васильков в области дорсального ребра сохраняются крупные тонкостенные несминающиеся паренхимные клетки и хорошо развитый проводящий пучок. У *Cyanus segetum*, *C. fischeri*, *Centaurea pseudomaculosa*, *C. majorovii* таких паренхимных клеток 4–5 слоёв, а у остальных исследованных видов их всегда заведомо больше – 7–10 слоёв. У ряда видов под проводящим пучком располагается полость схизо-лизигенного происхождения, по-видимому, ничем не заполненная, примерно такого же размера, что и пучок (табл. 3).

Таблица 3. Наличие полости в спермодерме видов *Psephellus* и *Cyanus*

Полость в спермодерме имеется	Полость в спермодерме отсутствует
<i>Psephellus marschallianus</i>	<i>Psephellus sumensis</i>
<i>P. bagadensis</i>	<i>P. dealbatus</i>
<i>P. bellus</i>	<i>P. ciscaucasicus</i>
	<i>Cyanus segetum</i>
	<i>C. fischeri</i>

Сравнение пар близких видов, обитающих на субстратах с резко отличающимися физико-химическими свойствами, показало, что представители разных групп видов реагируют на сходные условия по-разному. Так, *Centaurea majorovii* из секции *Acrolophus*, растущий на песках по речным долинам, имеет семянки с толщиной стенки 0,12 мм, в которых отношение толщины эпидермиса тесты к толщине перикарпия близко к 1,2 (как у некоторых *Psephellus*). У близкого же вида *Centaurea pseudomaculosa* с каменистых нарушенных местообитаний толщина стенки плода заметно меньше – до 0,08 мм, в основном вследствие сильно уменьшенных клеток перикарпия, так что отношение толщины эпидермиса тесты к толщине перикарпия достигает значений 2,2. Такие цифры характерны для секции *Acrolophus* и рода *Centaurea* в целом. Вид *Psephellus sumensis* из секции *Heterolophus* растёт исключительно по борovým пескам. Он имеет семянки с толщиной стенки 0,18 мм и отношением толщины эпидермиса тесты к толщине перикарпия близким к 1. У близкого к нему *P. marschallianus*, растущего по каменистым степям, толщина стенки плода почти такая же (0,18 мм), но толщина клеток экзотесты несколько меньше, что скомпенсировано незначительным увеличением толщины перикарпия. В результате отношение толщины экзотесты к толщине перикарпия становится 0,7–0,8, что более характерно для *Psephellus*, а не для *Centaurea*.

В отличие от анатомических признаков, строение и размеры хохолка издавна использовали для выделения таксонов васильков. Поэтому следует ожидать, что признаки хохолка будут специфичными для каждой секции. По строению хохолка в роде *Psephellus* можно выделить три группы секций: 1) *Aetheopappus* и *Hyalinella* с хохолком длиннее семянки, 2) *Psephelloideae* с хохолком примерно равным по длине семянке и 3) *Heterolophus* и *Psephellus* с очень коротким хохолком, в 3–4 раза короче семянки. Однако следует отметить, что нам известны два образца¹⁷ представителей секции *Heterolophus* с хохолком, равным по длине семянке, по-видимому, подобные *C. kryloviana* Serg., описанному Л.П. Сергиевской (1949) в качестве отдельного вида. Полностью хохолок у семянков васильков не редуцируется, так как помогает высвобождению зрелых семянков из высыхающих корзинок (Тамамшян, 1956).

С размером хохолка строго коррелирует наличие или отсутствие элайосомы на семянке. Нет элайосомы у *Aetheopappus* и *Hyalinella* с длинными хохолками, есть элайосома у *Heterolophus* и *Psephellus* с короткими хохолками. У части представителей секции *Psephelloideae* с короткими хохолками семянки с элайосомой, а у видов с хохолками средней длины она не развивается. Это легко объяснимо способом распространения семянков. Наличие элайосомы ясно говорит о мирмекохории (Sernander, 1906), а развитие длинного хохолка

¹⁷ *Centaurea sibirica* L. 29.08.1930. Аргаяшский кантон, Аргаяшская волость, каменистая сопка у пос. Шумаковского. Невский; *Centaurea marschalliana* L. 8.08.1957. Ростовская обл., Северский Донец, окрестн. ст. Тарасовки, песчаные склоны правобережья р. Россоши, близ т. наз. Гремучей. Пискунов.

улучшает лётные качества плода, которые особенно ярко проявляются у семян с летучкой.

Соотношение толщины эпидермиса тесты и толщины перикарпия маркирует род *Psephellus* в целом. Остальные признаки варьируют и у разных секций рода перекрываются, но каждая секция может быть охарактеризована их сочетанием (табл. 4).

Таблица 4. Синдромы карпологических признаков секций рода *Psephellus*

Секции	Хололок		Клетки экзокарпия	Элайосома
	длина	строение		
<i>Aetheopappus</i>	длинный	простой	крупные	нет
<i>Hyalinella</i>	длинный	двойной	крупные	нет
<i>Heterolophus</i>	короткий	двойной	мелкие	есть
<i>Psephellus</i>	короткий	простой	средние	есть
<i>Psephelloideae</i>	средний/короткий	двойной	крупные	нет/есть

По размеру клеток экзокарпия на поперечном срезе представителей рода *Psephellus* можно разделить на три группы. Клетки экзокарпия могут быть заметно крупнее остальных клеток перикарпия, примерно тех же размеров и несколько меньше их.

По общим принципам системности, интенсификация функции при экономии пластического материала происходит посредством прогрессирующей дифференциации структуры (Шмальгаузен, 1947; Догель, 1981). Поэтому логично допустить, что хорошо развитый, многослойный, но не дифференцированный перикарпий может быть исходным состоянием структуры, а дифференциация на слои, выделение групп клеток, выполняющих особые функции и (или) редукция перикарпия до 3–4 слоёв клеток – производны. Утолщённые и одревесневшие клетки перикарпия выполняют функцию механической защиты зародыша, как и мощно развитый эпидермис тесты. Поэтому во многих группах васильков и близких родах экзотеста, освобождая перикарпий от функции механической защиты, позволяет ему специализироваться на выполнении других функций, формировать специализированные клетки и слои при уменьшении общей толщины перикарпия и степени утолщения и одревеснения стенок составляющих его клеток. Эти тенденции описаны и у многих других Compositae (Меликян, Мурадян, 1975; Левина, 1987).

Однако и при «исходном» типе строения семянкам представителей секций *Aetheopappus*, *Hyalinella*, *Psephelloideae*, *Heterolophus*, *Psephellus* присущи некоторые элементы специализации. Так, все они имеют латеральные эфирномасляные каналы и призматические кристаллы оксалата кальция. Виды секций *Hyalinella* и *Heterolophus* имеют полости в дорсальной части тесты, многие виды секции *Psephellus* содержат дубильные вещества в клетках перикарпия.

Анализируя ультраскульптуру поверхности семян даже столь небольшого числа видов группы (см. табл. 2), можно сделать некоторые предварительные заключения. Разнообразие типов поверхности исследованных семян невелико (рис. 3, 4). Даже такой далёкий от *Centaurea* вид, как *Serratula coronata*, не выделяется особо на фоне исследованных видов, в отличие, например, от *Centaurea balsamita*. С другой стороны, среди васильков обозначились таксоны, имеющие совершенно однородную скульптуру поверхности. Это род *Cyanus* (поверхность клеток ровная и гладкая), секции *Acrolophus* (клеточные стенки приподнятые, поверхность с узором в виде стежков) и *Heterolophus* (клеточные стенки приподнятые, поверхность волнистая с тонкими гребнями) – обе из рода *Psephellus*. Виды *Centaurea* из секции *Jacea* имеют несколько, хотя и очень близких, типов поверхности, которые хорошо совпадают с внутрисекционными подразделениями. Изменчивость признаков скульптуры поверхности семян *Centaurea* секции *Lopholoma* также очень ярко выражена, но хорошо соответствует делению на подсекции.

Очень гетерогенны по типу скульптуры поверхности семени также секции *Tomanthea* из рода *Centaurea*, рода *Amberboa* и секций *Aetheorappus*, *Hyalinella*, *Psephellus* из рода *Psephellus*. *Amberboa nana* имеет гребневидно-морщинистую поверхность семени, у *A. glauca* хорошо заметны границы клеток, а *A. moschata*, кроме того, имеет гребни на поверхности клеток.

Представителей секции *Aetheorappus* по типу поверхности семян возможно подразделить на 2 группы: *Psephellus caucasicus* и *P. raddeanus* имеют поверхность клеток с гребнями, а *P. pulcherrimus* – с поперечными валиками. Все три вида из секции *Hyalinella* значительно отличаются друг от друга по вторичной скульптуре поверхности.

Изменчивость признаков поверхности семян у васильков секции *Psephellus* рода *Psephellus* не согласуется с её существующими системами. Семянки *Psephellus schistosus* по скульптуре поверхности совершенно не похожи на семени всех остальных видов. Семянки *P. hymenolepis* и *P. carthalinicus* с гребнями на поверхности клеток чрезвычайно похожи, но эти виды относятся к разным подсекциям, как и виды *P. ciscaucasicus* и *P. dealbatus* с поперечными валиками на поверхности клеток. Поэтому использование признаков ультраскульптуры поверхности плодов представляется нам чрезвычайно перспективным, особенно для внутрисекционной систематики.

Выводы

Семянки представителей рода *Psephellus* характеризуются развитием многослойного перикарпия, толщина которого более или менее равна толщине эпидермиса тесты (или даже превышает её), что не характерно для представителей рода *Centaurea* s. str.

Перикарпий у *Psephellus* не дифференцирован на топографические зоны и состоит из удлинённых клеток сходного строения.

В области дорсального ребра в составе тесты у *Psephellus* на 3–4 слоя паренхимных клеток больше, чем у семянков многих других васильков, что позволяет развивать в этом месте не только проводящий пучок, но и полость.

Наличие хорошо развитой мощной экзотесты наряду с многослойным перикарпием, относительно богатым однотипными, недифференцированными на слои или ткани элементами, характеризует семянки этой группы как довольно просто устроенные.

Для разных секций рода *Psephellus* характерны некоторые черты специализации как внешней морфологии (например, редукция внутреннего ряда хохолка), так и некоторых анатомических структур (наличие эфирно-масляных ходов, кристаллов оксалата кальция и дубильных веществ, полостей в дорсальной части тесты).

Каждая секция рода *Psephellus* обладает специфическим набором морфолого-анатомических признаков плода:

Aetheopappus – длинный слабо дифференцированный хохолок, крупные клетки эпидермиса;

Hyalinella – длинный двойной хохолок, крупные клетки эпидермиса;

Heterolophus – короткий двойной хохолок, мелкие клетки эпидермиса;

Psephellus – редукция внутреннего ряда щетинок, короткий хохолок, клетки эпидермиса средних размеров;

Psephelloideae – хохолок, примерно равный семянке, двойной, крупные клетки эпидермиса.

В контрастных экологических условиях пары близких видов из разных групп васильков ведут себя по-разному. У *Psephellus* секции *Heterolophus* (*P. carbonatus* – *P. sumensis*) толщина стенки плода практически не меняется. У *Centaurea* секции *Acrolophus* (*C. pseudomaculosa* – *C. majorovii*) она сильно уменьшена у петрофитного вида.

Исследование ультраскульптуры поверхности семянков группы родов васильков представляется чрезвычайно перспективным, особенно для внутрисекционной систематики. Уже на первом оценочном этапе работы при исследовании небольшого числа видов стало ясно, что секции *Aetheopappus*, *Psephellus*, *Psephelloideae*, *Hyalinella* из рода *Psephellus*, и секция *Tomanthea* из рода *Centaurea*, а также род *Amberboa* очень гетерогенны по этой структуре.

Список литературы

Александров В.Г., Савченко М.Н. 1951. Об особенностях истории развития плода и семени семейства сложноцветных // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 6. Вып. 2. С. 31–47.

Алиева А.А. 1979. Новая секция рода *Psephellus* Cass. (Asteraceae) // Ред. А.И. Галушко. Флора Северного Кавказа и вопросы её истории. Ставрополь: Ставропольский гос. пед. ин-т. Вып. 3. С. 63–69.

Алиева А.А. 1980. Псефеллусы (*Psephellus* Cass.) восточного Кавказа: Автореф. дис... канд. биол. наук. Киев. 22 с.

Алиева А.А. 1983. Систематический обзор восточнокавказских видов рода *Psephellus* Cass. (Asteraceae Dum.) // Ред. А.И. Галушко. Флора Северного Кавказа и вопросы её истории. Ставрополь: Ставропольский гос. пед. ин-т. Вып. 4. С. 17–55.

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. М.: Изд-во Моск. ун-та. 311 с.

Войтенко В.Ф. 1981 [1982]. Гетерокарпия у растений флоры СССР. 1. *Tragopogon dubius* Scop. (сем. Asteraceae) // Ред. Р.Е. Левина. Вопросы биологии семенного размножения. Ульяновск: Ульяновский гос. пед. ин-т. С. 44–64.

Гочу Д.И. 1973. Об анатомии семян некоторых видов *Centaurea* L. // Бот. журн. Т. 58. № 2. С. 245–247.

Гросгейм А.А. 1949. Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука. 748 с.

Догель В.А. 1981. Зоология беспозвоночных. 7-е изд. М.: Высш. школа. 606 с.

Левина Р. Е. 1987. Морфология и экология плодов. Л.: Наука. 159 с.

Линней К. 1989. Философия ботаники. М.: Наука. 456 с.

Меликян А.П., Мурадян Л.Г. 1975. Основные направления эволюции перикарпия и спермодермы в подтрибе *Chrysantheminae* (Asteraceae) // Бот. журн. Т. 10. № 8. С. 1123–1133.

Сергиевская Л.П. 1949. Новые виды сложноцветных из Сибири // Систематические заметки по матер. гербария им. П.Н. Крылова при Томском гос. ун-те им. В.В. Куйбышева. [Т. 19.] № 1–2. С. 11–17.

Сосновский Д.И. 1931. О двух секциях рода *Centaurea* L. s. st. // Вестн. Тифлис. бот. сада. Нов. сер. 2. Т. 5–6. С. 23–29.

Сосновский А.Д. 1963. Подрод *Psephellus* (Cass.) Schmalh. рода *Centaurea* L. // Ред. Е.Г. Бобров, С.К. Черепанов. Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 28. С. 420–440.

Тамамиян С.Г. 1956. К вопросу о происхождении паппуса (летучки) у семейства астровых (сложноцветных) // Бот. журн. Т. 41. № 5. С. 634–651.

Цвелёв Н.Н. 1959. Критические заметки о некоторых секциях рода *Centaurea* L. // Бот. матер. Гербария Бот. ин-та АН СССР. Т. 19. С. 409–441.

Чарчоглян А.А. 1975. Сравнительная анатомия оболочки семян некоторых представителей рода *Centaurea* L. // Биол. журн. Армении. Т. 28. № 7. С. 53–57.

Чарчоглян А.А. 1978. Сравнительный анализ результатов иммунохимических, диск-электрофоретического и анатомо-карпологического методов исследования в целях систематики цветковых растений (на примере подтрибы *Centaureinae* семейства Asteraceae): Автореф. дис... канд. биол. наук. Ереван. 23 с.

Шинунов А.Б. 1998. Подорожники (роды *Plantago* L. и *Psyllium* Mill., Plantaginaceae) Европейской России и сопредельных территорий: Автореф. дис... канд. биол. наук. Москва. 20 с.

Шмальгаузен И.И. 1947. Основы сравнительной анатомии позвоночных животных. 4-е изд. М.: Сов. наука. 540 с.

Barthlott W. 1981. Epidermal and seed surface characters of plants: systematic applicability and some evolutionary aspects // Nord. J. Bot. Vol. 1. No 3. P. 345–355.

Boissier E. 1875. Flora Orientalis, sive enumeratio plantarum in Oriente a Graecia et Aegypto ad Indiae fines hucusque observatarum. Geneve; Basele: H. Georg. Vol. 3. Calyciflorae Hamopetalae. 1033 p.

Cassini H. 1975. Cassini on Compositae. Collected from the Dictionnaire des sciences naturelles and arranged with An Introduction and Index by Robert M. King and Helen W. Dawson. New York: Oriole Editions. Vol. 1. XL + 636 p.; Vol. 2. P. 637–1330; Vol. 3. P. 1331–1963 + XXIII.

DeCandolle A.P. 1837. Prodomus systematis naturalis regni vegetabilis, sive enumeratio contracta ordinum generum specierumque plantarum huc usque cognitarium, juxta methodi naturalis, normas digesta. Parisiis: Treuttel et Würtz. Pt. 6. 687 p.

Dittrich M. 1968. Karpologische Untersuchungen zur Systematik von *Centaurea* und verwandten Gattungen // Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. Pflanzengeogr. Bd. 88. Hf. 1–2. T. 1. S. 70–122.

Dormer K.J. 1961. The taxonomic significance of crystal forms in *Centaurea* // New Phytol. Vol. 61. No 1. P. 32–35.

Dostál J. 1969. Taxonomická studie o celedích Lycopodiaceae a Asteraceae a o rodech *Lycopodium* a *Centaurea* (Studia taxonomica I) // Acta Univ. Palackianae Olomucensis, Fac. Rer. Natur. Ser. 2. Biol. Vol. 31. P. 5–39.

Dostál J. 1976. *Centaurea* L. // Eds. T.G. Tutin, V.H. Heywood, N.A. Burges, D.H. Valentine, S.M. Walters, D.A. Webb. Flora Europaea. Cambridge: Cambridge Univ. Press. Vol. 4. P. 254–301.

Hoffman O. 1894. *Centaurea* L. // Hrsg. A. Engler, K. Prantl. Die natürlichen Pflanzenfamilien nebst ihren Gattungen und wichtigeren Arten, insbesondere den Nutzpflanzen, unter Mitwirkung zahlreicher hervorragender Fachgelehrten begründet. Leipzig: W. Engelmann. T. 4. Abt. 4 & 5. S. 326–332.

Sernander R. 1906. Entwurf einer Monographie der europäischen Myrmekochoren // Kungl. Svensk. Vetenskapsakad. Handling. Bd. 41. No 7. S. 1–410.

The Plant List. 2013. Version 1.1. <http://www.theplantlist.org>, accessed on January 1, 2019.

Wagenitz G. 1975. *Centaurea* L. // Ed. P.H. Davis. Flora of Turkey and the East Aegean Islands. Edinburgh: Edinburgh Univ. Press. Vol. 5. P. 465–572.

Список исследованных видов

Валидное название согласно The Plant List (2013)	Этикетки
<i>Amberboa glauca</i> (Puschk. ex Willd.) Muss. Puschk. ex Grossh.	<i>Amberboa glauca</i> (Willd.) Grossh. Е. Габриелян 29.08.1932. Дагестан, Самсель, щебнистый склон.
<i>Amberboa glauca</i> (Puschk. ex Willd.) Muss. Puschk. ex Grossh.	<i>Amberboa glauca</i> (Willd.) Grossh. 3.07.1976. Дагестан, п. Тлярятинка, Андийский хр. Пименов.
<i>Amberboa moschata</i> (L.) DC.	<i>Amberboa moschata</i> (L.) DC. 15.07.1964. Армения, Ереван, с. Вохчаберт, открытый склон, лёсс. Е. Габриелян.
<i>Amberboa moschata</i> (L.) DC.	<i>Centaurea moschata</i> L. cv. <i>alba</i> Institutum Botanicum et Hortus Botanicus Universitatis de Attila Nominatae H-6701 Szeged, Hungaria, P.B. 657.
<i>Amberboa nana</i> (Boiss.) Iljin	<i>Amberboa iljiniana</i> Grossh. Е. Габриелян 28.05.1931. Армения, р. Аракс, ст. Баш-Баши.
<i>Amberboa sosnovskii</i> Iljin	<i>Amberboa sosnovskii</i> Iljin Е. Gabrielan 8.06.1977. Армения, Ведийский р-н хр. Урцский (Сарай-Булах), пос. Суренаван. Ключиков.
<i>Centaurea aplolepa</i> Moretti	<i>Centaurea aplolepa</i> E 642 Jardin botanique. Nantes mairie. Republique Française.
<i>Centaurea arenaria</i> M. Bieb. ex Willd.	5521 <i>Centaurea arenaria</i> Vieb. 22.07.1967. Калмыкия, участок полупустыни близ совх. Черноземельское, в песках. Смирнов.
<i>Centaurea aucheri</i> subsp. <i>szowitzii</i> (Boiss.) Wagenitz	<i>Phaeopappus aucheri</i> (DC.) Boiss. Тахтаджан (<i>Phaeopappus szowitzii</i> Boiss. – Л. Щукин) 2.07.1928. Армения, Эчмиадзинский р-н, правый берег р. Кацах-чай, к С-3 от сел. Аштарак. Л. Щукин.
<i>Centaurea aucheri</i> subsp. <i>szowitzii</i> (Boiss.) Wagenitz	<i>Tomanthea phaeopappa</i> (DC.) Takh. ex Czer. 8.06.1977. Армения, Ведийский р-н, хр. Урцский (Сарай-Булах), окр. пос. Суренаван. М.Г. Пименов.
<i>Centaurea behen</i> L.	<i>Centaurea behen</i> (L.) Taht. Hortus Botanicus Academiae Scientiarum RSS Armeniae, Erevan. S. 1965.
<i>Centaurea biebersteinii</i> DC.	5468 <i>Centaurea micrantos</i> Gmel. 11.07.1986. Воронежская обл., Павловский р-н, левый берег Дона, дорога на Павловск – Белогорье, посадки сосны на песке. Тихомиров.
<i>Centaurea borysthenica</i> Gruner	<i>Centaurea banatica</i> Roch. Institutum Botanicum et Hortus Botanicus Universitatis de Attila Nominatae H-6701 Szeged, Hungaria, P.B. 657.

<i>Centaurea daralaghezica</i> (Fomin) Greuter	<i>Tomanthea daralaghezica</i> (Fomin) Takht. = <i>Phaeopappus daralaghezica</i> Fomin 18.08.1931. Армения, Даралагез, Исти-су.
<i>Centaurea decipiens</i> Thuill.	<i>Centaurea decipiens</i> Thuill. 1151 Giardino Botanico Alpino Rezia.
<i>Centaurea diffusa</i> Lam.	5507 <i>Centaurea diffusa</i> Lam. Краснодарский край, Темрюковский р-н пос. «За Родину». 20.08.94. Бовина.
<i>Centaurea fischeri</i> Willd.	<i>Centaurea fischeri</i> 29.08.1955. Ухра-Цхаро. 1231. R.
<i>Centaurea jacea</i> L.	<i>Centaurea jacea</i> L. Дубна, 24.07.94. Полевова.
<i>Centaurea pannonica</i> (Heuff.) Hayek	<i>Centaurea pannonica</i> (Heuff.) Sim. 1229 Giardino Botanico Alpino Rezia.
<i>Centaurea jacea</i> subsp. <i>gaudinii</i> (Boiss. et Reut.) Gremli	<i>Centaurea bracteata</i> Scop. Giardino Botanico Alpino Rezia
<i>Centaurea macrocephala</i> Muss. Puschk. ex Willd.	<i>Centaurea macrocephala</i> Muss. Puschk. Institutum Botanicum et Hortus Botanicus Universitatis de Attila Nominatae H-6701 Szeged, Hungaria, P.B.657.
<i>Centaurea majorovii</i> Dumbadze	<i>Centaurea majorovii</i> Култор-Кале, 24.07.55. S(II)
<i>Centaurea orientalis</i> L.	<i>Centaurea orientalis</i> L. 10.07.1996. Волоконовка.
<i>Centaurea pectinata</i> L.	<i>Centaurea pectinata</i> L. 1156 Giardino Botanico Alpino Rezia.
<i>Centaurea pseudomaculosa</i> Dobroc.	<i>Centaurea pseudomaculosa</i> Dobroc. = <i>C. maculosa</i> Калач, 15–23.07.46.
<i>Centaurea pulchella</i> Ledeb.	<i>Centaurea pulchella</i> Туркмения, Репетек. № 46.
<i>Centaurea reflexa</i> Lam.	<i>Centaurea reflexa</i> Lam. 1903, Тбилиси, 15.09.1953. Б.С. R.
<i>Centaurea reflexa</i> subsp. <i>sosnovskyi</i> (Grossh.) Mikheev	<i>Centaurea sosnovskyi</i> Grossh. 597. Баку, БС, 6.08.55. S(II).
<i>Centaurea rhaetica</i> Moritz.	<i>Centaurea rhaetica</i> Moritzi 574 Giardino Botanico Alpino Rezia
<i>Centaurea salicifolia</i> M. Bieb.	<i>Centaurea salicifolia</i> Bieb. Кусын-Хулуг, 7.08.1966. R.
<i>Centaurea salonitana</i> Vis.	<i>Centaurea salonitana</i> Vis. Никитин, 10.08.60. S(II).
<i>Centaurea scabiosa</i> L.	<i>Centaurea scabiosa</i> L. Воронеж, 1946. П.
<i>Centaurea scabiosa</i> subsp. <i>alpestris</i> (Hegetschw.) Nyman	<i>Centaurea alpestris</i> Heget. 357 Giardino Botanico Alpino Rezia.
<i>Centaurea solstitialis</i> L.	<i>Centaurea solstitialis</i> L. Махачкала, перевал. 26.07.55. R.
<i>Centaurea spectabilis</i> (Fisch. et C.A. Mey.) Sch. Bip.	<i>Tomanthea spectabilis</i> (DC.) Takht. 29.07.1934. Агбаба, сел. Гюлибулах, горная степь. А. Тахтаджан.

<i>Centaurea sterilis</i> Steven	<i>Centaurea sterilis</i> Stev. Никита, 14.08.60. S(II).
<i>Centaurea stoebe</i> Tausch	<i>Centaurea stoebe</i> Botanischer Garten Universität für Bodenkultur Gregor Mendelstraße Nr.33 A-1180 Wien Österreich (Austria).
<i>Centaurea turkestanica</i> Franch.	<i>Centaurea turcestanica</i> Franch. Шавады-Колон-Сай, 20.09.51. MS(II).
<i>Centaurea vallesiaca</i> (DC.) Jord.	<i>Centaurea vallesiaca</i> 220 Hortus Botanicus Bernensis 218.
<i>Chartolepis intermedia</i> Boiss.	<i>Chartolepis intermedia</i> Белые пруды, 7.10.1949. И. Каменецкая.
<i>Cyanus segetum</i> Hill	<i>Centaurea cyanus</i> L. Мордовия. 1994. Полевова.
<i>Cyanus triumfettii</i> (All.) Dostál ex Á. Löve et D. Löve	<i>Centaurea triumfettii</i> 649 Botanischer Garten der Technischen Hochschule Aschen
<i>Psephellus bagadensis</i> (Woronow) Greuter	<i>Centaurea bagadensis</i> G. Woron. 31.07.1954. Багадская скала.
<i>Psephellus bagadensis</i> (Woronow) Greuter	<i>Centaurea bagadensis</i> G. Woron. 14.08.1953. N291, Ладжанури. N291.
<i>Psephellus bellus</i> (Trautv.) Wagenitz	<i>Centaurea bella</i> Trautv. 11.06.1932. село Орпала Ахалувехского р-на ЮЗ Грузии. Звездева.
<i>Psephellus bellus</i> (Trautv.) Wagenitz	<i>Centaurea bella</i> Trautv. 21.07.1972. Бакуриани. П.
<i>Psephellus carbonatus</i> (Klokov) Greuter	<i>Centaurea carbonata</i> Клок. 12.06.1904. Харьковская губ., Старобельский уезд, Деркульская целина. Кашменский.
<i>Psephellus carbonatus</i> (Klokov) Greuter	<i>Centaurea carbonata</i> Клок. М. Клоков 1871. Сосновка, Саратов. Белков.
<i>Psephellus carthalinicus</i> Sosn.	<i>Psephellus cartalinica</i> (Sosn.) Sosn. ИБ. Тбилиси, N93, S. 07.06.1965.
<i>Psephellus caucasicus</i> (Sosn.) Greuter	<i>Aetheopappus caucasicus</i> Sosn. ТГЗ, ущ. Хатипара, щебнистый склон, 24.08.94.
<i>Psephellus ciscaucasicus</i> (Sosn.) Galushko	<i>Psephellus ciscaucasicus</i> Sosn. пер. Гумбаши, 14.08.1964. S(II).
<i>Psephellus arpensis</i> (Czerep.) Wagenitz	<i>Sosnovskya arpensis</i> Czer. 7.08.1957. Армения, Ехечнадзорский р-н, левый берег р. Арпа близ устья р. Элегиса. Цвелёв, Черепанов. Изотип вида!
<i>Psephellus dealbatus</i> (Willd.) K. Koch	<i>Psephellus dealbata</i> Willd. 22.07.72, Бакуриани.
<i>Psephellus hymenolepis</i> (Trautv.) Boiss.	<i>Psephellus hymenolepis</i> (Trautv.) Boiss. 24.06.1976. Дагестан, с. Магада. А. Алиева.

- Psephellus hymenolepis* (Trautv.) Boiss. ***Psephellus hymenolepis*** (Trautv.) Boiss. 26.06.1961. Дагестанская АССР, Рутульский р-н у с. Хлют, между с. Ахты и Рутул, правый берег р. Самур, сланцевые склоны. А.А. Алиева.
- Psephellus integrifolius* K. Koch ***Amblyopogon integrifolius*** (С.А.М.) Boiss. ex Grossh. Е. Тамамшян. Ленкоранская экспедиция, близ погранпоста Амбурдара, южные щебнистые сухие склоны горы, высота 1700 м. 17.07.1931. Н. Шипчинский.
- Psephellus kobstanicus* (Tzvelev) Wagenitz ***Centaurea kobstanica*** Tzvel. 12.06.1957. Азербайджан, Бакинский р-н между Перикеш-Гюлем и урочищем Агриджа. Цвелёв, Черепанов.
- Psephellus leuzeoides* (Jaub. et Spach) Wagenitz ***Centaurea leuzeoides*** (Jaub. et Spach) Walp. 1849. Исфahan.
- Psephellus marschallianus* (Spreng.) K. Koch ***Centaurea marschalliana*** Spreng. f. *vulgaris* Korsh. 13.06.1885. Cis- et Transwolgensis. около Сергиевских серных вод, на паровых полях равнины и пологих склонах, покрытых чернозёмом. S. Korzchinsky.
- Psephellus marschallianus* (Spreng.) K. Koch ***Centaurea marschalliana*** L. 8.08.1957. Ростовская обл., Северский Донец, окрестн. ст. Тарасовки, песчаные склоны правобережья р. Россоши, близ т. наз. Гремучей. Пискунова.
- Psephellus erivanensis* Lipsky ***Centaurea erivanensis*** (Lipsky) Boidz. 6.06.1977. Армения, Ереван, между Ацаваном и Гарни. Пименов, Клюйков.
- Psephellus mucronifer* (DC.) Wagenitz ***Centaurea mucronifera*** DC. 1853. Bulgar Magara et Madden. Th. Kotschy.
- Psephellus pergamaceus* (DC.) Wagenitz ***Centaurea pergamacea*** DC. 1890. Каппадокия.
- Psephellus pulcherrimus* (Willd.) Wagenitz ***Aetheopappus pulcherrimus*** (W.) Boiss. Тебердинский з-к, верховье р. Малая Хатипара, осыпь среди альпийского луга.
- Psephellus pulcherrimus* (Willd.) Wagenitz ***Centaurea pulcherrima*** Willd. Botanischen Garten Tübingen.
- Psephellus pulcherrimus* (Willd.) Wagenitz ***Aetheopappus raddeanus*** (C. Koch) D. Sosn. 16.08.1959. Армения, Заигцур, Симанский р-н, верховье р. Воротан, берег реки. Бабринян, Еленевский.
- Psephellus salviifolius* Boiss. ***Centaurea salviifolia*** (Boiss.) Sosn. п. Эльбрус, 17.08.64. S(II).

- Psephellus schistosus* (Sosn.)
Alieva ***Psephellus schistosus***. Transcaucasia, Azerbajdzan, Distr. Divitschi, ad occidentem p. Dagnja (Giumjur dagnja), indeclivibus ad fl. Gilgin-tschaj versis. In schistosis cum Poliuro. I. Karjagin 4.08.1937. Specimen authenticum.
- Psephellus schistosus* (Sosn.)
Alieva ***Psephellus hymenolepis*** (Trautv.) Boiss. = ***Ps. schistosus*** Karjag. Алиева 11.07.1899. Gub. Baku, Distr. Kuba, in siccis supra p. Gumur. Alezeenko.
- Psephellus sibiricus* (L.)
Wagenitz ***Centaurea sibirica*** L. 15.07.1901. Екатеринбургский уезд, гора у с. Уктус, на каменистой вершине и по склонам, часто покрытым молодым сосняком, крайнее северное местонахождение на восточном склоне Урала. Клепов.
- Psephellus sibiricus* (L.)
Wagenitz ***Centaurea sibirica*** L. 25.08.1926. Уральская губ. Уральский уезд, злаково-ковыльная степь. Шмидт.
- Psephellus sibiricus* (L.)
Wagenitz ***Centaurea sibirica*** L. 14.07.1893. Оренбургская губ. Горы Тош-Тур, близ Николаевска.
- Psephellus sibiricus* (L.)
Wagenitz ***Centaurea sibirica*** L. 29.08.1930. Аргаяшский кантон, Аргаяшская волость, каменистая сопка у пос. Шумаковского. Невский. Хохолок равен семянке!
- Psephellus simplicicaulis*
(Boiss. et A. Huet) Wagenitz ***Centaurea adjarica*** Albov S. 1676. БИН. Тбилиси, 1947.
- Psephellus turgaicus* (Klokov)
A.L. Ebel ***Centaurea turgaica*** Клок. 27.06.1969. Казахстан, Центрально-казахский Мелкосопочник, горы Кызыл-Рай, С-В склоны. Мишенкова.
- Serratula coronata* L.
Serratula coronata L. Тульская обл., Кимовский р-н, в 2 км восточнее с. Татинки, степной склон на правом берегу Дона. 5.08.1996. И. Шереметьева, П. Шереметьев.
- Stizolophus balsamita* (Lam.)
K. Koch ***Stizolophus balsamita*** (Lam.) Takht. = ***Centaurea balsamita*** Lam. 11.07.1974. Афганистан, Бадахшан, дол. р. Кохчи, 5 км ниже села Джурш, по краю посевов. Губанов, Павлов.
- Rhaponticoides ruthenica*
(Lam.) M.V. Agababjan
et Greuter ***Centaurea ruthenica*** Lam. Калач, 10.07.1946.

АНАТОМИЯ СТЕБЛЕЙ СРЕДНЕРУССКИХ ПОВИЛИК (*CUSCUTA* L.)

Е.Э. Северова

Severova E. STEM ANATOMY OF MIDDLE RUSSIAN DODDERS (*CUSCUTA* L.)

Stem anatomy of 6 species of dodder from European Russia was studied: *Cuscuta europaea* L., *C. epithymum* (L.) Murr., *C. approximata* Bab., *C. campestris* Yunck., *C. monogyna* Vahl, *C. lupuliformis* Krock. The anatomical peculiarity of subgenus *Monogyna* was confirmed. It is characterized by a large number (10–20) of vascular bundles, the presence of mechanical tissue between bundles, a well-developed pith and lignification of protophloem elements. The use of anatomical features for species identification is difficult.

Keywords: *Cuscuta*, stem anatomy, middle Russia, taxonomy.

Изучение анатомии стеблей повилик (*Cuscuta* L.) традиционно связано в основном с различными аспектами проблемы паразитизма – детально исследованы строение гаусториев, анатомические картины проникновения гаусториев в ткани хозяина (Dörr, 1968, 1969, 1972; Lee, 2007, 2008, 2009; Yoshida et al., 2016), случаи автопаразитизма (Pazourek, 1958; Baldev, 1959; Lyshede, 1985). В последние годы основное внимание уделяют изучению молекулярно-генетических механизмов взаимодействия между паразитом и хозяином – обсуждают механизмы распознавания хозяина и защиты от проникновения паразита, факторы, влияющие на инициацию роста гаустория, значение горизонтального переноса генов между хозяином и паразитом (Furuhashi et al., 2011; Kim, Westwood, 2015; Yoshida et al., 2016; Shahid et al., 2018).

Попытки использования особенностей анатомического строения стеблей повилик в целях систематики предпринимались реже, но всё же увенчались определённым успехом – были выявлены признаки, надёжно различающие тонко- (подроды *Cuscuta*, *Grammica*, *Pachystigma*) и толстостебельные (подрод *Monogyna*) повилики.

Для последних характерно большое число проводящих пучков, расположенных правильным кольцом, наличие склеренхимы в сердцевине и между проводящими пучками, камбиальная активность. Подробные исследования тонкого строения проводящей системы стебля и гаусториев представителей подрода *Monogyna* (в первую очередь *C. reflexa*) показали, что основную часть проводящей системы составляет флоэма, которая не только входит в состав проводящих пучков, но и нередко встречается в форме тяжелей, не ассоциированных с сосудами и сформированных в результате деятельности межпучкового камбия (Metcalfе, Chalk, 1950; Saraf, Mehta, 1968; Bhattacharya, Datta, 1972; Bhattacharya, 1975; Khan et al. 2009; Sharma et al., 2010). Основные водопроводящие элементы – трахеиды с различными видами утолщения стенок и сосуды с простыми перфорационными пластинками (Bhattacharya, 1975;

Sharma et al., 2010). Пучковый камбий обычно не работает либо активен крайне слабо – за весь период своего существования он может дать начало всего нескольким сосудистым элементам.

В качестве систематически значимого признака некоторые авторы рассматривают характер системы межклетников стебля – наличие или отсутствие лакун и водопроводящих каналов, характер и степень утолщения стенок полостей (Metcalfе, Chalk, 1950). Однако специальных работ, посвящённых этому вопросу и охватывающих широкий круг объектов, нами не обнаружено. Высказывали предположение, что хорошо развитая система межклетников имеет адаптивное значение и связана с паразитическим образом жизни повилик. С одной стороны, она играет роль буфера, снижающего давление на внутренние ткани стебля и повышающего его механическую гибкость, а с другой стороны – является дополнительным резервуаром для хранения углекислоты, поступление которой в организм ограничено в связи с неразвитостью устьичного аппарата (Lyshede, 1985).

Особенно интересна выделительная система повилик, представленная перициклическими и коровыми, а у *C. americana* и сердцевинными выделительными клетками (Mirande, 1900). Эти клетки легко отличимы по крупным полостям, тонким клеточным стенкам и звездчатой форме, обусловленной давлением на них со стороны соседних клеток. С возрастом у одностолбиковых повилик оболочки перициклических выделительных клеток часто одревесневают, у разностолбиковых – утолщаются без одревеснения и приобретают способность набухать в воде (Mirande, 1900), а у равностолбиковых остаются целлюлозными.

Анатомия тонкостебельных повилик исследована хуже (Цатурян, Залян, 1956; Меликян, Ханджян, 1968; Камилова, 1984; Камилова, Галимова, 1984; Toma et al., 2005). А.П. Меликян и Н.С. Ханджян, проанализировав строение стеблей 6 видов кавказских повилик, выделили группу признаков, которые могут быть использованы при разграничении видов. К ним они относят: наличие гиподермы, характер выделительных тканей, наличие перицикла и перициклических выделительных клеток и ходов, число и степень развития проводящих пучков, наличие клеток обкладки, особенности сердцевины.

Результаты, представленные в работе, вызывают ряд вопросов. Авторы отдельно рассматривают образцы *C. europaea* с белыми и красными стеблями. Обнаруженные анатомические различия между морфами очень значительны: у красностебельной *C. europaea* выявлен камбий – признак, присущий одностолбиковым повиликам. В то же время «загорание» стеблей на солнце – обычное явление, которое вряд ли можно связать с различием в анатомической структуре. Наблюдения над американскими видами показали, что изменчивость окраски стебля – широко распространённое явление, причём нередко всю цветовую гамму можно наблюдать одновременно у одного и того же экземпляра (Musselman, 1986). Кроме того, зелёная окраска стебля, обусловленная наличием хлорофилла, становится более яркой в стрессовых для

паразита ситуациях (истощение, болезнь хозяина), когда его фотосинтетическая активность заметно повышается (MacLeod, 1961a, b).

В работах Ф.Г. Камиловой (Камилова, 1984; Камилова, Галимова, 1984) рассмотрено анатомическое строение стеблей *C. approximata*, *C. chinensis*, *C. campestris* и *C. lehmanniana*, но отсутствие иллюстраций и чрезвычайно фрагментарные описания делают невозможным их использование в целях сравнения.

Незначительное число работ по анатомии стеблей повилык и представленные в них разнородные, трудно сопоставимые между собой результаты побудили нас провести сравнительно-анатомическое изучение стеблей видов рода *Cuscuta*, распространённых в европейской России, для выявления дополнительных диагностических признаков.

Материал и методы

На постоянных и временных препаратах было изучено строение стеблей 6 видов повилык, произрастающих в европейской России: *Cuscuta europaea* L., *C. epithymum* (L.) Murr., *C. approximata* Bab., *C. campestris* Yunck., *C. monogyna* Vahl, *C. lupuliformis* Krock. (см. приложение). Для изготовления постоянных препаратов материал, зафиксированный в 70%-м спирте и обезвоженный через серию спиртов, заливали в парафин. Срезы толщиной 10–15 мкм были выполнены на салазочном микротоме и окрашены гематоксилином, приготовленным по методу Деляфильда, и сафранином (Барыкина и др., 2004). Для временных препаратов срезы, выполненные опасной бритвой от руки, обрабатывали флороглюцином и соляной кислотой.

Результаты

Cuscuta europaea L. (рис. 1, 2). Стебель в поперечном сечении округлый, $0,64 \pm 0,19$ мм в диаметре. Клетки эпидермы толстостенные (особенно сильно утолщены наружные стенки), покрыты мелкобугорчатой или ровной кутикулой. Первичная кора паренхимная. Два субэпидермальных слоя состоят из толстостенных клеток, внутренние 9–10 слоёв сложены крупными тонкостенными клетками. В средних частях коры находятся выделительные клетки, расположенные на поперечных срезах кольцом. В молодых стеблях они крупные, тонкостенные, округлые, почти не отличающиеся по размерам от остальных клеток коровой паренхимы; в более старых стеблях их радиальные стенки становятся извилистыми, позднее клетки сильно сплющиваются и деформируются. Чёткой границы между первичной корой и центральным цилиндром выделить не удастся. Слой паренхимных клеток, примыкающих с наружной стороны к флоэме, можно условно рассматривать как паренхимный перцикл. В нём встречаются, наряду с мелкими, и крупные клетки округлых очертаний – возможно, это развивающиеся слизевые вместилища.

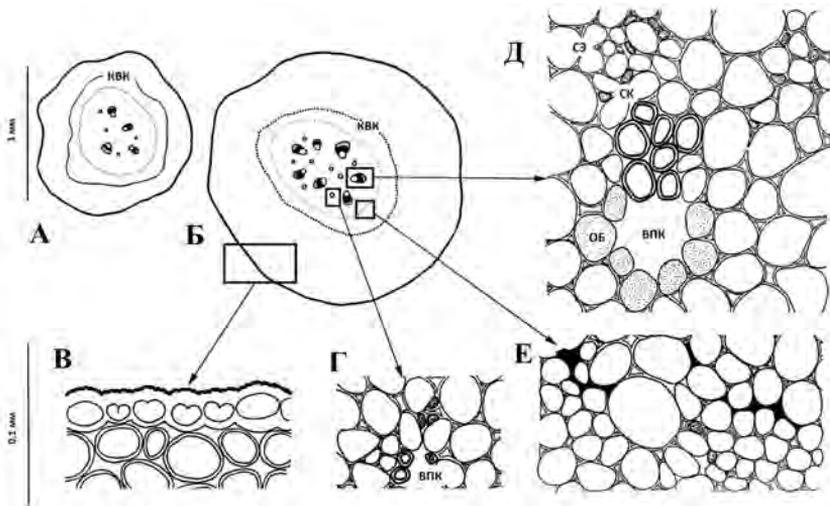


Рис. 1. *Cuscuta europaea*. Поперечный срез стебля.

- А – схема поперечного среза молодого стебля;
 Б – схема поперечного среза стебля цветущего растения; В – эпидерма;
 Г – мелкий проводящий пучок; Д – проводящий пучок;
 Е – граница кортекса и стелы.

Условные обозначения: впк – водопроводящий канал; квк – зона коровых выделительных клеток; об – обкладка водопроводящего канала; ск – сопровождающие клетки; сэ – ситовидные элементы

Проводящая система представлена 4–6 крупными закрытыми коллатеральными пучками и 3–4 мелкими пучками, в состав которых входят 2–4 элемента ксилемы и несколько элементов флоэмы. Крупные пучки расположены на поперечных срезах кольцом, мелкие – беспорядочно. В крупных пучках флоэмы больше, чем ксилемы. Она состоит из крупнопросветных члеников ситовидных трубок и хорошо различимых мелких сопровождающих клеток с более плотным содержимым. Помимо коллатеральных проводящих пучков, ситовидные трубки располагаются тяжами, не ассоциированными с ксилемой. Часто в пучках развиваются водоносные каналы, окружённые своеобразной обкладкой – слоем клеток с более густым, чем у клеток сердцевины, содержимым. Сердцевина состоит из нескольких слоёв тонкостенных клеток, иногда с одревесневшими оболочками.

Cuscuta epithymum (L.) Murr. (рис. 3). Стебель ребристый, $0,33 \pm 0,11$ мм в диаметре. Клетки эпидермы с утолщёнными наружными стенками, покрыты ровным тонким слоем кутикулы. Первичная кора состоит из 2–3 слоёв клеток, в самом наружном из которых много крупных слизевых вместилищ. Второй слой первичной коры представлен сильно смятыми деформированными клетками. Внутри от них находятся 1–2 слоя крупных тонкостенных клеток, которые можно рассматривать как паренхимный перицикл. Как и у предыдущего

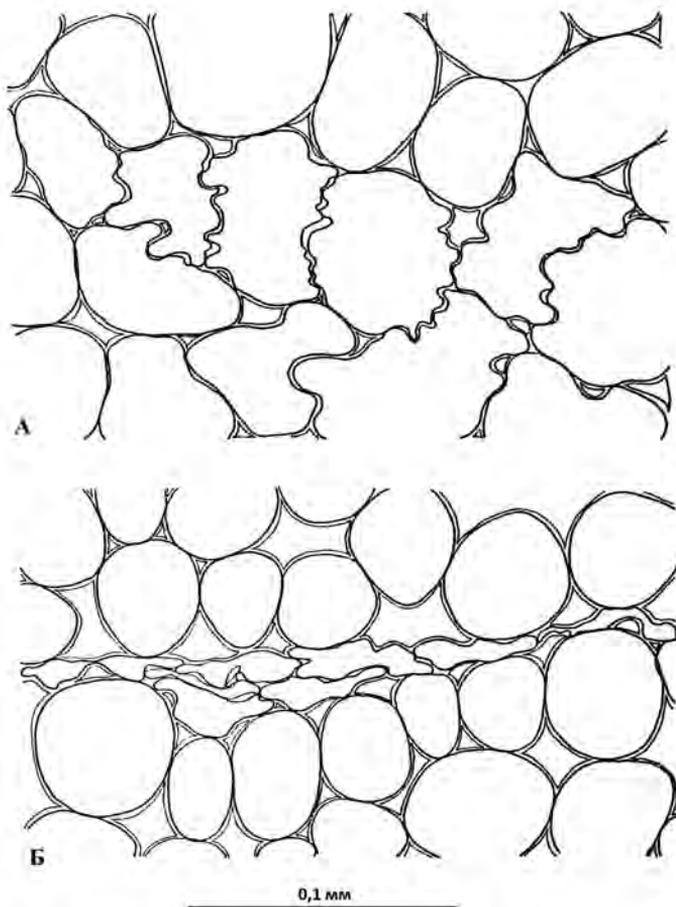


Рис. 2. *Cuscuta europaea*. Поперечный срез стебля, зона коровых выделительных клеток.
А – молодой стебель; Б – стебель цветущего растения

вида, эндодерма чётко не выражена, поэтому граница между первичной корой и центральным цилиндром условна.

Проводящая система представлена 3–4 закрытыми коллатеральными пучками, имеющими тенденцию к кольцевому расположению. В пучках объём ксилемы и флоэмы одинаков. Сердцевина состоит преимущественно из тонкостенных клеток, но в центре стебля находится группа клеток с одревесневшими стенками.

***Cuscuta approximata* Bab.** (рис. 4). Стебель в поперечном сечении округлый или слегка ребристый, $0,34 \pm 0,10$ мм в диаметре. Клетки эпидермы с мощно утолщённой наружной стенкой, округлые или слегка вытянутые в радиальном или тангенциальном направлениях, покрыты тонким слоем ровной или мелкобугорчатой кутикулы. Первичная кора состоит из 3–5 слоёв

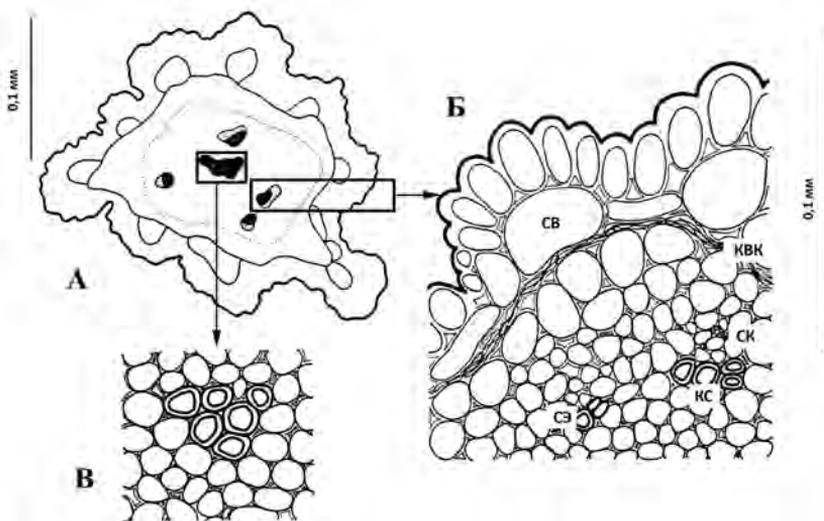


Рис. 3. *Cuscuta epithymum*. Поперечный срез стебля.

А – схема поперечного среза стебля; Б – сектор;

В – группа клеток сердцевины с одревесневшими оболочками.

Условные обозначения: квк – зона коровых выделительных клеток; кс – ксилема; св – слизевые вместилища; ск – сопровождающие клетки; сэ – ситовидные элементы

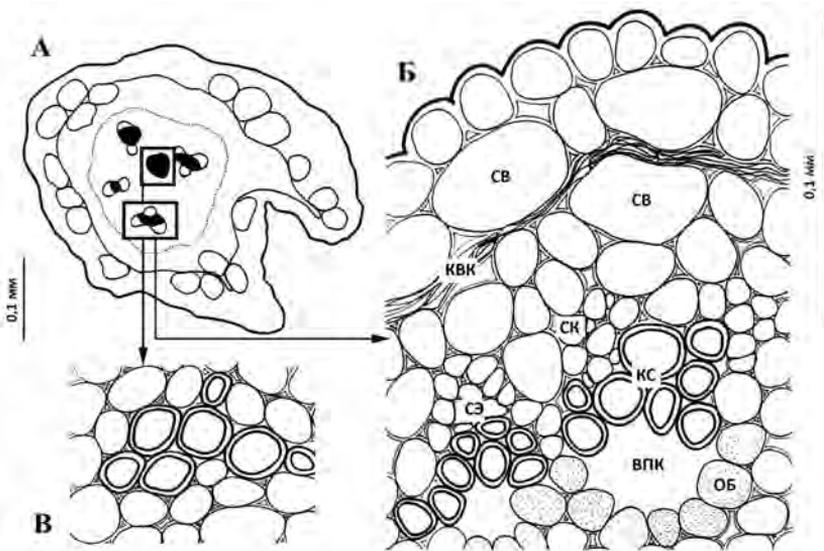


Рис. 4. *Cuscuta approximata*. Поперечный срез стебля.

А – схема поперечного среза стебля; Б – сектор;

В – группа клеток сердцевины с одревесневшими оболочками.

Условные обозначения: квк – зона коровых выделительных клеток; впк – водопроводящий канал; об – обкладка водопроводящего канала; кс – ксилема; ск – сопровождающие клетки; сэ – ситовидные элементы; св – слизевые вместилища

тонкостенных клеток. Субэпидермальный слой сравнительно мелкоклеточный и содержит много слизевых вместилищ, встречающихся также и в более глубоких слоях первичной коры. Клетки второго слоя в старых стеблях сильно сжаты, деформированы, в молодых стеблях – крупные, с извилистыми радиальными стенками, вытянуты в радиальном направлении. Внутренний слой первичной коры сложен сравнительно мелкими тонкостенными, изодиаметрическими клетками. Чётко дифференцировать перицикл и эндодерму не удаётся, условную границу между первичной корой мы проводим по наружному слою мелких тонкостенных клеток, характерных для центрального цилиндра.

Проводящая система представлена 3–6 закрытыми коллатеральными пучками, имеющими тенденцию к кольцевому расположению. Объём обеих проводящих тканей в пучке примерно одинаков. В пучках развиты водопроводящие каналы, имеющие обкладку из мелких паренхимных клеток с более густым содержимым.

Клетки сердцевинные тонкостенные, изодиаметрические, мелкие. В центре стебля обычно находится группа клеток (1–4) с одревесневшими оболочками.

***Cuscuta campestris* Yunck.** (рис. 5). Стебель в поперечном сечении округлый, $0,36 \pm 0,12$ мм в диаметре. Клетки эпидермы вытянуты в тангенциальном направлении, с равномерно утолщёнными стенками, покрыты тонким ровным слоем кутикулы. Первичная кора представлена 7–10 слоями, из которых один-два субэпидермальных слоя состоят из мелких изодиаметрических тонкостенных клеток, а внутренние – из крупных, слегка вытянутых в радиальном направлении или округлых клеток, часто с извилистыми радиальными стенками и крупными межклетниками. Иногда 1–2 средних слоя сжаты, деформированы. Паренхимный перицикл представлен сравнительно мелкими клетками, чередующимися с крупными слизевыми вместилищами, которые встречаются и во внешних слоях первичной коры.

Проводящая система представлена 6–8 крупными коллатеральными проводящими пучками, имеющими тенденцию к кольцевому расположению, и 2–3 мелкими пучками, расположенными хаотично. В пучках ксилема представлена 3–7 проводящими элементами и примерно равна по объёму флоэме. Хорошо развиты водопроводящие каналы с обкладкой из мелких паренхимных клеток с более густым, чем у клеток сердцевинные, содержимым.

Сердцевина паренхимная, состоит из мелких тонкостенных изодиаметрических клеток.

***Cuscuta lupuliformis* Krock.** (рис. 6). Стебель в поперечном сечении округлый или слегка ребристый, $0,93 \pm 0,32$ мм в диаметре. Клетки эпидермы с утолщённой наружной стенкой, округлые или продолговатые, вытянутые в радиальном направлении, покрыты тонким ровным или мелкобугорчатым слоем кутикулы. Первичная кора состоит из 5–12 слоёв паренхимных тонко-

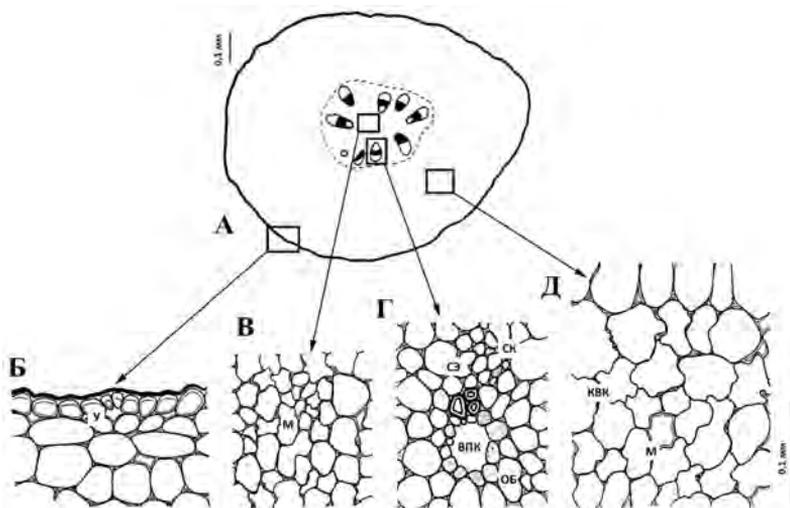


Рис. 5. *Cuscuta campestris*. Поперечный срез стебля.

А – схема поперечного среза стебля; Б – эпидерма и субэпидермальные слои;
В – сердцевина, Г – проводящий пучок; Д – зона коровых выделительных клеток.

Условные обозначения: впк – водопроводящий канал;
об – обкладка водопроводящего канала; ск – сопровождающие клетки;
сэ – ситовидные элементы; м – межклетники; у – устьице

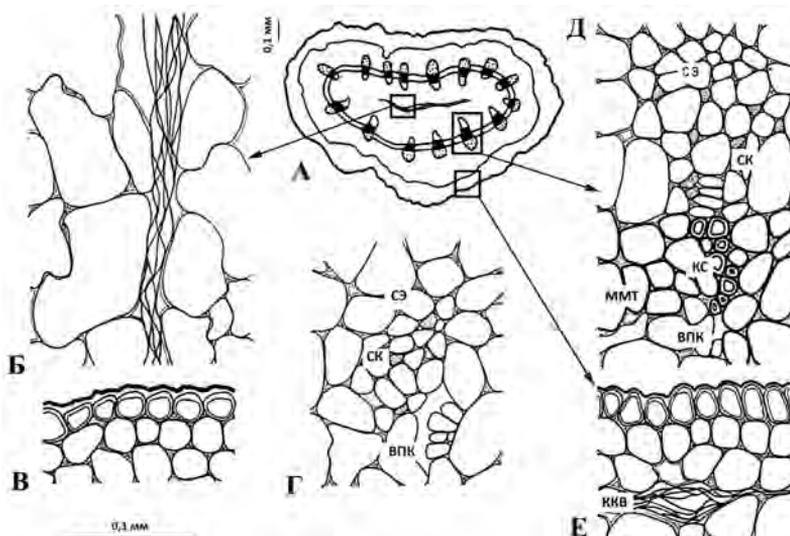


Рис. 6. *Cuscuta lupuliformis*. Поперечный срез стебля.

А – схема поперечного среза стебля; Б – сердцевина;
В – бугорчатая кутикула; Г – тяж флоэмы, не ассоциированный с ксилемой;
Д – проводящий пучок; Е – эпидерма и кортекс.

Условные обозначения: впк – водопроводящий канал; ккв – зона коровых
выделительных клеток; кс – ксилема; мнт – механическая межпучковая ткань;
ск – сопровождающие клетки; сэ – ситовидные элементы

стенных клеток. Один-два субэпидермальных слоя обычно состоят из более мелких клеток и содержат слизевые вместилища, внутренние слои сложены более крупными изодиаметрическими тонкостенными клетками. Средние слои первичной коры, представляющие собой выделительную систему, в старых стеблях сильно деформированы, сжаты, в молодых – неотличимы по размерам и форме от окружающих их паренхимных клеток. Паренхимный перикл составлен сравнительно крупными клетками, чередующимися с многочисленными слизевыми вместилищами. Чёткой границы первичной коры и центрального цилиндра выделить не удаётся из-за отсутствия хорошо обособленной эндодермы.

Проводящая система представлена 10–15 крупными закрытыми коллатеральными проводящими пучками, объединёнными в кольцо 1–3 рядами склерифицированной паренхимы. Ксилема в пучках развита слабее флоэмы и представлена 2–7 проводящими элементами. В пучках развиты водопроводящие каналы, окружённые обкладкой из мелких паренхимных клеток. Флоэма состоит из крупнопросветных ситовидных трубок и мелких сопровождающих клеток с более густым содержимым. Помимо коллатеральных пучков, ситовидные трубки располагаются тяжами, не ассоциированными с ксилемой.

Сердцевина состоит из крупных тонкостенных изодиаметрических клеток, в центре – часто сильно деформированных или разрушенных.

Cuscuta monogyna Vahl (рис. 7). Стебель в поперечном сечении округлый или ребристый, $0,90 \pm 0,27$ мм в диаметре. Клетки эпидермы с мощно утолщённой наружной стенкой, округлые или слегка вытянутые в радиальном направлении, покрыты тонким ровным слоем кутикулы. Один-два субэпидермальных слоя сложены тонкостенными изодиаметрическими клетками с многочисленными слизевыми вместилищами. Средние 1–2 слоя первичной коры, представляющие собой выделительную систему, сильно деформированы, сжаты. Внутри от них располагаются 1–2 слоя довольно крупных тонкостенных изодиаметрических клеток, являющихся, по-видимому, паренхимным перикломом, в котором располагаются слизевые вместилища.

Проводящая система представлена 9–18 крупными закрытыми коллатеральными проводящими пучками, объединёнными в кольцо 1–2 рядами склерифицированной паренхимы. Ксилема в пучках представлена 5–10 проводящими элементами. В пучках хорошо развиты водопроводящие каналы, окружённые обкладкой из мелких паренхимных клеток. Флоэма состоит из широкопросветных ситовидных трубок и хорошо различимых мелких сопровождающих клеток. Как правило, в каждом проводящем пучке имеются 1–2 одревесневших протофлоэмных элемента. Помимо коллатеральных пучков, флоэма располагается отдельными тяжами, не ассоциированными с ксилемой.

Сердцевина состоит из крупных изодиаметрических клеток, иногда одревесневших или сильно деформированных и частично разрушенных.

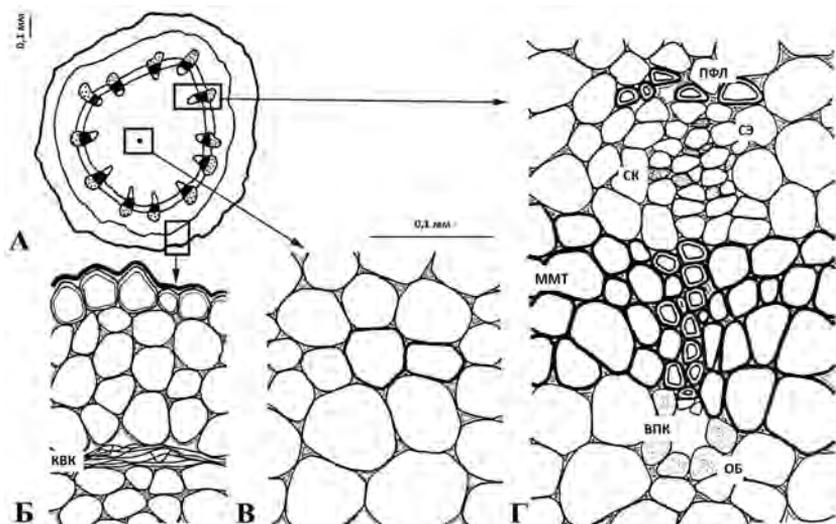


Рис. 7. *Cuscuta monogyna*. Поперечный срез стебля.

А – схема поперечного среза стебля; Б – эпидерма и кортекс;
 В – клетки сердцевины с одревесневшими оболочками; Г – проводящий пучок.

Условные обозначения: влк – водопрводящий канал; квк – зона коровых выделительных клеток; ммт – механическая межпучковая ткань; об – обкладка водопрводящего канала; пфл – протофлоэма; ск – сопровождающие клетки; сз – ситовидные элементы

Обсуждение

Наши исследования подтвердили анатомическую обособленность одно-столбиковых повилик, характерными признаками которых являются: большое число (10–20) проводящих пучков, расположенных правильным кольцом; наличие межпучковой механической ткани; мощная сердцевина (*C. monogyna*) и одревеснение протофлоэмных элементов (*C. monogyna*). Сходным анатомическим строением стебля обладает *C. europaea*, к особенностям которой можно отнести хорошо развитую коровую часть и кольцевое расположение немногочисленных (4–7) проводящих пучков. Различия между другими исследованными нами видами носят в основном количественный характер и касаются числа проводящих пучков, объёма проводящих тканей, мощности коровой паренхимы и сердцевины, причём диапазоны изменчивости этих признаков в значительной степени перекрываются.

У всех исследованных видов были обнаружены водопрводящие каналы с обкладкой из мелких паренхимных клеток с густым содержимым, выделительная коровая система, перициклические и коровые слизевые вместилища. Хорошо развитая система межклетников, приуроченная к внутренним участкам первичной коры, была выявлена только у *C. campestris*.

Проведённое нами исследование показало, что использование анатомических признаков строения стеблей для диагностики российских видов крайне затруднительно. Даже морфологически хорошо различимые виды оказываются анатомически чрезвычайно схожими, а разграничение близких видов по анатомическим признакам – невозможно.

Исследование выполнено в рамках работ по теме «Анализ структурного и хорологического разнообразия высших растений в связи с проблемами их филогении, таксономии и устойчивого развития» (АААА-А16-116021660045-2).

Список литературы

Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. **2004**. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во Моск. ун-та. 312 с.

Камилова Ф.Г. **1984**. Биологические и структурные особенности некоторых видов рода повилика // Науч. тр. Ташкент. СХИ. Т. 109. С. 31–36.

Камилова Ф.Г., Галимова Ф.А. **1984**. Изучение некоторых анатомо-морфологических особенностей зародышей и проростков повилики // Науч. тр. Ташкент. СХИ. Т. 109. С. 36–39.

Меликян А.П., Ханджян Н.С. **1968**. Анатомия стеблей некоторых видов *Cuscuta* L. в связи с их систематикой // Биол. журн. Армении. Т. 21. № 7. С. 79–86.

Цатурян П.Г., Залян Р.Л. **1956**. Особенности анатомического строения стебля кавказской повилики // Науч. тр. Ерев. гос. ун-та, сер. Биол. Т. 54. С. 79–94.

Baldev B. **1959**. *In vitro* responses of growth and development in *Cuscuta reflexa* Roxb. // Phytomorphology. Vol. 9. P. 316–319.

Bhattacharrya P.K. **1975**. The xylem anatomy of the section *Callianche* Junc. (Cuscutaceae Dumort.) // Bull. Bot. Soc. Bengal. Vol. 29. P. 43–47.

Bhattacharrya P.K., Datta P.G. **1972**. Anatomy of *Cuscuta reflexa* Roxb. for understanding relationships with host // Bull. Bot. Soc. Bengal. Vol. 26. P. 91–94.

Dörr I. **1968**. Zur Lokalisierung von Zellkontakten zwischen *Cuscuta odorata* und verschiedenen höheren Wirtspflanzen // Protoplasma. Bd. 65. Hf. 4. S. 435–448.

Dörr I. **1969**. Feinstruktur intrazellulär wachsender *Cuscuta*-Hyphen // Protoplasma. Bd. 69. Hf. 2–3. S. 123–137.

Dörr I. **1972**. Der Anschluß der *Cuscuta*-Hyphen an die Siebröhren ihrer Wirtspflanzen // Protoplasma. Bd. 75. Hf. 1–2. S. 167–184.

Furuhashi T., Furuhashi K., Weckwerth W. **2011**. The parasitic mechanism of the holostemparasitic plant *Cuscuta* // J. Plant Interactions. Vol. 6. No 11. P. 207–219.

Khan M.A., Sharif T., Ahmad M., Zafar M., Tareen R.B. **2009**. Anatomical characterization of parasitic plants of Pakistan // Pak. J. Bot. Vol. 41. No. 6. P. 2661–2669.

Kim G., Westwood J.H. **2015**. Macromolecule exchange in *Cuscuta*-host plant interactions // Current Opinion in Plant Biology. Vol. 26. P. 20–25.

Lee K.B. **2007**. Structure and development of the upper haustorium in the parasitic flowering plant *Cuscuta japonica* (Convolvulaceae) // Amer. J. Bot. Vol. 94. No 5. P. 737–745.

Lee K.B. **2008**. Anatomy and ultrastructure of epidermal cells in the haustorium of a parasitic flowering plant, *Cuscuta japonica*, during attachment to the host // J. Plant Biol. Vol. 51. No 5. P. 366–372.

Lee K.B. **2009**. Structure and development of the endophyte in the parasitic angiosperm *Cuscuta japonica* // J. Plant Biol. Vol. 52. No. 4. P. 355–363.

Lyshede O.B. **1985**. Morphological and anatomical features of *Cuscuta pedicellata* and *C. campestris* // Nord. J. Bot. Vol. 5. No 1. P. 65–77.

MacLeod D.G. **1961a**. Photosynthesis in *Cuscuta* // Experientia. Vol. 17. No 12. P. 542–543.

MacLeod D.G. **1961b**. Some anatomical and physiological observations on two species of *Cuscuta* // Trans. Bot. Soc. Edinb. Vol. 39. No 3. P. 302–315.

Metcalfe C.R., Chalk L. **1950**. Anatomy of Dicotyledons. Oxford: Clarendon Press. Vol. 2. P. 725–1500.

Mirande M. **1900**. Recherches physiologiques et anatomiques sur les Cuscutacées // Bull. Sci. Fr. & Belg. Sect. 6. Vol. 35. P. 1–284.

Musselman L.J. **1986**. The genus *Cuscuta* in Virginia // Castanea. Vol. 51. No 3. P. 188–196.

Pazourek J. **1958**. Anatomical observations of the parasitism of *Cuscuta* // Preslia. Vol. 30. P. 121–125.

Saraf R.D., Mehta A.S. **1968**. Studies of primary phloem. I. Phloem of *Cuscuta reflexa* Roxb. // J. Ind. Bot. Soc. Vol. 47. No 1. P. 46–52.

Shahid S., Kim G., Johnson N.R., Wafula E., Wang F., Coruh C., Bernal-Galeano V., Phifer T., de Pamphilis C.W., Westwood J.H., Axtell M. **2018**. MicroRNAs from the parasitic plant *Cuscuta campestris* target host messenger RNAs // Nature. Vol. 553. No 7686. P. 82–85.

Sharma S., Hullatti K.K., Prasanna S.M., Sharma P. **2010**. Comparative morpho-anatomical and preliminary phytochemical studies of *Cuscuta reflexa* and *Cassytha filiformis* // Int. J. Pharmacy & Pharmaceutical Sci. Vol. 2. No 1. P. 59–64.

Toma C., Andronache A., Toma I. **2005**. Histo-anatomical investigations on some *Cuscuta* species // Rom. J. Biol. Vol. 49. P. 41–46.

Yoshida S., Cui S., Ichihashi Y., Shirasu K. **2016**. The haustorium, a specialized invasive organ in parasitic plants // Ann. Rev. Plant Biol. Vol. 67. P. 643–667.

Список исследованных анатомически образцов

C. europaea L.: Воронежская обл., Подгоренский р-н, окр. Белогорье, правый берег р. Дон. В прибрежных зарослях на *Viola cracca*, *Calystegia sepium*. 3.07.1987. Белов, Бабаева; Липецкая обл., Краснинский р-н, близ д. Яблоново, ур. Плющань. Опушка широколиственного леса, по склону оврага на *Urtica dioica* 7.07.1987. Северова; Московская обл., Серпуховской р-н, г. Пущино. В пойме. 30.08.1986. Северова; Карачаево-Черкесская АО, долина р. Теберда, 5 км ниже г. Теберда. 08.1986. Минаева; Воронежская обл., Бобровский р-н, 2 км севернее Пчелиновки, склон долины правого берега р. Битюг. На дне оврага на *Humulus lupulus*, *Filipendula ulmaria*. 4.07.1987. Северова.

C. approximata Bab.: Воронежская обл., Подгоренский р-н, юго-восточная окраина с. Белогорье, южный склон мелового останца. На *Hyssopus cretaceus*, *Scrophularia cretacea*. 3.07.1987. Северова; Воронежская обл., Кантемировский р-н, правый берег р. Белая, близ с. Волоконовка. Меловой задернованный склон, на *Goniolimon*, *Salvia*, *Artemisia*, *Eryngium*, *Galatella*, *Euphorbia*, *Achillea*, *Medicago*, *Asperula*, *Falcaria*, *Marrubium*. 12.07.1987. Северова; Воронежская обл., Кантемировский р-н, правый берег р. Белая, близ с. Волоконовка. На *Artemisia salsoloides*. 12.07.1987. Северова; Ростовская обл., Шолоховский р-н, окр. ст. Вёшенская, правый берег р. Дон, между хуторами Меркулов и Ольшанский. Меловой склон, на *Artemisia salsoloides*. 20.07.1987. Северова; Липецкая обл., Добринский р-н, долина р. Битюг. 2.07.1987. Северова; Белгородская обл., Ровеньский р-н, близ с. Лозное. Степной склон, на *Medicago*, *Astragalus*, *Salvia*, *Artemisia*. 11.07.1987. Северова.

C. epithymum (L.) Murr.: Крымская обл., Бахчисарайский р-н, 2 км юго-западнее с. Тополи. Поляна в лесопосадках, на *Dorycnium*. 29.08.1986. Чуб.

C. campestris Yuncker: Воронежская обл., Павловский р-н, близ д. Александровка-Донская. На обочине дороги, на *Iva xanthifolia*, *Lactuca serriola*, *Matricaria inodora*. 2.07.1987. Северова; Ростовская обл., Шолоховский р-н, к западу от хутора Лебяжий, у подножья Лебяжьего Яра. Песчаная отмель по левому берегу р. Дон, на *Iva* sp. 21.07.1987. Северова; Окрестности г. Волгограда, ст. Обувная фабрика Приволжской железной дороги. Сильно замусоренный и нарушенный степной участок вдоль железнодорожного полотна. 31.07.1987. Северова; Белгородская обл., северная окраина г. Новый Оскол. 10.07.1987. Северова.

C. lupuliformis Krocker: Ростовская обл., Шолоховский р-н, близ ст. Вёшенская, правый берег р. Дон. На берегу, на *Rosa* sp. 19.07.1987. Северова; Липецкая обл., Задонский р-н, заповедник «Галичья Гора», правый берег р. Дон. Прибрежные заросли, на *Calystegia sepium* 27.06.1987. Северова; Московская обл., Серпуховской р-н, г. Пущино. В пойме. 30.07.1986. Северова.

C. monogyna Vahl: Ростовская обл., Шолоховский р-н, окр. Вёшенская, между хуторами Меркулов и Ольшанский. Задернованный склон меловой горы, на *Lathyrus*, *Cerasus*. 20.07.1987. Северова; Окрестности г. Волгограда, станция Обувная фабрика Приволжской железной дороги. Нарушенный и сильно замусоренный участок степи вдоль железнодорожного полотна, на *Acer negundo*, *Melilotus*, *Artemisia*. 31.07.1987. Северова.

АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПОБЕГОВ *SENECIO KLEINIIFORMIS* SUESS. (ASTERACEAE) И ПРЕДПОЛАГАЕМЫХ РОДИТЕЛЬСКИХ ВИДОВ

А.П. Федотов, А.К. Тимонин

Fedotov A.P., Timonin A.C. SHOOT ANATOMY AND MORPHOLOGY OF *SENECIO KLEINIIFORMIS* SUESS. (ASTERACEAE) AND ITS PRESUMABLE PARENTAL SPECIES

The succulent *S. kleiniiformis* is a hybrid species incidentally originated in the culture. One of its parental species is suggested either *S. articulatus* (Haw.) Sch. Bip. as evidenced by morphological traits or *S. tropaeolifolius* MacOwan ex F. Muell. as evidenced by the molecular data. *Senecio kleiniiformis* is highly variable in morphology and vasculature pattern of its leaves. *Senecio kleiniiformis* is most similar with *S. articulatus* in the anatomical structure of the lamina and the stem. However, patterns of the vascular bundle arrangement in the lamina indicate closer relationships between *S. kleiniiformis* and *S. tropaeolifolius*.

Keywords: *Senecio kleiniiformis*, *Senecio articulatus*, *Senecio tropaeolifolius*, leaf anatomy, stem anatomy, morphology, taxonomy.

Анатомо-таксономические исследования составляют основную часть научного наследия Людмилы Ивановны Лотовой. На примере анатомии коры хвойных и ряда семейств покрытосеменных растений (Rosaceae, Fagaceae и некоторых других) она доказывала, что особенности анатомического строения растений возможно и целесообразно использовать для уточнения систематического положения разных таксонов и определения их естественности, в том числе для проверки данных молекулярной систематики (Лотова, 1979; Лотова, Тимонин, 1996, 2005; и др.). Сочетание данных по анатомии и морфологии с данными молекулярной систематики могут служить хорошей основой для выработки стабильной классификации сложных таксономических групп, в частности, трибы Senecioneae из подсемейства Asteroideae (Cicuzza et al., 2017), включающей около полутора сотен суккулентных видов, в целом крайне нетипичных для этого семейства.

Многочисленные таксономические исследования позволили значительно продвинуться в понимании структурного разнообразия этой группы суккулентов и родственных связей ее представителей (Pelser et al., 2007). Однако и до сих пор ряд видов суккулентных Senecioneae не нашёл места в системе, чему весьма способствует широко распространённое в подтрибе гибридогенное видообразование.

К числу таких таксонов неопределённого систематического положения принадлежит и *Senecio kleiniiformis* – листовая суккулент со спирально расположенными субсимметрично-асцидиатными листьями (рис. 1). Считается, что данный вид возник в культуре и имеет гибридогенное происхождение (Rowley, 2002), но до сих пор не удалось точно установить его родительские виды. По



Рис. 1. Побеги *S. kleiniiformis*

мнению Rowley (1994, 2002), гибридизация имела место между *S. articulatus* (Haw.) Sch. Bip. (рис. 2, А) и одним из видов, выделяемых в настоящее время в род *Curio*: *C. thalinoides* ssp. *cylindricus* (DC.) P.V. Heath, *C. ficoides* (L.) P.V. Heath или *C. repens*. (L.) P.V. Heath. Однако по молекулярно-генетическим признакам *S. kleiniiformis* сближается не с *S. articulatus*, а с *S. tropaeolifolius* (рис. 2, Б) (Malenkova et al., 2014).

Оба последних вида, хотя и входят в круг родства *Curio*, но достаточно далеки друг от друга (Ozerova et al., 2017), и их следует относить к разным родам. Сильно различаются они и габитуально. Не менее значительны и отличия каждого из них от *S. kleiniiformis*. *S. articulatus* представляет собой стеблевой суккулент с членистыми побегами и трёхлопастными листьями, в то время как *S. tropaeolifolius* – травянистая лиана с пельтатными листьями.



Рис. 2. Внешний вид побегов *S. articulatus* (А) и *S. tropaeolifolius* (Б)

Одним из перспективных признаков для выяснения взаимосвязей таксонов считают анатомическое строение листьев (Smith, Van Wek, 1992; Pridgeon, 2008). Особенно перспективным оно может оказаться применительно к суккулентным *Senecioneae*, которым свойственно большое разнообразие листьев (Ozerova, Timonin, 2009). И действительно, недавно была показана таксономическая значимость морфолого-анатомических признаков листа в данной группе (Cicuzza et al., 2017).

Другим признаком, который используют для определения таксономических взаимосвязей видов, является анатомия стеблей, в частности, строение узлов (Bailey, 1956). Особенности строения стеблей использовали в систематике цереоидных кактусов (Gibson, Horak, 1978), некоторых представителей бобовых (Norverto et al., 1994), однако ещё не применяли к суккулентным крестовникам.

Целью настоящей работы стало уточнение таксономических взаимоотношений между *S. kleiniiformis*, *S. tropaeolifolius* и *S. articulatus* путём сравнения анатомии и морфологии стеблей и листьев данных видов.

Материал и методы

В работе были использованы растения *S. kleiniiformis*, *S. tropaeolifolius* и *S. articulatus*, полученные из коллекции Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН и размноженные черенкованием. Все манипуляции выполнены по стандартным методикам, описанным в справочниках М.Н. Прозиной (1960) и Р.П. Барыкиной с соавторами (2004). Часть материала без предварительной фиксации использовали для приготовления временных препаратов. Срезы выполняли от руки, лезвием опасной бритвы. Другая часть материала была зафиксирована в 70%-м спирте. Без предварительной обработки её заключали в парафин и получали на салазочном микротоме срезы толщиной 60–70 мкм. Все срезы окрашивали 2%-м раствором толуидинового синего в 2%-й уксусной кислоте в течение 5–7 минут прогрессивным способом. Окрашенные срезы переносили на предметные стёкла с последующим заключением в глицерин. Фотографии были получены на световом микроскопе Nikon eclipse Ci с камерой Nikon digital sight DS-Vi1.

Результаты

Senecio kleiniiformis имеет короткометамерные цилиндрические стебли со спирально расположенными асцидиатными листьями (рис. 1). Последние состоят из короткого, трудноразличимого листового основания, сравнительно толстого и длинного черешка и листовой пластинки. По мере развития годичного побега форма листовой пластинки значительно меняется. Самые

молодые, нижние, листья имеют округлую или эллиптическую уплощённую ложковидную пластинку. У более поздних листьев края листовой пластинки сильно загнуты на адаксиальную сторону, так что листовая пластинка приобретает лодочковидную форму. Между этими крайними формами существует полный ряд переходных форм. Все листья имеют конусовидную верхушку, а по краю листовой пластинки, примерно на расстоянии трети от её верхушки, с каждой из сторон формируется по одному боковому зубцу. На некоторых листьях проксимальнее может развиваться дополнительный зубец. Дополнительные зубцы могут появляться как только с одной стороны, так и с двух сторон пластинки листа. Зубцы у более поздних листьев могут значительно разрастаться, формируя небольшие лопасти, степень развития которых тоже может различаться с разных сторон листа.

Черешок в основании в поперечном сечении полукруглый, со слегка вогнутой широкой уплощённой акроскопической стороной. Дистальнее он постепенно становится сердцевидным в поперечном сечении (рис. 3), вогнутая часть на акроскопической стороне постепенно сужается до полного исчезновения. Такая форма поперечного сечения сохраняется на большем протяжении черешка. Однако в дистальной части, ближе к переходной зоне в листовую пластинку, черешок уплощается, появляются морфологически оформленные края и адаксиальная сторона, резко расширяющаяся в листовой пластинке.

На всём протяжении черешок покрыт однослойной эпидермой, под которой располагается слой гиподермы (рис. 3). В самом основании череш-

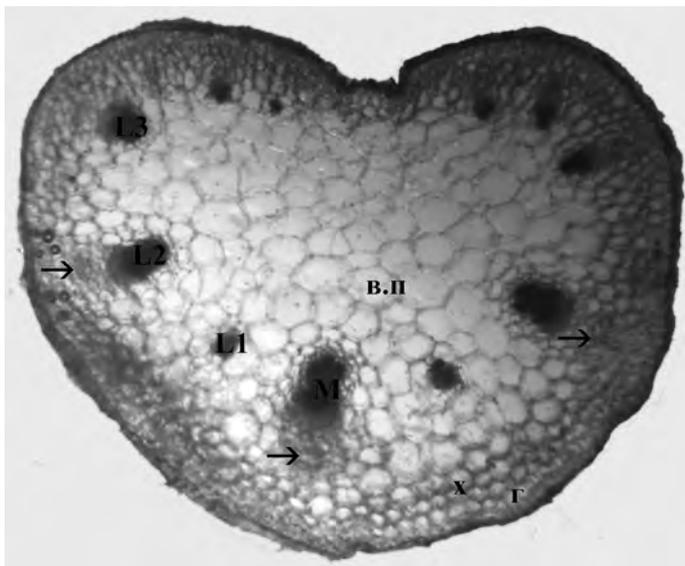


Рис. 3. Поперечный срез средней части черешка *S. kleiniiformis*.

Условные обозначения: в.п – водозапасяющая паренхима; г – гиподерма; х – хлоренхима; L1–L3 – основные латеральные пучки; М – медианный пучок

ка под гиподермой с базископической и латеральных сторон располагаются 2–3 слоя хлоренхимы, не дифференцированной на столбчатую и губчатую ткань, которая переходит в глубже лежащую водозапасающую паренхиму. С акроскопической стороны глубже гиподермы лежат только водозапасающие паренхимные клетки. Дистальнее наружные водозапасающие клетки с акроскопической стороны замещаются клетками хлоренхимы, так что под гиподермой располагается сплошной массив хлоренхимы, прерываемый лишь против крупных проводящих пучков. Мощность фотосинтезирующей ткани увеличивается местами до 5–6 слоёв клеток.

По границе хлоренхимы и водозапасающей паренхимы располагаются эндоскопические коллатеральные проводящие пучки разных размеров с одно- или двухслойными паренхимными обкладками. Снаружи от крупных проводящих пучков располагаются схизогенные ходы, выстланные слоем эпителия и имеющие собственную одно- или двухслойную паренхимную обкладку.

Васкулатура черешка формируется из 7 исходных проводящих пучков, входящих в узле в лист – медианного и 6 латеральных (по три с каждой стороны: L1, L2 и L3). В основании черешка проводящие пучки располагаются только с базископической и боковых сторон. Проводящие пучки L2 и L3 начинают интенсивно ветвиться в той части черешка, где на акроскопической стороне водозапасающая паренхима замещена хлоренхимой; их ветвление продолжается и дистальнее, поэтому в дистальной части черешка и переходной зоне между черешком и листовой пластинкой число проводящих пучков разной мощности может достигать 17–25.

Бифациальная листовая пластинка покрыта однослойной эпидермой без трихом с аномоцитными устьичными аппаратами на абаксиальной стороне. На адаксиальной стороне также можно обнаружить устьица, но они очень редки и расположены нерегулярно. На абаксиальной стороне основные клетки эпидермы менее правильной формы, с извилистыми антиклинальными стенками, в то время как на адаксиальной стороне такие клетки более правильной полигональной формы. В области жилок устьица отсутствуют, а основные клетки эпидермы вытянуты вдоль проводящего пучка. На адаксиальной стороне большинство эпидермальных клеток содержит рафиды оксалата кальция.

С абаксиальной стороны листовой пластинки под эпидермой располагается один слой водозапасающей гиподермы (рис. 4). Под ней располагается 5–6 слоёв хлоренхимы, проявляющей слабые признаки дифференциации на столбчатую и губчатую. Прилегающие к гиподерме клетки маленькие, округлые, с большим числом хлоропластов, между клетками образуются небольшие межклетники. По мере отдаления от гиподермы клетки увеличиваются в размерах, вытягиваются в абаксиально-адаксиальной плоскости, в них уменьшается число хлоропластов. Между хлоренхимой и адаксиальной эпи-

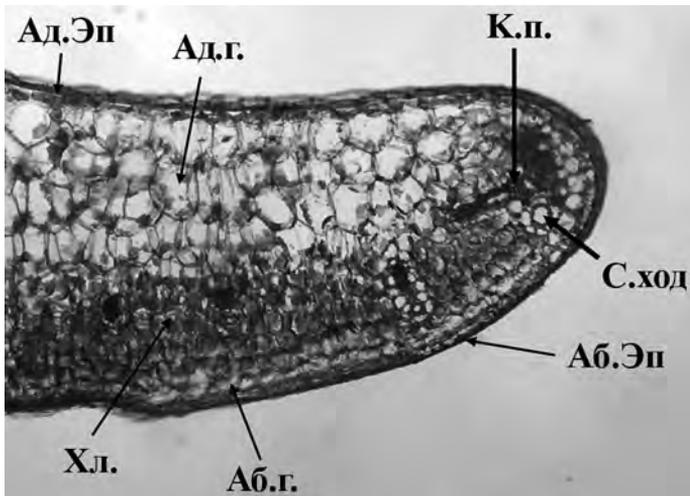


Рис. 4. Срез краевой части листовой пластинки *S. kleiniiformis*.

Условные обозначения: Аб.г. – абаксиальная гиподерма; Аб.Эп – абаксиальная эпидерма;
 Ад.г. – адаксиальная гиподерма; Ад.Эп – адаксиальная эпидерма;
 К.п. – краевой пучок; С.ход – схизогенный секреторный ход; Хл. – хлоренхима

дермой располагается 4–6-слойная водозапасающая гиподерма из крупных паренхимных клеток с очень малым числом хлоропластов (рис. 4). Размер клеток гиподермы уменьшается от адаксиальной стороны к абаксиальной.

В хлоренхиме листа, как и в черешке, располагаются коллатеральные неинвертированные проводящие пучки. С абаксиальной стороны под проводящими пучками, за исключением самых маленьких, обычно располагаются схизогенные секреторные ходы. Крупные и средние жилки листа являются секущими. Сравнительно небольшие проводящие пучки полностью погружены в хлоренхиму, от которой отделяются только одним слоем паренхимной обкладки (рис. 4).

Принципиальных различий между строением васкулатуры самых молодых и более поздних листьев выявлено не было. В листовую пластинку из черешка входят от 10 до 25 проводящих пучков, из которых 5 наиболее крупных жилок возможно проследить на всём протяжении листа (рис. 5) даже невооружённым глазом. Это – медианный пучок (М) и латеральные проводящие пучки L1 и L2, которые дают в черешке производные пучки значительно меньшей мощности. Исходный проводящий пучок L3 формирует вместе с частью производных пучка L2 пул сравнительно маломощных пучков, которые проходят сначала по акроскопической стороне черешка, а затем оказываются самыми латеральными проводящими пучками листовой пластинки. Одним из производных проводящего пучка L3 является проводящий пучок средних размеров, проходящий вдоль самого края листовой пластинки на всём её протяжении – краевой пучок (рис. 4).

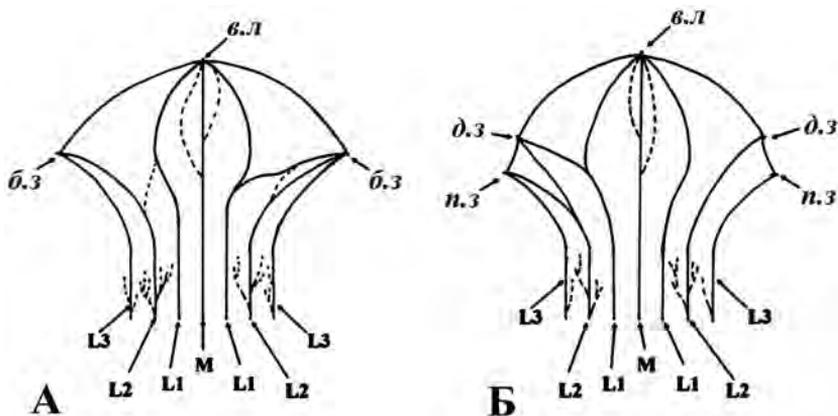


Рис. 5. Основные варианты иннервации листовой пластинки *S. kleiniiformis*.

А – пластинка с двумя зубцами; Б – пластинка с четырьмя зубцами.

Условные обозначения: б.з – боковой зубец листовой пластинки; в.л – верхушка листа;

д.з – дистальный зубец; н.з – проксимальный зубец; L1–L3 – латеральные пучки;

М – медианный пучок

Медианный пучок в листовой пластинке ветвится сравнительно слабо и проходит напрямую в конусовидную верхушку. Он обычно даёт одно или два ответвления средней мощности, достигающих до верхушки листа (рис. 5). Латеральный пучок L1 также слабо ветвится. У некоторых листьев он проходит напрямую в верхушку, смещаясь по мере расширения и сужения пластинки соответственно от или к медианной жилке, сливаясь с ней в верхушке листа. Однако у большинства листьев жилка L1 раздваивается, давая мощное ответвление в зубец своей полупластинки (рис. 5, А). В более редких случаях она ветвится более одного раза с образованием крупных пучков.

Латеральный пучок L2 ветвится значительно чаще, образуя небольшие анастомозы с жилками, лежащими латеральнее его. У большинства листьев он проходит в боковой зубец (рис. 5, А). В области зубца проводящие пучки, отходящие в его сторону, сливаются с краевым проводящим пучком листовой пластинки и формируют слепое ответвление непосредственно в зубец. Краевой проводящий пучок при этом сохраняется. Медианный проводящий пучок, латеральные проводящие пучки L1, краевой проводящий пучок листовой пластинки и некоторые другие крупные производные латеральных проводящих пучков сливаются в конусовидной верхушке листовой пластинки.

Несмотря на симметричное исходное расположение в полупластинках, латеральные проводящие пучки могут ветвиться асимметрично, находиться на значительно различающемся расстоянии от медианного пучка и друг от друга, создавая асимметрию листа на уровне анатомического строения. На их расположение и ветвление, по-видимому, оказывают влияние наличие или отсутствие боковых зубцов листа, их число и степень развития. Так, прово-

дящий пучок L1 даёт боковое ответвление часто только с одной стороны листовой пластинки (рис. 5).

Если боковых зубцов больше двух, то паттерны расположения проводящих пучков могут изменяться. Медианная жилка и латеральный пучок L1 располагаются так же, как и в листьях с двумя боковыми зубцами (рис. 5, Б). Латеральный пучок L2 чаще всего дополнительно раздваивается в основании листовой пластинки. Одно ответвление проходит в проксимальный зубец, другое проходит мимо него со стороны медианной жилки и заходит в дистальный зубец.

Стебель *S. kleiniiformis* (рис. 6, А) покрыт однослойной эпидермой с редкими одиночными устьицами. Кортекс состоит из двух субэпидермальных слоёв уголкового колленхимы, под которой располагаются два-три слоя хлоренхимы. Глубже лежат крупные округлые паренхимные клетки, содержащие небольшое число хлоропластов. Эндодерма не выявляется. Проводящая система организована в виде типичной эустелы, состоящей из 20–25 коллатеральных проводящих пучков. Все пучки сравнительно маломощны, в некоторых на большом протяжении ксилема состоит только из протоксилемных элементов. Снаружи от проводящих пучков располагается по схизогенному ходу, имеющему собственную паренхимную обкладку (рис. 6, Б). Медуллярная зона состоит из водозапасающих паренхимных клеток, размеры которых увеличиваются центрипетально (рис. 6, А).

Узлы *S. kleiniiformis* трёхлакунные. Немного ниже узла из стелы ответвляются два латеральных листовых следа, отстоящих от будущего медианного листового следа на 5–6 проводящих пучков стелы. В тканях кортекса латеральные листовые следы асимметрично разделяются каждый на два пучка.

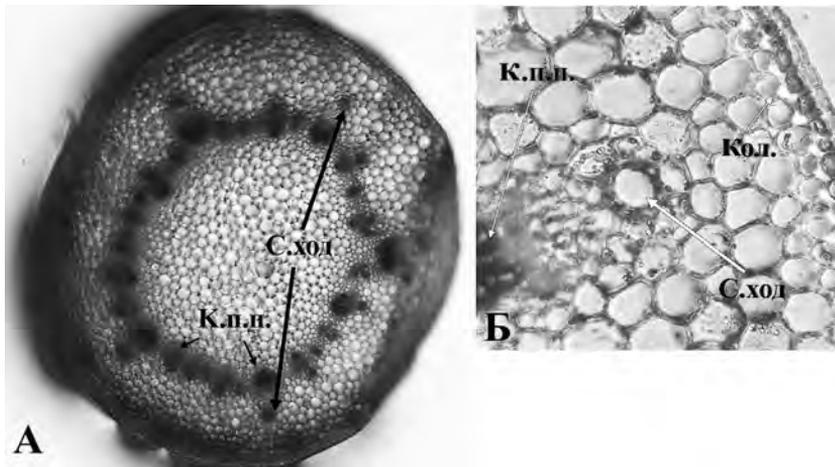


Рис. 6. Анатомическое строение стебля *S. kleiniiformis*.

А – поперечный срез стебля; Б – секреторный ход на поперечном срезе стебля.

Условные обозначения: Кол – колленхима;

К.п.п. – коллатеральные проводящие пучки стелы; С.ход – секреторный ход

Практически в месте отхождения листа от стебля из стелы выходит медианный листовый след, а самые крайние листовые следы разделяются вновь. Так возникают медианный и 6 латеральных листовых следов. Каждый из листовых следов сопровождается схизогенный ход, непосредственно связанный с соответствующим схизогенным ходом в стебле.

S. tropaeolifolius имеет цилиндрические стебли со спирально расположенными пельтатными листьями. Они состоят из короткого малозаметного листового основания, длинного черешка и полигональной листовой пластинки. Черешок почти до середины уплощён с акроскопической стороны, а дистальнее имеет цилиндрическую форму и примерно одинаковую толщину, немного расширяясь в дистальной части. Место его соединения с листовой пластинкой смещено относительно геометрического центра последней на акроскопическую сторону. С этой же стороны в листовой пластинке располагается клиновидная выемка, вдающаяся вглубь пластинки по направлению к черешку, однако никогда не доходящая до места прикрепления листовой пластинки к черешку. Глубина выемки может сильно меняться от листа к листу, и у некоторых листьев она совсем незаметна. Напротив выемки располагается конусовидная верхушка листа. В других «вершинах» многоугольной листовой пластинки, которых обычно 10 или 11, располагаются небольшие конусовидные зубцы, которые соединяются дуговидными «гранями». Помимо этих основных зубцов, на гранях могут возникать дополнительные зубцы, располагающиеся асимметрично. Их число различно у разных листьев.

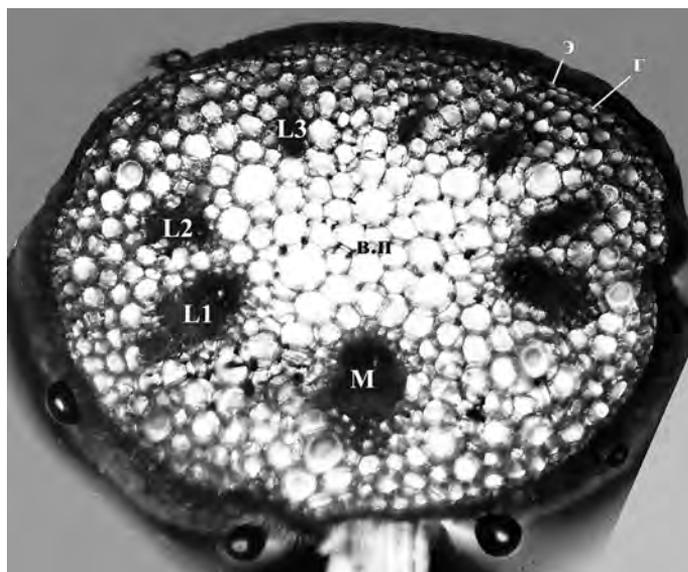


Рис. 7. Поперечный срез верхней половины черешка *S. tropaeolifolius*.

Условные обозначения: *в.п* – водозапасающая паренхима; *э* – гиподерма; *х* – хлоренхима; *э* – эпидерма; L1–L3 – основные латеральные пучки; М – медианный пучок

Черешок листа (рис. 7) покрыт однослойной эпидермой, под которой располагается один слой гиподермы, клетки которой уплощены тангенциально. Под гиподермой с базископической и латеральных сторон располагаются 2–3 слоя изоморфных округлых хлоренхимных клеток. На всём протяжении черешка на его акроскопической стороне под гиподермой располагаются клетки без хлоропластов. Глубже этих тканей располагаются крупные клетки водозапасающей паренхимы. По границе хлоренхимы и водозапасающей ткани располагаются эндоскопические коллатеральные проводящие пучки. Схизогенные секреторные ходы отсутствуют. Из стебля в лист входят 3 проводящих пучка. Латеральные проводящие пучки ветвятся один раз в проксимальной части черешка, а затем ещё раз в его дистальной части. Таким образом в листовую пластинку входят 7 проводящих пучков: медианный (М), латеральные пучки L1, L2, L3.

Листовая пластинка дорсовентральная, амфистомная, покрыта однослойной эпидермой с аномоцитными устьичными аппаратами. По форме клетки эпидермы с адаксиальной и абаксиальной сторон одинаковы и имеют слабоизвилистые антиклинальные стенки. Гиподерма под эпидермой отсутствует с обеих сторон листа, и его основой объём занимает хлоренхима, дифференцированная на губчатую и столбчатую ткань соответственно с адаксиальной и абаксиальной сторон (рис. 8). Первая состоит из сравнительно небольших эллиптических клеток, вытянутых в плоскости листа. Столбчатая ткань состоит из округлых, слегка вытянутых в абаксиально-адаксиальной плоскости клеток.

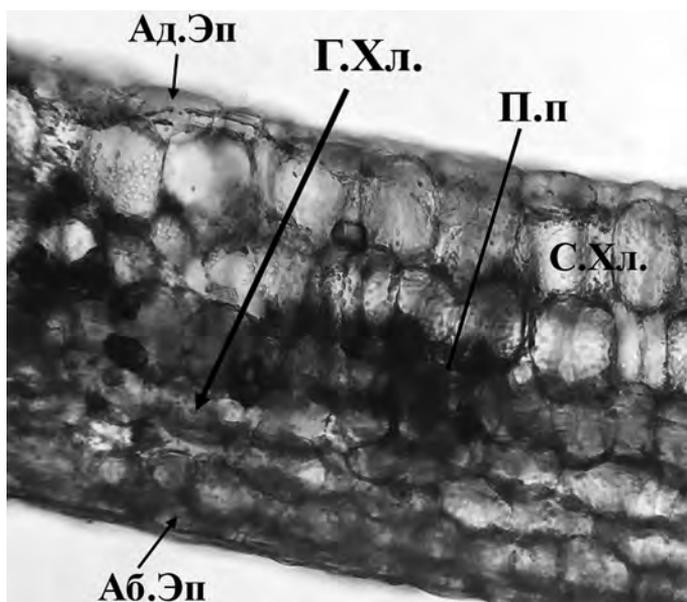


Рис. 8. Поперечный срез листовой пластинки *S. tropaеolifolius*.

Условные обозначения: Аб.Эп – абаксиальная эпидерма; Ад.Эп – адаксиальная эпидерма; Г.Хл. – губчатая хлоренхима; П.п – проводящий пучок; С.Хл. – столбчатая хлоренхима

В хлоренхиме располагаются неинвертированные коллатеральные проводящие пучки, имеющие одно- или двухслойную паренхимную обкладку. Самые крупные жилки являются секущими. Схизогенные ходы отсутствуют.

Вдоль всего края листовой пластинки проходит проводящий пучок. В зонах зубцов он даёт слепые ответвления в их верхушки. Ко всем основным зубцам, расположенным в вершинах, напрямую подходят крупные жилки (рис. 9). В дополнительные зубцы чаще всего заходят только ответвления от краевого проводящего пучка, но в ряде случаев – и маломощные латеральные жилки. Медианная жилка ветвится относительно слабо и иннервирует чаще всего только зубец на верхушке листа и один из соседних с ним. Латеральная жилка L1 иннервирует от 1 до 3 основных зубцов своей полупластинки. Крайние латеральные жилки L3 чаще всего иннервируют самые базископические зубцы. Остальные зубцы иннервируются средними латеральными жилками L2.

Стебель покрыт однослойной эпидермой с редкими одиночными устьицами. На периферии кортекса располагается один слой уголковой колленхимы (рис. 10, А). Под ней располагаются округлые паренхимные клетки, между которыми образуются большие межклетники. Размеры клеток увеличиваются от периферии к центру, а число хлоропластов в них – наоборот, уменьшается в этом же направлении. Крахмалоносное влагалище, или эндодерма, отсутствует. На периферии первичной коры могут находиться идиобласты, содер-

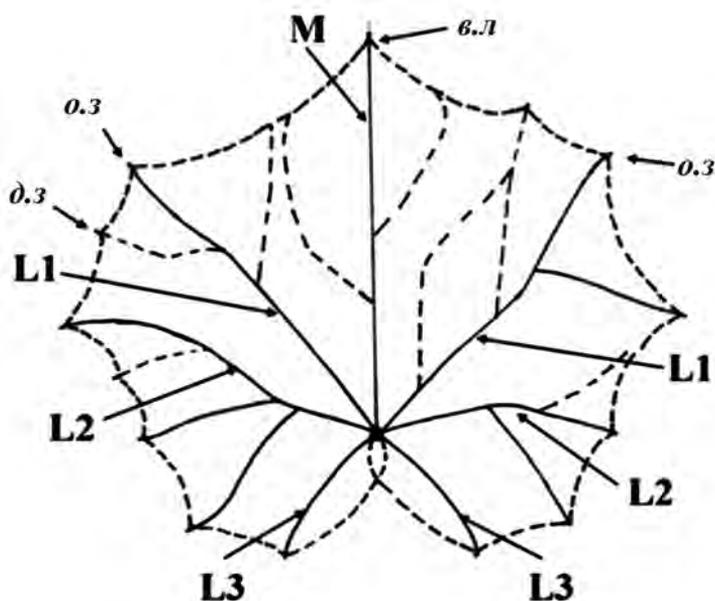


Рис. 9. Схема иннервации листовой пластинки *S. troepaeolifolius*.
Условные обозначения: *в.л* – верхушка листа; *д.з* – дополнительный зубец листовой пластинки; *o.з* – основной зубец листовой пластинки; L1–L3 – латеральные пучки; M – медианный пучок

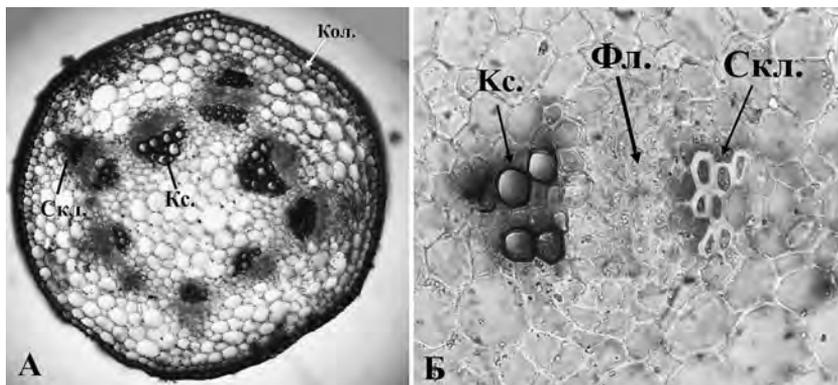


Рис. 10. Анатомическое строение стебля *S. tropaefolius*.

А – поперечный срез стебля; Б – проводящий пучок на поперечном срезе стебля. Условные обозначения: Кол. – колленхима; Кс.– ксилема; Скл. – склеренхима; Фл. – флоэма

жащие большое количество антоцианов. Проводящая система организована в типичную эустелу из 7–10 проводящих пучков (рис. 10, А). Схизогенные ходы в стебле отсутствуют. Снаружи от части проводящих пучков (которые никогда не бывают соседними) располагаются тяжи склеренхимы (рис. 10, А, Б), количество которой коррелирует с мощностью соответствующего проводящего пучка: чем мощнее последний, тем больше образуется склеренхимы. Медуллярная зона состоит из округлых паренхимных клеток, размеры которых увеличиваются от периферии к центру. В узле *S. tropaefolius* – три сближенные лакуны, разделённые друг от друга одним проводящим пучком. Из стелы в узле выходят три листовых следа: медианный и два латеральных.

S. articulatus имеет членистые цилиндрические стебли со спирально расположенными листьями, которые состоят из слабо различного листового основания, черешка и трёхлопастной листовой пластинки. Средняя лопасть листа примерно в два раза больше боковых лопастей, расположенных под углом 90° к ней. Самые молодые листья годичного побега часто не имеют чётко выраженных лопастей. Такие листья имеют форму треугольника со сглаженными вершинами. Лопasti оканчиваются конусовидными зубцами. По их краю могут формироваться небольшие, часто треугольной формы, выросты, оканчивающиеся небольшим зубцом. Они чаще всего располагаются несимметрично на боковых лопастях и симметрично на главной лопасти. В такие выросты обычно ответвляется отдельный проводящий пучок. Черешок в основании в поперечном сечении почти цилиндрический, дистальнее – сердцевидный (рис. 11), причём глубина и ширина выемки на его адаксиальной стороне увеличиваются по мере приближения к листовой пластинке.

Черешок покрыт однослойной эпидермой, под которой располагается один слой гиподермы (рис. 11). С базископической и боковых сторон под ней располагаются 2–3 слоя хлоренхимы, состоящей из изоморфных окру-

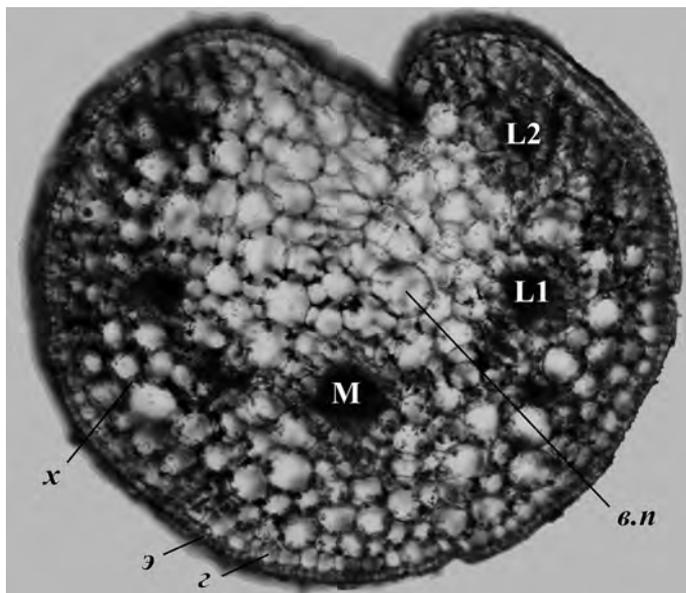


Рис. 11. Поперечный срез средней части черешка *S. articulatus*.

Условные обозначения: в.п – водозапасающая паренхима; г – гиподерма; х – хлоренхима; э – эпидерма; L1, L2 – латеральные пучки; М – медианный пучок

глых клеток. Под ней располагается водозапасающая паренхима. С акроскопической стороны хлоренхима отсутствует: под гиподермой располагаются только водозапасающие паренхимные клетки (рис. 11). По границе между хлоренхимой и водозапасающей паренхимой располагаются неинвертированные коллатеральные проводящие пучки с однослойными паренхимными обкладками. Из стебля в лист входят три проводящих пучка, сопровождаемые каждый схизогенным ходом. Латеральные пучки в черешке один раз ветвятся, и в листовую пластинку из черешка входят 5 проводящих пучков: медианный (М) и латеральные L1 и L2 (рис. 11).

Листовая пластинка дорсовентральная (рис. 12), гипостомная. Нередко встречаются абортированные устьичные аппараты. Основные клетки эпидермы с обеих сторон вытянутые, со слабо извилистыми антиклинальными стенками. С адаксиальной стороны под эпидермой располагаются 1–3 слоя (в зависимости от размеров листа) водоносной гиподермы из крупных, слегка вытянутых в абаксиально-адаксиальной плоскости клеток (рис. 13, Б). Под ней лежит хлоренхима, дифференцированная на столбчатую и губчатую ткань (рис. 12). Между хлоренхимой и абаксиальной эпидермой располагается один тонкий слой гиподермы (рис. 13, А), который соединяется с гиподермой адаксиальной стороны в краях листовой пластинки. В хлоренхиме располагаются неинвертированные коллатеральные проводящие пучки. Медианная и латеральные L1 жилки являются секущими.

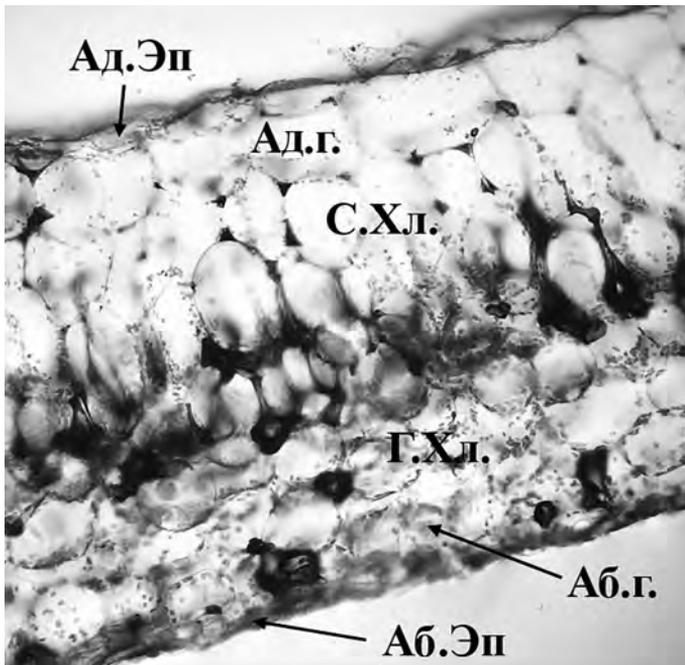


Рис. 12. Поперечный срез листовой пластинки *S. articulatus*.
 Условные обозначения: Аб.г. – абаксиальная гиподерма;
 Аб.Эп. – абаксиальная эпидерма; Ад.г. – адаксиальная гиподерма;
 Ад.Эп. – адаксиальная эпидерма; Г.Хл. – губчатая хлоренхима;
 С.хл. – столбчатая хлоренхима

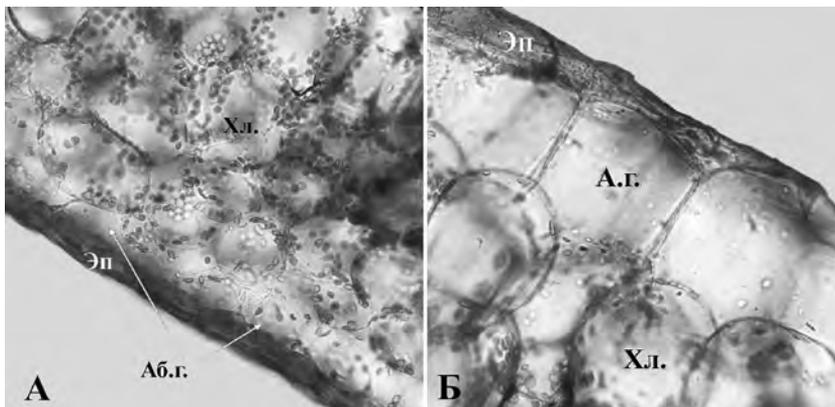


Рис. 13. Детали анатомического строения листовой пластинки *S. articulatus*, поперечные срезы.
 А – абаксиальная гиподерма и губчатая хлоренхима;
 Б – адаксиальная гиподерма и столбчатая хлоренхима.
 Условные обозначения: А.г. – адаксиальная гиподерма;
 Аб.г. – абаксиальная гиподерма; Хл. – хлоренхима; Эп. – эпидерма

Вдоль всего края листовой пластинки проходит окаймляющий проводящий пучок. В областях зубцов он даёт в их верхушки слепо оканчивающиеся короткие ответвления. Медианный проводящий пучок ветвится слабо, проходит напрямую в зубец на верхушке листа, ответвляя лишь мелкие и несколько средних жилок (рис. 14). Проводящие пучки L1 ветвятся чаще. В листьях без лопастей их основная ветвь проходит в верхушку листа, а более мелкие – в зубцы боковых неразвившихся лопастей (рис. 14, А). Пучки L2 иннервируют базископическую часть листовой пластинки. В листьях с лопастями проводящие пучки L1 иннервируют лишь крайнюю нижнюю часть средней лопасти, на уровне того места, где на ней могут возникать боковые зубцы. Основная ветвь проводящих пучков L1 проходит в зубцы на верхушках боковых лопастей (рис. 14, Б). В некоторых случаях они могут вообще не иннервировать среднюю лопасть с одной из сторон. Латеральные проводящие пучки L2 в трёхлопастных листьях иннервируют самую базископическую часть листа (рис. 14, Б).

Стебель *S. articulatus* (рис. 15, А) покрыт однослойной эпидермой, под которой располагаются два слоя уголкового колленхимы (рис. 15, Б). Под ней располагается многослойная хлоренхима из изоморфных округлых клеток со сравнительно большим числом хлоропластов. Крахмалоносное влагалище, или эндодерма, выявлено не было. Проводящая система представлена типичной эустелой с 20–25 пучками (рис. 15, А). Снаружи от коллатеральных проводящих пучков располагаются схизогенные ходы, которые строго соответствуют проводящим пучкам. Медуллярная зона состоит из округлых паренхимных клеток, размеры которых увеличиваются центрипетально.

Узлы *S. articulatus* – трёхлакунные. Из стелы на небольшом расстоянии от междоузлия выделяются два латеральных листовых следа, отстоящих от медианного листового следа в стеле на 2–3 проводящих пучка. Они прохо-

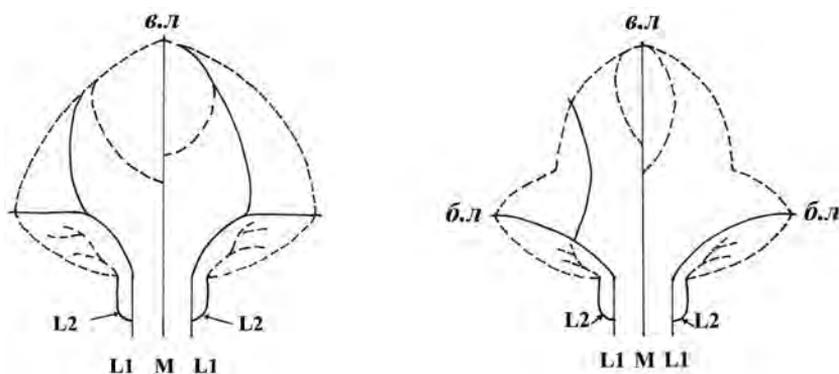


Рис. 14. Основные варианты иннервации листовой пластинки *S. articulatus*.

А – пластинка без лопастей; Б – трёхлопастная пластинка.

Условные обозначения: б.л – боковая лопасть пластинки; в.л – верхушка листа;

L1, L2 – латеральные пучки; М – медианный пучок.

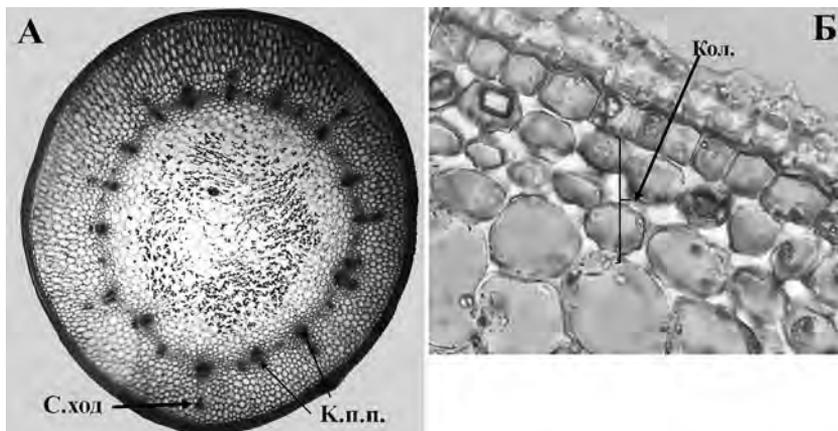


Рис. 15. Анатомическое строение стебля *S. articulatus*.

А – поперечный срез стебля; Б – колленхима на поперечном срезе стебля.

Условные обозначения: Кол. – колленхима; К.п.п. – коллатеральные проводящие пучки;
С.ход – секреторный схизогенный ход

дят в лист через ткань кортекса, огибая стелу с боков. Медианный листовый след также выделяется из стелы на некотором расстоянии от узла. На всём протяжении пучков, отходящих в лист, их сопровождают схизогенные ходы, которые проходят и в сам лист.

Обсуждение результатов

По мере развития годичного побега меняются степень расчленения листовой пластинки у *S. articulatus*, а у *S. kleiniiformis* – и её форма. Однако последнему виду, по-видимому, свойственна и широкая изменчивость морфологии листьев, не связанная со временем их заложения. У этого вида боковые зубцы, образующиеся по краю листовой пластинки, развиваются в разной степени, и более того, в разном числе на левой и правой сторонах листа, что делает лист в некоторых случаях крайне асимметричным. Однако большинство листьев имеет два симметричных зубца, развитых в одинаковой степени. Поскольку данный вид имеет гибридогенное происхождение, такое нестабильное состояние признака позволяет предположить, что у его родительских видов, или вида, имелось большее число боковых зубцов в листовой пластинке, а у *S. kleiniiformis* происходит их редукция до двух.

Изменчивость листьев *S. kleiniiformis* проявляется не только на уровне морфологии, но и на анатомическом уровне. У всех листьев, вне зависимости от времени их заложения, паттерны васкулатуры листа могут значительно различаться. У листьев с увеличенным числом боковых зубцов изменения в положении латеральных проводящих пучков можно объяснить тем, что у данного

вида или у его родительских видов в каждый зубец должен был проходить хотя бы один латеральный проводящий пучок с проксимальной стороны. Таким образом, возникающие на некоторых листьях дополнительные зубцы как бы «притягивают» латеральные проводящие пучки. Соответственно, у листьев, где формируется дополнительный зубец только с одной стороны листа, возникает асимметрия в строении проводящей системы. Однако и у листьев с двумя зубцами может наблюдаться асимметрия в строении проводящей системы между левой и правой половинами листовой пластинки. У большинства проанализированных листьев крупные жилки листовой пластинки, за исключением медианной, в полупластинках ветвились асимметрично, в некоторых случаях давали дополнительные ответвления и анастомозы.

Например, у многих листьев боковое ответвление проводящего пучка L1 в боковой зубец возникает только с одной из сторон (преимущественно с правой, если смотреть от абаксиальной стороны). Такая нестабильность паттернов расположения проводящей системы и их зависимость от числа зубцов также говорит в пользу гипотезы о том, что у *S. kleiniiformis* происходит постепенная редукция числа последних. Асимметрия на анатомическом и морфологических уровнях может указывать на то, что и пластинка родительского вида была также асимметричной.

В листе *S. kleiniiformis* имеет место закономерное изменение дорозовентральной поляризации вдоль листа. Основание черешка имеет внешне различимый край, что является важным критерием для определения фациальности (Napp-Zinn, 1974). Наличие адаксиальной и абаксиальной сторон также подтверждается анатомически: с абаксиальной стороны располагается хлоренхима и проводящие пучки, а с адаксиальной – водозапасающая ткань. Таким образом, основание листа, как и у всех других листьев покрытосеменных (Ozerova, Timonin, 2009), бифациально. Однако дистальнее форма черешка меняется, исчезает хорошо различимый край, а водозапасающая ткань с акроскопической стороны замещается хлоренхимой с проводящими пучками под ней, что говорит о том, что адаксиальная сторона исчезает, и на большем протяжении черешок унифациален. В месте перехода черешка в листовую пластинку адаксиальная сторона возникает вновь в области клиновидного углубления. Вторично возникает различимый край листовой пластинки в виде валиков, а под адаксиальной эпидермой развивается водозапасающая нефотосинтезирующая ткань. Примечательно, что у самых молодых листьев *S. kleiniiformis*, у которых образуется углубление на адаксиальной стороне в основании листовой пластинки, чётко выделяется анатомически адаксиальная сторона пластинки, хотя края её в этом месте ещё не выражены. Таким образом, лист у этого вида состоит из бифациального основания, частично унифациального черешка и бифациальной листовой пластинки.

В листе *S. trophaeolifolius* сложно определить, происходит ли изменение фациальности черешка. Края черешка очень нечёткие, а в дистальной части

и вовсе не выражены. Однако на всём его протяжении на акроскопической стороне под гиподермой узкой полоской располагается водозапасающая паренхимная ткань, которую можно считать маркером редуцированной адаксиальной стороны. Несмотря на то, что главный критерий – наличие морфологически различимого края – выполняется с трудом, на анатомическом уровне разделение на абаксиальную и адаксиальную стороны прослеживается. Это даёт основание считать черешок практически полностью субунифациальным. Листовая пластинка имеет типичное бифациальное строение.

Как и для листовой пластинки *S. kleiniiformis*, для листовой пластинки *S. tropaeolifolius* характерно возникновение дополнительных зубцов. Однако у *S. tropaeolifolius* зубцы не так сильно «притягивают» к себе проводящие пучки, поскольку далеко не во все проходят мощные латеральные жилки. В некоторые дополнительные зубцы заходят лишь ответвления краевой жилки листовой пластинки.

В листе *S. articulatus* на всём протяжении присутствует чётко выраженная адаксиальная сторона. В черешке удаётся выделить морфологическую границу между абаксиальной стороной, с которой расположена хлоренхима, и уплощённой или вогнутой сравнительно узкой адаксиальной стороной, с водозапасающей паренхимой под эпидермой. Таким образом, черешок имеет субунифациальное строение. Листовая пластинка имеет типичное бифациальное строение.

Формирующиеся по краю листовой пластинки *S. articulatus* дополнительные боковые зубцы могут «притягивать» крупные жилки листа, влияя на паттерн васкулатуры листа.

Сравнивая анатомическое строение листовых пластинок *S. kleiniiformis* и *S. articulatus*, можно заметить их довольно большое сходство. Для обоих растений характерна гипостомность. У обоих видов в листовой пластинке имеется однослойная сравнительно мелкоклеточная водозапасающая гиподерма на абаксиальной стороне, которая переходит в крае листовой пластинки в многослойную водозапасающую гиподерму на адаксиальной стороне, состоящую из крупных вытянутых в абаксиально-адаксиальной плоскости клеток. Хлоренхима в листовых пластинках обоих видов проявляет признаки слабой дифференциации на столбчатую и губчатую ткани. В столбчатой ткани хлоропласты характерно тяготеют к базальной части клетки. Однако в листовой пластинке *S. kleiniiformis* наблюдается большее число слоёв клеток хлоренхимы и адаксиальной гиподермы. Для листовых пластинок *S. kleiniiformis* и *S. articulatus* характерно наличие секущих жилок. Однако если у *S. kleiniiformis* большинство проводящих пучков сопровождаются схизогенными ходами, располагающимися с абаксиальной стороны листа, то в листовой пластинке *S. articulatus* они в норме не образуются.

Тем не менее, в целом строение листовых пластинок у этих двух видов настолько сходно, что возможно предположить возникновение специфических

особенностей анатомического строения листовой пластинки *S. kleiniiformis* путём гиперплазии листовой пластинки типа *S. articulatus*, а схизогенные ходы при проводящих пучках могли быть унаследованы от другого родителя.

Значительно менее сходна листовая пластинка *S. kleiniiformis* с листовой пластинкой *S. tropaeolifolius*. У последнего вида она амфистомная, без водо-запасающей гиподермы, а хлоренхима хорошо дифференцирована на столбчатую и губчатую ткани, клетки которых содержат большое число хлоропластов. У *S. tropaeolifolius*, как и у *S. kleiniiformis*, присутствуют секущие жилки, однако схизогенные ходы в листе первого вида отсутствуют. Таким образом, несмотря на то, что, по данным молекулярной систематики, *S. tropaeolifolius* является вероятным родительским видом *S. kleiniiformis*, они имеют довольно сильно различающиеся по анатомическому строению листовые пластинки.

Черешки *S. kleiniiformis* на большем своём протяжении унифациальны, тогда как черешки других двух видов полностью (*S. articulatus*) или почти полностью (*S. tropaeolifolius*) бифациальны/субунифациальны. У всех трёх видов под абаксиальной эпидермой черешков располагается однослойная водо-запасающая гиподерма, под которой находится фотосинтезирующая ткань. Однако у *S. tropaeolifolius* в черешке не развиваются схизогенные ходы, в то время как у *S. articulatus* и *S. kleiniiformis* они присутствуют на всём протяжении черешка. У *S. kleiniiformis* значительно увеличена мощность всех тканей, а в его дистальной части находится в 5–6 раз больше проводящих пучков, чем у двух других видов. Отмеченные анатомические особенности черешков не позволяют использовать их как значимый признак для уточнения таксономических отношений между исследованными видами.

Ряд общих черт можно выявить и в анатомическом строении стеблей *S. kleiniiformis* и *S. articulatus*. Под эпидермой у них располагаются два слоя уголковой колленхимы, которая является единственной механической тканью стебля. У обоих видов в стеле находится примерно одинаковое число проводящих пучков, большинству из которых соответствуют схизогенные ходы. Также у обоих видов латеральные лакуны узла отделены от медианной лакуны несколькими проводящими пучками стебля, и листовые следы огибают стелу в тканях кортекса, чтобы вместе с медианным следом войти в лист. Однако у *S. kleiniiformis*, в отличие от *S. articulatus*, латеральные проводящие пучки ветвятся еще в тканях кортекса.

Такому плану строения стебля можно противопоставить план анатомического строения стебля *S. tropaeolifolius*. Под эпидермой стебля этого вида располагается один слой уголковой колленхимы. Проводящих пучков значительно меньше, большая их часть мощнее, чем проводящие пучки в стеблях *S. kleiniiformis* и *S. articulatus*. Схизогенных ходов в стебле у *S. tropaeolifolius* нет, однако снаружи стелы, напротив самых крупных проводящих пучков, располагаются тяжи склеренхимы. В узлах листовые лакуны разделены одним проводящим пучком. Таким образом, как по анатомическому строению листо-

вых пластинок, так и по анатомическому строению стеблей *S. tropaeolifolius* демонстрирует меньшее сходство с *S. kleiniiformis*, чем *S. articulatus*.

Если бы одним из родительских видов *S. kleiniiformis* был *S. articulatus*, то для преобразования трёхлопастной листовой пластинки последнего вида в ложковидную или лодочковидную листовую пластинку, присущую *S. kleiniiformis*, вероятно, потребовалась бы редукция боковых лопастей. Боковые зубцы *S. kleiniiformis* в таком случае были бы гомологичны либо боковым зубцам средней лопасти листовой пластинки *S. articulatus*, либо верхушкам её боковых лопастей. В первом случае возникающие дополнительные боковые зубцы по краю листовой пластинки *S. kleiniiformis* были бы проявлением неполной редукции боковых лопастей *S. articulatus*, а во втором – их можно было бы отождествлять с боковыми зубцами боковых лопастей, которые возникают на некоторых листьях *S. articulatus*. Однако такое преобразование потребовало бы значительных изменений в строении проводящей системы, поскольку у *S. articulatus* и боковые зубцы средней лопасти иннервируются либо ответвлением медианной жилки, либо латеральной жилкой L1. Кроме того, число крупных латеральных пучков должно было бы возрасти.

Если же родительским видом признать *S. tropaeolifolius*, то для преобразования характерных для него листьев в листья *S. kleiniiformis* потребовалось бы сужение листовой пластинки, сопровождаемое уменьшением числа боковых зубцов. В таком случае боковые зубцы пластинки листа *S. kleiniiformis* соответствовали бы боковым зубцам листовой пластинки *S. tropaeolifolius*. Дополнительные боковые зубцы *S. kleiniiformis* в таком случае можно объяснить как незавершенностью процесса редукции числа боковых зубцов, так и проявлением способности *S. tropaeolifolius* образовывать дополнительные боковые зубцы на листовой пластинке. Такое преобразование больше поддерживается паттернами васкулатуры листовых пластинок, поскольку *S. tropaeolifolius* имеет 6 латеральных проводящих пучков, которые могли стать исходными 6 крупными латеральными пучками листа *S. kleiniiformis*.

Заключение

Полученные нами данные по анатомии и морфологии побегов *S. articulatus* и *S. tropaeolifolius* не позволяют однозначно определить, какой из этих видов является родительским для *S. kleiniiformis*. Сопоставление признаков анатомического строения листа и стебля выявляет большее сходство между *S. articulatus* и *S. kleiniiformis*. Листовая пластинка последнего гипотетически могла бы возникнуть в результате гиперплазии тканей листовой пластинки *S. articulatus*. Однако преобразование трёхлопастной листовой пластинки в лодочко- или ложковидную слабо подтверждается особенностями васкула-

туры листьев этих видов. С другой стороны, несмотря на значительные анатомические различия в строении листьев и стеблей, паттерны расположения проводящих пучков в листовой пластинке *S. tropaeolifolius* и *S. kleiniiformis* очень схожи.

Исходя из изложенного, можно заключить, что данные анатомии и морфологии стеблей и листьев противоречивы, и для подтверждения или опровержения данных молекулярной систематики требуются дополнительные исследования.

Благодарности

Мы признательны сотруднику Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН Л.В. Озеровой за предоставление материала для исследования. Работа выполнена в соответствии с грантом РФФИ № 19-04-00625.

Список литературы

- Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. **2004**. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во Моск. ун-та. 311 с.
- Лотова Л.И. **1979**. Об анатомии коры тиссовых, головчатотиссовых и ногоплодниковых // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. № 3. С. 3–12.
- Лотова Л.И., Тимонин А.К. **1996**. Анатомия коры буковых (Fagaceae) и её таксономическое значение // Бот. журн. Т. 81. № 3. С. 60–74.
- Лотова Л.И., Тимонин А.К. **2005**. Анатомия коры розоцветных (Rosaceae): разнообразие, эволюция, таксономическое значение. М.: КМК. 264 с.
- Прозина М.Н. **1960**. Ботаническая микротехника. М.: Высш. школа. 208 с.
- Bailey I.W. **1956**. Nodal anatomy in retrospect // J. Arnold Arbor. Vol. 7. No 3. P. 269–287.
- Cicuzza D., Staheli D.S., Nyffeler R., Egli U. **2017**. Morphology and anatomy support a reclassification of the African succulent taxa of *Senecio* s. l. (Asteraceae: Senecioneae) // *Haseltonia*. Vol. 23. P. 11–26.
- Gibson A.C., Horak K.E. **1978**. Systematic anatomy and phylogeny of Mexican columnar cacti // *Ann. Missouri Bot. Gard.* Vol. 65. No 4. P. 999–1057.
- Malenkova E.D., Ozerova L.V., Schanzer I.A., Timonin A.C. **2014**. Re-consideration on *Senecio oxyriifolius* DC. and *S. tropaeolifolius* MacOwan ex. F. Muell. (Asteraceae: Senecioneae) // *Wulfenia*. Vol. 21. P. 111–118.
- Napp-Zinn K. **1974**. Anatomie des Blattes. II. Blatt-anatomie der Angiospermen. A. Entwicklungsgeschichtliche und topographische Anatomie des Angiospermenblattes // Hrsg. H.J. Braun, S. Carlquist, P. Ozenda, I. Roth. *Handbuch der Pflanzenanatomie*. Bd. 8. Teilband 2. Lief. 2. Berlin; Stuttgart: Gebrüder Borntraeger. VIII + 1424 S.
- Norverto C.A., Gonzalez-Andres F., Ortiz M. **1994**. Leaf and stem anatomy of species of *Cytisophyllum*, *Cytisus*, *Chamaecytisus*, *Genista* and *Genista* sect. *Teline* (Fabaceae: Genisteae) as an aid for taxonomy // *Isr. J. Plant Sci.* Vol. 42. No 3. P. 213–225.

Ozerova L.V., Schanzer I.A., Timonin A.C. 2017. Curio alliance (Asteraceae: Senecioneae) revisited // Wulfenia. Vol. 24. P. 29–52.

*Ozerova L.V., Timonin A.C. 2009. On the evidence of subunifacial and unifacial leaves: Developmental studies in leaf-succulent *Senecio* L. species (Asteraceae) // Wulfenia. Vol. 16. P. 61–77.*

*Pelser P.B., Nordenstam B., Kadereit J.W., Watson L.E. 2007. An ITS phylogeny of tribe Senecioneae (Asteraceae) and a new delimitation of *Senecio* L. // Taxon. Vol. 56. No 4. P. 1077–1104.*

Pridgeon A.M. 2008. Systematic leaf anatomy of Caladeniinae (Orchidaceae) // Bot. J. Linnean Soc. Vol. 114. No 1. P. 31–48.

*Rowley G.D. 1994. Succulent Compositae: A grower's guide to the succulent species of *Senecio* and *Othonna*. Mill Valley: Strawberry Press. 238 p.*

*Rowley G.D. 2002. *Senecio* // Ed. U. Egli. Illustrated handbook of succulent plants: Dicotyledons. Berlin: Springer. P. 29–43.*

Smith G.E., van Wyk A.E. 1992. Systematic leaf anatomy of selected genera of Southern African Alooideae (Asphodelaceae) // S. Afr. J. Bot. Vol. 58. No 6. P. 349–357.

**ВЫСОТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ
И МОДУС АДАПТИВНОЙ ЭВОЛЮЦИИ
CLEMATIS TANGUTICA (MAXIM.) KORSH.
(RANUNCULACEAE)**

Н.В. Чубатова

Chubatova N.V. ALTITUDINAL VARIABILITY AND MODUS OF ADAPTIVE EVOLUTION OF *CLEMATIS TANGUTICA* (MAXIM.) KORSH. (RANUNCULACEAE)

Adaptations of *C. tangutica* to alpine environments are (i) vegetative to generative dimorphism of shoots, (ii) two-season development of the generative shoots to promote seed ripening in short vegetative seasons, (iii) nanism, (iv) change of Tilia-type of the stem secondary thickening to modified Aristolochia-type. The main adaptive strategy of this species is retardation. Its adaptations are rather similar to those of *Atragene speciosa* Weinm.

Keywords: morphology, anatomy, secondary thickening, altitude morphological and anatomical variability, retardation, *Clematis*.

Род *Clematis* L. s. l. – один из немногих родов семейства Ranunculaceae Juss., в котором встречается древесный тип побегов. Бóльшая часть видов ломоноса распространена в субтропических и тропических областях Северного полушария с максимальной концентрацией видов в Китае. Спектр жизненных форм в роде довольно большой, он включает вечнозелёные, полувечнозелёные и листопадные растения, деревянистые и травянистые лианы, прямостоячие и стелющиеся кустарники, полукустарники и многолетние травы (Голубев, 1980, 1982; Чубатова, 1991), в связи с чем род представляет прекрасную модель для решения вопросов об адаптационных возможностях видов и взаимоотношении жизненных форм.

Распространение ломоносов в области умеренного климата было связано с выработкой особых стратегий и адаптаций к суровым условиям среды. Среди многочисленных теплолюбивых кустарниковых видов ломоносов есть ряд весьма холодостойких видов. Большинство их принадлежит секции *Atragene*, но некоторые виды, в частности *C. tangutica*, характеризуются весьма высокой морозостойкостью, что позволяет им обитать на очень больших высотах. Поэтому задачей нашего исследования стал сравнительный анализ макро- и микроструктуры равнинных и высокогорных образцов *C. tangutica* с целью выявления основной стратегии адаптации к жёстким условиям высокогорий и, возможно, расширения списка основных модусов морфологических преобразований в роде ломонос.

В сводке С.Р. Metcalfe & L. Chalk (1950) по анатомической структуре вегетативных органов растений среди наиболее ярких особенностей микроструктуры стебля ломоносов отмечены пучковый характер стелы, широкие (до 12 клеток) сердцевинные лучи, отсутствие межпучкового камбия у одних видов и образование межпучковым камбием дополнительных пучков – у дру-

гих, образование кольца механических тканей на периферии центрального цилиндра. При характеристике гистологического состава древесины обращают внимание на высокий уровень специализации сосудов, характеризующихся простыми перфорационными пластинками и третичными спиральными утолщениями стенок, на присутствие запасующих волокон с простыми порами, паратрахеальной запасующей паренхимы, гетерогенных многорядных очень высоких лучей, чем определяется средний уровень специализации древесины *Clematis*. E.R. Smith (1927, 1928), изучивший анатомию стебля у 138 видов ломоноса, с одной стороны, показал однотипность стеблевой структуры, с другой – большое разнообразие в числе проводящих пучков (от 6 до 24), среди которых, как он считал, отсутствуют собственно «стеблевые» пучки. Дополнительные сведения о строении стебля *C. vitalba* L. мы находим в статье М. Sieber & L.J. Kusera (1980), которые, как и P. Greguss (1959), упоминают также и об апотрахеальной паренхиме в древесине этого вида. Высоким содержанием сосудов, особенно широкопросветных, и большой скоростью передвижения воды объясняют эти авторы относительно высокую влагоёмкость проводящей системы этого вида.

Отечественная морфологическая школа весьма богата работами, посвящёнными изучению эволюции жизненных форм в отдельных семействах, родах и секциях. Конечно, судить о филогенетических отношениях внутри этих групп возможно и только на основании данных макро- и микроструктуры вегетативных и репродуктивных органов. Но, как показывает опыт, важно также изучение динамики развития растения в целом и его органов в частности, а также их анатомии и физиологии. Среди ломоносов в этом плане особенно интересен *C. tangutica* из секции *Meclatis*, судя по описаниям, характеризующийся широким диапазоном адаптивных способностей.

Материал и методы

C. tangutica (Maxim.) Korsh., произрастающий в высокогорных районах Средней Азии, на Восточном Памиро-Алае, Восточном Тянь-Шане, в Монголии и Северо-западном Китае на каменистых и щебнистых склонах речных долин, по берегам рек на галечниках (Крашенинников, 1937; Шипчинский, 1954; Усманов, Костелова, 1974), характеризуется значительной высотной изменчивостью, проявляющейся как в морфологии, так и в анатомии вегетативных органов.

Материалом для исследования послужили высокогорные образцы *C. tangutica*, собранные на берегу р. Ничке-Джилга – притока р. Мургаб – между Мургабом и Джиландами (Памир, 3600 м н.у.м.), в высохшем русле р. Ак-Сай (Памир, 3860 м н.у.м.), а также растения, выращенные в Никитском ботаническом саду (Крым, Ялта, 200 м н.у.м.) и в Ботаническом саду Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова (Москва) из семян, присланных

Донецким ботаническим садом (Донецк). Учитывали также морфологическую характеристику *C. tangutica*, культивируемого в субтропических и умеренно тёплых регионах Северной Америки (Rehder, 1940), а также фотографию образца, произрастающего в провинции Сычуань, КНР, на высоте до 2700 м н.у.м.

Обитание в разных экологических условиях обуславливает значительный биоморфологический полиморфизм вида. Однако существование плавных переходов определяет некоторую условность при выделении дискретных типов.

По представлениям С. Grey-Wilson (1989), к числу близких родственников *C. tangutica* относится *C. pamiralaica* Grey-Wilson, эндемик гор Памира, обитающий на открытых каменистых участках, на высотах, превышающих 3350 м н.у.м., который произошёл от *C. tangutica* как изолированный на большой высоте экотип. С. Grey-Wilson анализировал гербарий и живые растения, выращенные из семян, собранных в горах Китая. Однако похожие образцы в своё время были обнаружены и севернее, в высокогорьях Тянь-Шаня и попали в гербарий МГУ (MW) под названием *C. salessoviana*. К сожалению, ни *C. pamiralaica* Grey-Wilson, ни *C. salessoviana* в настоящее время не входят в перечень видов рода *Clematis*, поэтому приходится пользоваться определениями «низкогорные» и «высокогорные» (образцы).

Для получения сравнимых результатов мы анализировали морфологию вегетативных органов, поперечные срезы листьев, однолетних и многолетних стеблей культивируемых и природных образцов *C. tangutica*.

Для сравнения с другими представителями секции *Meclatis* использовали побеги близкородственного вида *C. orientalis* L. (Tamura, 1956), собранные на берегу оз. Иссык-Куль близ пос. Дархан Джеты-Огузского района Иссык-кульской области (Киргизстан, 1600 м н.у.м.).

Анатомические исследования проводили по общепринятой методике (Прозина, 1960; Барыкина и др., 2004). В работе использованы микроскопы AxioPlan-2 Imaging и МБИ-3 при разных увеличениях. Микрофотографии получены с помощью фотокамеры AxioCam MRc, встроенной в микроскоп. Гистологический состав ксилемы изучали на мацерированном материале. Кусочки древесины кипятили в концентрированной азотной кислоте, затем мацерированный материал отмывали дистиллированной водой и использовали для приготовления препаратов. Измерения длины и диаметра гистологических элементов ксилемы проводили с помощью винтового окулярмикрометра МОВ-1, откалиброванного по объективному микрометру ОМП для различных увеличений микроскопа. Подсчитывали среднее арифметическое из 30 измерений и коэффициент вариации ($\pm k$) с использованием экспресс-метода (Каплан, 1970).

Результаты морфологического исследования

В условиях низменных равнин, в частности, в Москве и Ялте, интродуцированные растения *C. tangutica* вступают в репродуктивную фазу развития на

4–10 году жизни. Взрослые генеративные особи имеют форму геоксильного кустарника с лианоидными вегетативными побегами до 3 м длиной, очень похожего на *C. orientalis*. Побеги включают до 20 метамеров, несущих крупные непарно перистосложные листья (листочки до 50 мм в длину и 30 мм в ширину) (рис. 1, А). Для них характерны явные черты лианоидности: большая длина и малый диаметр междоузлий, быстрый рост, торможение в развёртывании пластинок верхних листьев, пока стебли черешочками не закрепятся на опоре, и др. Пазушные почки на однолетнем вегетативном побеге после короткого периода покоя образуют как вегетативные, так и неспециализированные генеративные побеги. Генеративные побеги (рис. 1, Б) укороченные, развиваются по типу пролептических, образуя в основании 3–4 пары катафиллов с рудиментами листовых пластинок, одну пару ассимилирующих листьев и одиночные жёлтые, довольно крупные цветки на длинных (8–15 см) цветоножках.

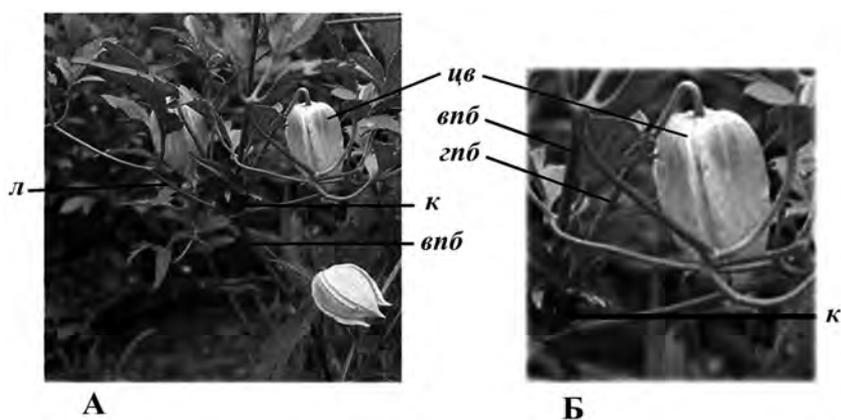


Рис. 1. *Clematis tangutica* (Ялта, Никитский ботанический сад): однолетние побеги.

Условные обозначения: *впб* – вегетативный побег;
гпб – пролептический генеративный побег; *к* – катафиллы;
л – ассимилирующие листья; *цв* – терминальный цветок

С высотой над уровнем моря длина ростовых побегов, число составляющих их метамеров, размер листовых пластинок заметно уменьшаются. На высоте более 2000 м вегетативные побеги *C. tangutica* постепенно укорачиваются до 50–30 см. Лианоидность, свойственная образцам более низких поясов, на большой высоте проявляется лишь в неспособности вегетативных побегов поддерживать вертикальный рост, поэтому они распластываются по субстрату и часто засыпаются грунтом. Растения образуют пучок довольно длинных (за счёт цветоножек) генеративных побегов с 3–4 парами катафиллов и 2–3 парами ассимилирующих листьев (рис. 2). Генеративные побеги формируются также по типу пролептических, но, как правило, из базальных почек. Они принимают вертикальное положение.



Рис. 2. *Clematis tangutica*
 (КНР, провинция Сычуань, до 2700 м н.у.м., М. Михайлова).
 Условные обозначения: *впб* – вегетативный побег;
гпб – пролептический генеративный побег

У высокогорных памирских и тьянь-шаньских образцов, собранных на высоте более 3000 м н.у.м. (рис. 3), годовичные побеги вместе с цветоножкой не превышают 30 см, они тонкие, малометамерные, несут в основании 3–4 пары чешуевидных листьев и катафиллов и 2 пары ассимилирующих листьев на сближенных узлах. Листья так же, как и у низкогорных образцов, непарно перистосложные, но листочки мелкие, 20–30 мм в длину и 8–10 мм в ширину. Вегетативные побеги также короткие (до 30 см), малометамерные, с короткими междоузлиями. В листовой серии происходит быстрая смена чешуевидных листьев простыми лопастными, перисторассечёнными и перистосложными.

В природе у *C. tangutica*, произрастающего в условиях подвижного субстрата в поймах горных рек, руслах временных водотоков, на щебнистых склонах или песчаных дюнах, зона кушения побега нередко бывает погребена в толще грунта. В этом случае её функцию берут на себя расположенные близ поверхности субстрата узлы. Из почек постепенно формируются парциальные кусты. Система главного корня сохраняется. Ветвление побегов формирования из-за сближенных узлов в основании, как правило, базитонное: при этом вегетативные и генеративные побеги образуются на приростах прошлого года. Благодаря ежегодному отмиранию верхушек побегов, их относительно небольшой длине, активному кушению и ветвлению, растение приобретает вид полукустарника или ложной подушки (рис. 3). Максимального развития растения достигают в 60–80-летнем возрасте. Благодаря способности образовывать побеги из подземных спящих почек и активному кушению формируется система парциальных кустов (Стешенко, 1965, 1977).

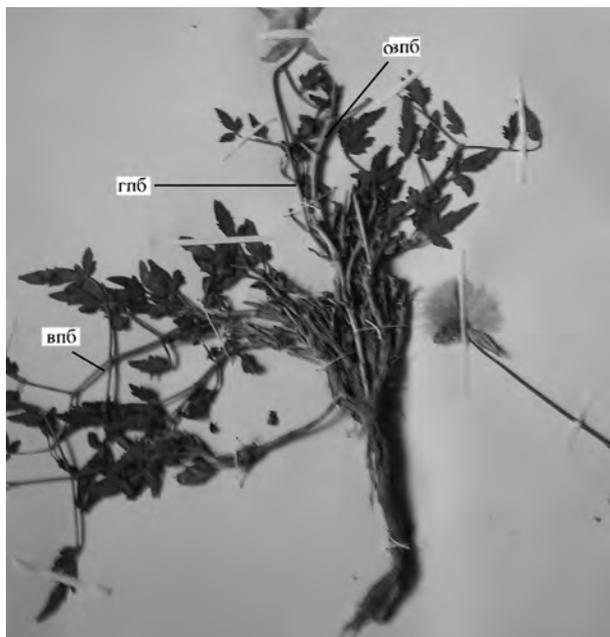


Рис. 3. *Clematis tangutica*
(Памир, пересохшее русло р. Ак-Сай, С.С. Иконников).
Условные обозначения: *впб* – вегетативный побег;
гпб – пролептический генеративный побег;
овпб – прошлогодний вегетативный побег

Таким образом, с высотой над уровнем моря жизненная форма *C. tangutica* заметно меняется от геоксильного кустарника с лианоидными листолазающими побегами и стержневой корневой системой до полукустарника или даже ложной подушки с ярко выраженным диморфизмом годичных побегов, что демонстрирует криофильную линию адаптациогенеза.

Результаты анатомического исследования

Своеобразие криофильного вида *C. tangutica* наиболее ярко демонстрирует структура дефинитивного листа. У высокогорных образцов листовая пластинка толще, чем у низкогорных, главным образом вследствие того, что клетки всех шести слоёв мезофилла приобретают палисадную или Н-образную форму. Поверхность эпидермы несёт толстую кутикулу и слой воска. Покровные многоугольные клетки с прямыми антиклинальными и утолщённой наружной стенками чередуются с многочисленными (до 270 на 1 мм²) погружёнными устьицами.

Существенным дополнением к анатомической характеристике *C. tangutica* может служить гистологический состав ксилемы однолетних и многолетних стеблей, а также особенности её отдельных элементов (табл. 1, 2).

Таблица 1. Количественные характеристики элементов ксилемы однолетних стеблей *C. orientalis* и *C. tangutica* (мкм)

Название вида и образца	Длина члеников сосудов	Диаметр члеников сосудов	Длина сосудистых трахеид	Диаметр сосудистых трахеид	Длина волокнистых трахеид	Диаметр волокнистых трахеид	Длина волокон	Диаметр волокон
<i>C. orientalis</i>	214±39	41±21	234±17	8,5±2	253±31	18±2,6	219±50	18±3,8
<i>C. tangutica</i> (Москва)	318±81	31±7,9	268±41	12±3	294±40	14±9,4	294±17	12±1,8
<i>C. tangutica</i> (Памир)	375±90	24±8,3	352±86	9±2	343±45	16±1	—	—

Таблица 2. Количественные характеристики элементов ксилемы многолетних стеблей *C. orientalis* и *C. tangutica* (мкм)

Название вида и образца	Длина члеников сосудов	Диаметр члеников сосудов	Длина сосудистых трахеид	Диаметр сосудистых трахеид	Длина волокнистых трахеид	Диаметр волокнистых трахеид	Длина волокон	Диаметр волокон
<i>C. orientalis</i>	214±30	72±56	247±35	22±3,8	302±52	21±3,3	447±58	11±3,2
<i>C. tangutica</i> (Москва)	200±54	115±31	246,7±77	33,3±10,4	283,3±80	16,6±3	450±120	18±3
<i>C. tangutica</i> (Памир)	172±58	36±16	198±37	13±2,4	179±24	15±2	200±33	11±3,8

Однолетние стебли у изученных видов слаборебристые, с 12 первичными пучками, разделёнными узкими (2–3-рядными у московского экземпляра *C. tangutica*) сердцевинными лучами, одревесневающими только на уровне первичной ксилемы (рис. 4, А).

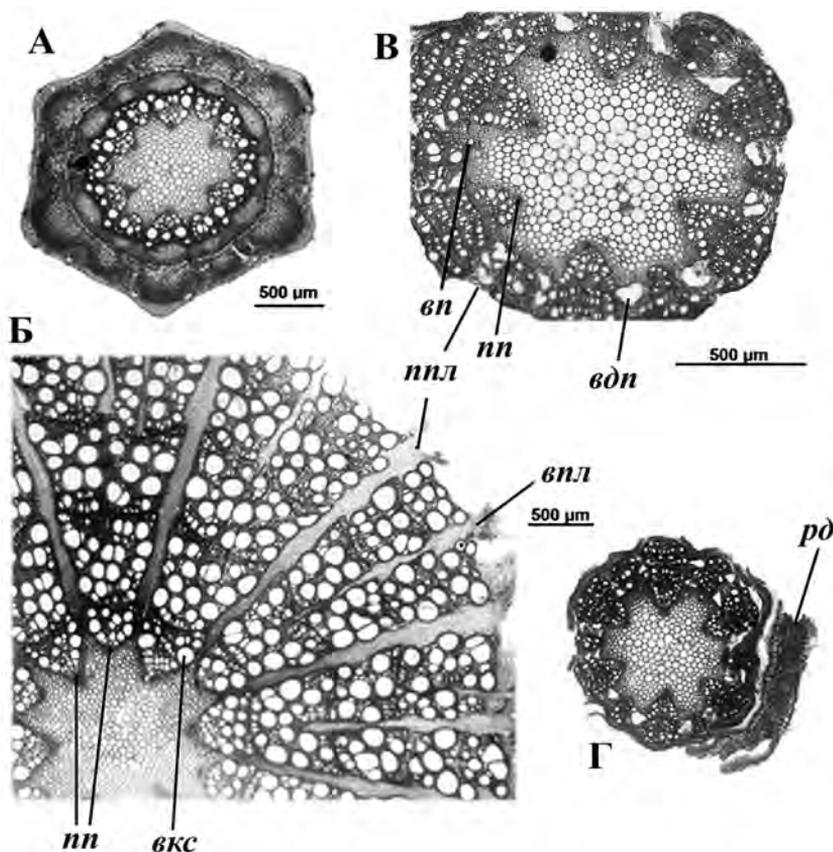


Рис. 4. Анатомическое строение стебля низкорослого (А, Б) и высокорослого (В, Г) образцов *C. tangutica*.

А – однолетний побег; Б–Г – многолетний побег.

Условные обозначения: *вдп* – воздухоносная полость; *вкс* – вторичная ксилема; *вп* – вторичный пучок; *впл* – вторичный паренхимный луч; *пп* – первичный пучок; *ппл* – первичный паренхимный луч; *рд* – ритидом

В многолетних стеблях (рис. 4, Б) вторичная ксилема кольцесосудистая, состоит из сосудов, сосудистых трахеид, волокнистых трахеид и волокон. Годичный прирост ксилемы небольшой, насчитывает до 7 клеток (в отличие от 20 клеток у *C. orientalis*). Клетки лучевой паренхимы разрастаются в радиальном направлении, приобретая прямоугольные очертания. Под механическим кольцом, состоящим из протофлоэмных волокон и одревесневшей паренхимы,

закладывается феллоген и формируется перидерма, состоящая из 1 слоя феллодермы, слоя феллогена и 2 слоёв феллемы (в отличие от 5-слойной феллемы у *C. orientalis*). Последующие перидермы закладываются в более глубоких слоях флоэмы, отсекая непроводящую часть вторичной коры. Многочисленные перидермы (до 10 слоёв), чередующиеся с отмершей флоёмой, образуют толстую корку, со временем растрескивающуюся (рис. 4, Г).

В многолетнем стебле, так же, как и в однолетнем, членики сосудов с простыми перфорационными пластинками на горизонтальных или наклонных стенках и так же, как и сосудистые трахеиды, с третичными спиральными утолщениями на боковых стенках, но большего диаметра. Широкопросветные сосуды часто контактирующие. Волокнистые трахеиды и волокна с простыми порами. Волокна со слоистыми стенками, нередко септированные, часто выполняют функцию запасаания, замещая тяжи древесинной паренхимы. В ксилеме образуются вторичные 3–5-рядные неодревесневающие лубодревесинные лучи (утолщение *Tilia*-типа, Esau, 1953; Strasburger et al., 1962) (рис. 4, Б).

У высокогорного экземпляра *C. tangutica* однолетние стебли очень тонкие, в них формируются только шесть прокамбиальных тяжей и, соответственно, шесть первичных пучков, разделённых широкими 10–15-рядными первичными лучами из одревесневшей паренхимы. Первичные лучи в связи с образованием дополнительных вторичных пучков расщепляются на более узкие сегменты (5–9 рядов). Годичный прирост вторичной ксилемы, хотя и состоит из 6–7 слоёв, очень тонкий. Он сложен члениками сосудов и трахеидами значительно меньшего диаметра, чем у низкогорных образцов. Первая перидерма возникает под протофлоэмными волокнами, состоит из 1 слоя феллодермы, феллогена и 2 слоёв феллемы.

Многолетние стебли высокогорных образцов *C. tangutica* (рис. 4, В), так же, как и низкогорных, характеризуются слабым приростом вторичных проводящих элементов (7–9 слоёв). Все элементы ксилемы характеризуются меньшим, чем у низкогорных образцов, диаметром. Из-за малого диаметра сосудистых элементов годичный прирост также очень тонкий. Стенки узкопросветных сосудов и сосудистых трахеид с третичными спиральными утолщениями. Наряду с члениками сосудов и сосудистыми трахеидами, значительно более короткими, чем аналогичные элементы однолетнего стебля (табл. 1, 2), ксилему многолетнего стебля составляют волокнистые трахеиды. Волокна у высокогорных образцов не были обнаружены. Многолетние стебли высокогорного экземпляра сохраняют пучковое строение. Паренхима 8–10-рядных лучей не одревесневает. Клетки межпучкового камбия делятся редко. Клетка, расположенная в медианной плоскости, делится только 2 раза, отчленяя по одной клетке в сторону ксилемы и в сторону флоэмы. Клетки, расположенные ближе к пучкам, делятся чаще, образуя ежегодно до 3–4 слоёв паренхимных клеток. При этом сами клетки сохраняют округлые очертания и не растягиваются в радиальном направлении. Всё это не компенсирует еже-

годный прирост ксилемы, в связи с чем в лучах образуются крупные воздухоносные полости (утолщение по способу модифицированного *Aristolochia*-типа, Strasburger et al., 1962; Chubatova, Timonin, 2015). Вторичные лучи не образуются (рис. 4, В). Кorkа включает до 5 перидерм и отмершие слои вторичной флоэмы.

Обсуждение результатов и выводы

С подъёмом в горы вегетативные побеги заметно укорачиваются, теряют лианоидные черты, стелются по субстрату, зона образования пролептических генеративных побегов постепенно смещается в базальную часть. С высотой длина генеративных побегов увеличивается, но главным образом, за счёт цветоножки. С приближением к верхней границе ареала усиливается диморфизм побегов. Растяжение периода образования генеративных побегов на два вегетационных сезона способствует вызреванию семян в условиях короткого вегетационного сезона.

Высокая степень палисадности мезофилла листа у высокогорных образцов свидетельствует о высоком уровне инсоляции, а также большой доле ультрафиолета в спектральном составе солнечного света.

Обитание *C. tangutica* на таких больших высотах с резкими сменами погодных условий неизменно вызывает стрессовые реакции, проявляющиеся в снижении функциональной активности. Активность клеток, как и у других альпийцев, снижается в результате переключения энергетических ресурсов на преодоление неблагоприятных факторов. Очень характерны торможение синтеза гормонов роста и усиление образования ингибиторов, вызывающие замедление роста растений через снижение скорости деления и роста клеток (Полевой, 1986). При стрессе у растений также заметно подавляются энергетические и синтетические процессы (Полевой, 2001). Все эти изменения развиваются как каскадные процессы, позволяя мобилизовать резервы для быстрого общего ответа на действие холода.

Явным морфологическим проявлением действия холода на растения считают нанизм. У *C. tangutica* это проявляется в укорочении побегов, мелколистности, снижении интенсивности вторичного утолщения (смена характера утолщения *Tilia*-типа на модифицированный *Aristolochia*-тип). В образовании карликовых форм заметную роль играют бедность почв в результате подавления холодом микрофлоры, а также торможение фотосинтеза низкими температурами. Вместе с тем, независимо от причины формирования карликовость даёт растениям некоторое преимущество в условиях низкой температуры. Они находятся в припочвенном слое, наиболее прогреваемом летом, а зимой защищённом снегом и получающем небольшой приток тепла из почвы. Часто они приобретают форму подушек, образующихся в результате интенсивного ветвления и замедленного роста побегов.

В невысоких дозах повторяющиеся стрессы способствуют закаливанию растения. Низкие температуры вызывают кристаллизацию воды в тканях, а при длительном действии мороза кристаллы, вырастая до значительных размеров, могут сжимать клетки и повреждать плазмалемму. Процесс образования льда зависит от влагоёмкости тканей и скорости понижения температуры. Если вымерзание идёт медленно, то вода успевает выйти из клеток в межклетники, и тогда лёд образуется вне клеток, и при оттаивании клетки остаются живыми. Малый диаметр проводящих элементов, заметно снижающий влагоёмкость стебля, а также наличие крупных межклетников в первичных лучах стебля *C. tangutica* повышают морозоустойчивость вида.

В условиях высокогорий, где интенсивность всех процессов очень низка, а период вегетации непродолжителен, замедленная дифференциация камбия и его производных приводит к тому, что ксилему однолетнего стебля составляют преимущественно первичные элементы, о чём свидетельствуют высокие значения средней длины и малый диаметр члеников сосудов, малое число волокнистых трахеид и полное отсутствие волокон. В многолетних стеблях ширина годичных колец остаётся небольшой, а состав вторичной ксилемы обогащается волокнами. При этом небольшая длина всех элементов свидетельствует о сравнительно высоком уровне специализации ксилемы, что соответствует экстремальным условиям высокогорных местообитаний.

В заключение следует отметить, что стратегия адаптации *C. tangutica* к условиям высокогорья весьма схожа со стратегией княжика *Atragene speciosa* Weinm. (Чубатова, 2015; Chubatova, Churikova, 2016). Основной адаптационной стратегией в данном случае выступает ретардация.

Работа выполнена по теме Государственного задания Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова № АААА-А16-116021660045-2.

Список литературы

Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во Моск. ун-та. 311 с.

Голубев В.Н., Бескаравайная М.А. 1980. Особенности эволюции жизненных форм клематиса в связи с интродукцией и селекцией // Тр. Никитского бот. сада. Т. 82. С. 96–115.

Голубев В.Н. 1982. К биоморфологии и филогении рода *Clematis* L. // Ред. В.Н. Тихомиров. Филогения высших растений: Материалы VI Московского совещания по филогении растений, посвящённого 100-летию со дня рождения профессора Московского университета Константина Игнатьевича Мейера. Декабрь 1981 г. М.: Наука. С. 38–41.

Каплан Б.Г. 1970. Экспресс-расчёт основных математико-статистических показателей. Баку: Маариф. 447 с.

- Крашенинников И.М.* 1937. Род *Clematis* L. // Ред. Б.К. Шишкин. Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 7. С. 310–323.
- Полевой В.В.* 1986. Роль ауксина в системах регуляции у растений. Л.: Наука. 80 с.
- Полевой В.В.* 2001. Физиология целостности растительного организма // Физиол. раст. Т. 48. № 4. С. 631–643.
- Прозина М.Н.* 1960. Ботаническая микротехника. М.: Высш. школа. 206 с.
- Стешенко А.П.* 1965. Основные морфолого-биологические особенности растений высокогорий Памира // Ред. В.Н. Сукачев. Проблемы ботаники. М.; Л.: Наука. Т. 7. Вопросы биологии и физиологии растений в условиях высокогорий. С. 42–60.
- Стешенко А.П.* 1977. Морфолого-биологические особенности кустарников высокогорий Памира // Ред. З.В. Карамышева. Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука. С. 173–185.
- Усманов А.У., Костелова Г.С.* 1974. Деревья и кустарники Средней Азии, интродуцированные Ботаническим садом АН УзССР. Ташкент: Фан. 152 с.
- Чубатова Н.В.* 1991. Модусы структурных изменений в эволюции рода *Clematis* L. s. l. (Ranunculaceae) // Ред. В.Н. Тихомиров. Филогения и таксономия растений. (Материалы VIII Московского совещания по филогении растений). М.: Наука. С. 130–132.
- Чубатова Н.В.* 2015. Сокращение периода активности камбия в стебле княжиков (*Clematis* sect. *Atragene*) как проявление стратегии адаптации растения в условиях короткого вегетационного сезона // Ред. А.К. Тимонин. 50 лет без К.И. Мейера: XIII Московское совещание по филогении растений: Материалы международной конференции (2–6 февраля 2015 г., Москва). М.: МАКС Пресс. С. 333–338.
- Шипчинский Н.В.* 1954. Сем. лютиковые – Ranunculaceae Juss. // Ред. С.Н. Соколов. Деревья и кустарники СССР: дикорастущие, культивируемые и перспективные для интродукции. М.; Л.: Изд-во АН СССР. Т. 3. Покрытосеменные. Семейства Трохидендроновые – Розоцветные. С. 19–43.
- Chubatova N.V., Churikova O.A.* 2016. Comparative study on the ontomorphogenesis of some *Clematis* and *Atragene* species (Ranunculaceae) based on the evo-devo concept // Wulfenia. Vol. 23. P. 162–174.
- Chubatova N.V., Timonin A.C.* 2015. Secondary thickening of stem in species of *Atragene* L. (= *Clematis* sect. *Atragene*, Ranunculaceae) // Wulfenia. Vol. 22. P. 201–207.
- Esau K.* 1953. Plant anatomy. New York: John Wiley & Sons. XII + 735 p.
- Greguss P.* 1959. Holzanatomie der europäischen Laubbölzer und Sträucher. Budapest: Akad. Kiado. 330 S.
- Grey-Wilson C.* 1989. *Clematis orientalis* (Ranunculaceae) and its allies // Kew Bull. Vol. 44. No 1. P. 33–60.
- Strasburger E.* 1962. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen / E. Strasburger, F. Noll, H. Schenck, A.F.W. Schimper. 28. Aufl. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. XIV + 732 S.
- Metcalfe C.R., Chalk L.* 1950. Anatomy of the dicotyledons: Leaves, stem, and wood in relation to taxonomy with notes on economic uses. Oxford: Clarendon Press. Vol. 1. LXIV + 724 p.
- Rehder A.* 1940. Manual of cultivated trees and shrubs Hardy in North America exclusive of the subtropical and warmer temperate regions. 2nd ed. New York: Macmillan Co. XXX + 996 p.

Sieber M., Kucera L.J. 1980. On the stem anatomy of *Clematis vitalba* L. // JAWA Bull. Vol. 1. No 1–2. P. 49–54.

Smith E.P. 1927. The anatomy and propagation of *Clematis* // Trans. Bot. Soc. Edinburgh. Vol. 29. No 1–4. P. 17–26.

Smith E.P. 1928. A comparative study of the stem structure of the genus *Clematis*, with special reference to anatomical changes induced by vegetative propagation // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 55. No 3. P. 643–664.

Tamura M. 1956. Notes on *Clematis* of Eastern Asia. III // Acta Phytotax. Geobot. Vol. 16. No 3. P. 79–83.

ВТОРИЧНОЕ УТОЛЩЕНИЕ СТЕБЛЯ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА ЛОМОНОС (*CLEMATIS* S. L. – RANUNCULACEAE)

Н.В. Чубатова

Chubatova N.V. SECONDARY THICKENING OF STEM IN SPECIES OF *CLEMATIS* L. S. L. (RANUNCULACEAE)

Four types of the stem secondary thickening were revealed in *Clematis* species, the two being in 2 modifications: Ricinus-type, Tilia-type, Helianthus-type, modified Helianthus-type, Aristolochia-type, modified Aristolochia-type. Lignification of rays, formation of secondary rays and additional vascular bundles determine Ricinus-type of thickening, which is characteristic of erect shrubs. This type of thickening is also found in the perennial bases of shoots (= residia) of herbaceous species. Acropetal phylogenetic reduction of the secondary growing of the annual herbaceous stems and appearance of the Aristolochia-type thickening were evidenced by the comparative analysis of stem anatomy at different levels. Furthermore, the annual stems of investigated herbaceous species retain the ability to form the periderm thus indicating origin of the herbaceous species of *Clematis* L. from the arborescent ones.

Keywords: Ranunculaceae, *Clematis*, secondary thickening, medullary rays, secondary rays, fascicular and interfascicular cambium, phellogen, phellogen, phellogen, phellogen, rhytidome.

Согласно различным авторам (Scharfetter, 1953; Willis, 1973), род *Clematis* s. l. включает от 230 до 400 видов. Это – один из немногих родов семейства Ranunculaceae Juss., в котором встречается не только травянистый, но и древесный тип побегов. Спектр жизненных форм в роде довольно велик и включает вечнозелёные, полувечнозелёные и листопадные деревянистые и травянистые лианы, прямостоячие и стелющиеся кустарники, полукустарники и многолетние травы (Голубев, 1980, 1982; Чубатова, 1991).

Род характеризуется тропическим происхождением, центр разнообразия находится также в тропиках. Распространение ломоносов в субтропические и умеренные регионы было связано с выработкой своеобразных стратегий и адаптаций к различным неблагоприятным условиям. Среди модусов адаптивной эволюции выступают акселерация, приведшая к появлению травянистых видов, и ретардация, позволившая представителям секции *Atragene*, сохранившим жизненную форму кустарника, приспособиться к суровым условиям умеренно-холодных стран и высокогорий. Адаптивные изменения проявляются как на морфологическом, так и на анатомическом уровнях.

Среди наиболее ярких особенностей микроструктуры стебля ломоносов C.R. Metcalf & L. Chalk (1950) отмечают пучковый характер стелы, широкие (до 12 клеток) сердцевинные лучи, отсутствие межпучкового камбия у одних

видов и образование межпучковым камбием дополнительных пучков – у других, образование кольца механических тканей на периферии центрального цилиндра. E.P. Smith (1924–27, 1928), изучивший анатомию стебля у 138 видов ломоноса, с одной стороны, показал однотипность стеблевой структуры, с другой – большое разнообразие в числе проводящих пучков (от 6 до 24), среди которых, как он считал, отсутствуют собственно «стеблевые» пучки. Анатомическая структура стеблей ломоносов и способы их вторичного утолщения чрезвычайно разнообразны, что вызывает определённый интерес не только с описательной точки зрения, но и с филогенетической.

Вторичное утолщение стеблей двудольных осуществляется благодаря деятельности пучкового и межпучкового камбия и частично – феллогена. Межпучковый камбий функционирует по-разному. Способы заложения и деятельности пучкового и межпучкового камбия могут быть сведены к пяти типам (Strasburger, 1962; Kausmann, 1963; Тимонин, 2007). В первом случае (Saronaria-тип) пучковый камбий возникает в виде кольца между первичной ксилемой и первичной флоэмой и откладывает сплошные кольца вторичной ксилемы и флоэмы. Во втором случае (Tilia-тип) первичные проводящие ткани в междоузлиях слагают почти непрерывный проводящий цилиндр (т.е. межпучковые зоны и, соответственно, первичные лучи – очень узкие); вторичные проводящие ткани откладываются таким же образом, как в случае Saronaria-типа. В третьем случае (Helianthus-тип) в ходе дифференциации клеток прокамбия в элементы первичных проводящих тканей образуется система пучков, разделённых первичными сердцевинными лучами. Пучковый камбий образует вторичный прирост ксилемы и флоэмы, межпучковый камбий, кроме паренхимы лучей, образует дополнительные вторичные пучки (Strasburger, 1962; Kausmann, 1963; Тимонин, 2007). У растений 4-й группы (Ricinus-тип) эти лучи на уровне ксилемы склерифицируются, и тогда ксилема первичных и вторичных пучков объединяется в непрерывный цилиндр. В пятом случае (Aristolochia-тип) первичные проводящие ткани образуют кольцо пучков, разделённых широкими лучами, вторичные проводящие ткани возникают только в пределах этих пучков, межпучковый камбий производит только лучевую паренхиму, в связи с чем пучковый характер стелы сохраняется. Небольшие отклонения количественного характера наблюдаются в связи с филогенетической редукцией вторичной активности. У некоторых травянистых двудольных, обладающих способностью к вторичному росту, межпучковый камбий может формировать на ксилемной стороне только склерифицированную паренхиму, или же вторичный рост может быть настолько незначителен, что оказывается приуроченным лишь к проводящим пучкам (Esau, 1953).

В пучковом камбии стебля могут дифференцироваться лучевые инициали, образующие вторичные лучи, которые могут оставаться паренхимными, или же оболочки их клеток лигнифицируются.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили однолетние и многолетние стебли кустарниковых, полукустарниковых и травянистых видов *Clematis* s.l. Среди изученных ломоносов 6 видов имеют жизненную форму кустарника с лианоидными побегами (*C. brevicaudata* DC., *C. glauca* Willd., *C. ochotensis* (Pall.) Poir., *C. orientalis* L., *C. serratifolia* Rehder, *C. tangutica* (Maxim.) Korsh., *C. vitalba* L.), 2 вида (*C. aspleniifolia* Schrenk ex Fisch. et C.A. Mey., *C. songarica* Bunge) – с прямостоячими побегами, 3 вида имеют жизненную форму полукустарника или травянистого многолетника с лианоидными побегами (*C. flammula* L., *C. fusca* Turcz., *C. viticella* L.), 1 вид – с прямостоячими побегами (*C. integrifolia* L.) и 4 травянистых многолетника – с лианоидными (*C. manschurica* Rupr.) и прямостоячими (*C. hexapetala* Pall., *C. pseudoflammula* Schmalh. ex Lipsky, *C. recta* L.) побегами.

Побеги большинства видов были собраны в природных популяциях: однолетние и многолетние побеги *C. brevicaudata* и *C. serratifolia* – на опушке смешанного леса у пос. Анисимовка Шкотовского района Приморского края (1990); *C. vitalba* – в горном широколиственном лесу на территории Никитского ботанического сада (Ялта – Крым, 1977) и в дубовом лесу близ пос. Лазаревское (Сев. Кавказ, 1976); *C. ochotensis* – на берегу ручья в 3 км юго-западнее поселка Бучиха Хабаровского края (1980); *C. songarica*, *C. orientalis* and *C. glauca* – на южном побережье оз. Иссыккуль близ пос. Дархан Джетыюгузского района (Иссыккульская область, 1987). Побеги полукустарниковых видов *C. flammula* и *C. viticella* были собраны в естественных местообитаниях и взяты от интродуцированных растений: в Ташкентском ботаническом саду (1986) и на интродукционном участке в заказнике на горе Витоша (НРБ, 1981). Однолетние побеги и корневища травянистых видов *C. manschurica* и *C. fusca* были собраны на склоне сопки близ ст. Кузнецово Партизанского района (Приморский край, 1980), *C. hexapetala* – на склоне сопки близ пос. Чернятино (Приморский край, 1975), *C. integrifolia* и *C. pseudoflammula* – в зарослях кустарников на северо-восточном склоне горы Машук (г. Пятигорск, 1978), *C. recta* – на опушке соснового леса в Приокско-Террасном заповеднике (Московская область, 1982).

Однолетние и многолетние стебли фиксировали в 70% этиловом спирте. Поперечные срезы были выполнены в разных участках стеблей: в основании, в средней и верхней части, вручную или с использованием ручного микротомы. Срезы после обработки флороглюцином и соляной кислотой заключали в глицерин, согласно процедуре приготовления временных препаратов, описанной в «Справочнике по ботанической микротехнике» (Барыкина и др., 2004). Срезы исследовали под световым микроскопом AxioPlan-2 Imaging при разных увеличениях. Микрофотографии получены с помощью фотокамеры AxioCam MRc, встроенной в микроскоп, и обработаны в программе Adobe Photoshop.

Результаты

Однолетние стебли изученных ломоносов более или менее ребристые. В рёбрах под эпидермисом располагаются тяжи колленхимы (у *C. recta* – сплошной слой), в ложбинках – субэпидермальная паренхима. Стела включает от 6 до 50 крупных и мелких пучков, разделённых широкими (до 12 рядов) сердцевинными лучами. Периферическая часть центрального цилиндра представляет собой механическое кольцо, состоящее из протофлоэмных волокон и лучевой паренхимы, в разной степени лигнифицированной. Паренхима перимедуллярной зоны и сердцевинных лучей также может одревесневать. В зависимости от расположения мелких пучков камбий на поперечных срезах стебля имеет различные очертания. У некоторых ломоносов мелкие пучки смещены к центру так, что протоксилема всех пучков располагается на одном уровне. В этом случае линия камбия имеет лопастную форму. У большинства исследованных видов мелкие пучки смещены к периферии, так что камбий имеет очертания окружности или несколько волнистой линии.

В связи с этим могут возникать определённые трудности при установлении происхождения мелких пучков: первичные пучки имеют протофлоэмные волокна и элементы метаксилемы. Пучки, лишённые протофлоэмных волокон, могут быть как первичными, если они содержат метафлоэму, так и вторичными, состоящими только из вторичной ксилемы и флоэмы. Во вторичной флоэме у большинства исследованных ломоносов образуется дуга (*C. vitalba*, *C. serratifolia*, *C. recta*, *C. manschurica*, *C. viticella*) или по два симметрично расположенных тяжа (*C. flammula*, *C. brevicaudata*, *C. fusca*) вторичных лубяных волокон. У некоторых ломоносов (*C. orientalis*, *C. glauca*, *C. tangutica*, *C. songorica*, *C. aspleniifolia*, *C. pseudoflammula*, *C. hexapetala*, *C. integrifolia*) в однолетних стеблях вторичных лубяных волокон нет, они появляются в последующие годы.

Учитывая тот факт, что у близкородственных видов анатомическая структура должна быть более или менее сходной, мы группировали ломоносы по секциям и подсекциям. Наиболее удобной в данном случае являются системы М. Tamura (1956, 1987).

Секция *Atragene* (княжики) включает несколько видов, имеющих во взрослом состоянии форму кустарника с лианоидными побегами, на которых через год формируются пазушные укороченные генеративные побеги с одиночными цветками.

В однолетних стеблях у видов этой секции закладывается шесть прокамбиальных тяжей, дифференцирующихся в шесть проводящих пучков, разделённых широкими сердцевинными лучами (*Aristolochia*-тип утолщения) (рис. 1, А). Небольшие отклонения наблюдаются в связи с филогенетической редукцией вторичной активности. Пучковый камбий ежегодно откладывает 18–20 слоёв ксилемы, межпучковый камбий – 10–12 слоёв лучевой паренхимы. Паренхимные клетки луча не способны растягиваться в радиальном на-

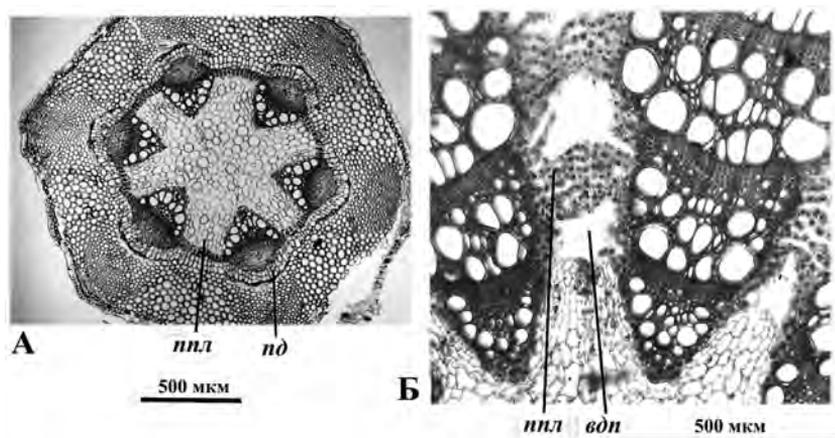


Рис. 1. *Atragene ochotensis*, поперечные срезы стеблей.

А – однолетний стебель; Б – многолетний стебель.

Условные обозначения: *вдп* – воздухоносная полость;

нд – перидерма; *нпл* – первичный паренхимный луч

правлении, сохраняют округлые очертания, в связи с чем между годичными приростами и слоями клеток образуются крупные воздухоносные полости. Межпучковый камбий продуцирует лучевую паренхиму, главным образом, внутрь. Наружу он откладывает единственный слой паренхимных клеток, тангенциальные деления которых приводят к вычленению феллодермы и феллогена, продуцирующего двухслойную пробку (Чубатова, 2015; Chubatova, Timonin, 1915), так что первичные лучи не имеют продолжения во флоэмной части. Таким образом, характер утолщения у княжиков представляет несколько модифицированный *Aristolochia*-тип (рис. 1, Б).

Секция *Clematis* включает, в числе других, подсекцию *Vitalbae* Prantl, в состав которой входят *C. vitalba* и *C. brevicaudata*. Оба вида во взрослом генеративном состоянии имеют жизненную форму кустарника с лианоидными (до 15 м высотой) полурозеточными побегами, несущими пазушные соцветия.

В однолетних стеблях *C. vitalba* и *C. brevicaudata* первичные сердцевинные лучи сравнительно узкие (7–10-рядные). Межпучковый камбий активно откладывает паренхиму как внутрь, так и наружу. Увеличение периметра стебля с возрастом осуществляется посредством антиклинального деления клеток камбия и дилатации сердцевинных лучей на уровне флоэмы. Пучковый камбий, кроме проводящих элементов ксилемы и флоэмы, формирует узкие паренхимные вторичные лучи (утолщение *Tilia*-типа). Феллоген закладывается под кольцом механической ткани. Перидерма у *C. vitalba* включает 2–3 слоя феллемы, феллоген и 4–5 слоёв феллодермы, у *C. brevicaudata* – 3–5 слоёв феллемы, феллоген и 1 слой феллодермы. Последующие перидермы отсекают участки вторичной флоэмы, включающие дуги лубяных волокон. Ежегодно нарастающая кольцевая корка включает до 5 перидерм, слой отмерших тканей

вторичной флоэмы и лучевой паренхимы. Кора в течение первых двух-трёх лет сохраняет целостность, а затем растрескивается.

Секция *Meclatis* представлена 4 видами, относящимися к двум подсекциям: *C. serratifolia*, *C. orientalis* L., *C. glauca* – к подсекции *Orientalis* Prantl, и *C. tangutica* – к подсекции *Tanguticae* Schneider (ему посвящена особая статья в этом сборнике).

Все три вида подсекции *Orientalis* в генеративном состоянии имеют жизненную форму кустарника с лианоидными побегами, несущими пазушные метельчатые соцветия из жёлтых цветков. Многолетние стебли наиболее толстые у *C. serratifolia*, тонкие – у *C. glauca*.

Однолетние стебли всех трёх видов включают 6 крупных и 6 мелких пучков, разделённых 5–9-рядными паренхимными лучами, одревесневающими только на уровне первичной ксилемы (рис. 2, А).

В многолетних стеблях *C. serratifolia* и *C. orientalis* древесина кольце-сосудистая с узкими 5–9-рядными первичными и 1–2-рядными вторичными паренхимными лучами. Годовой прирост ксилемы у всех видов – 20–25 слоёв, первичного луча – 15–20 слоёв клеток. При этом клетки луча постепенно удлиняются в радиальном направлении, что компенсирует разрастание прироста ксилемы (утолщение Тilia-типа). Первичные и вторичные лучи на уровне флоэмы расширяются, но из-за ежегодного формирования слоя перидермы, расширение лучей почти незаметно. Увеличение периметра стебля происходит благодаря антиклинальному делению клеток камбия и феллогена. У *C. glauca* вторичные лучи не образуются. Перидерма, кроме феллогена, включает 1 слой феллодермы и 3–4 (у *C. serratifolia* и *C. orientalis*) или 2 (у *C. glauca*) слоя феллемы. В многолетних стеблях образуется кольцевая кора из чередующихся слоёв перидерм и отмерших слоёв флоэмы (рис. 2, Б).

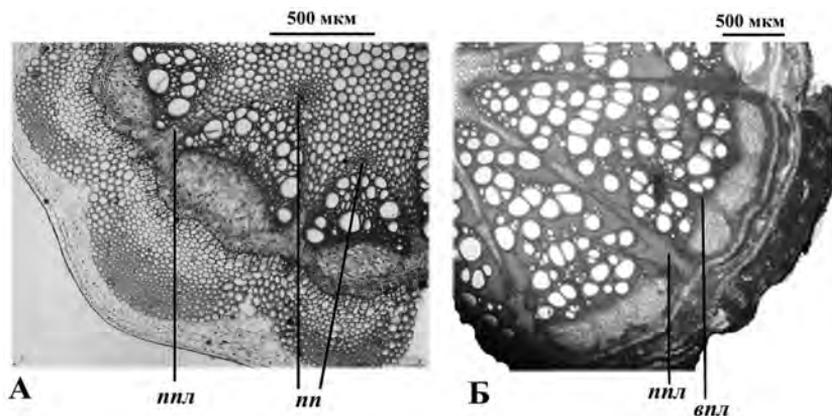


Рис. 2. *Clematis orientalis*, поперечные срезы стеблей.

А – однолетний стебель; Б – многолетний стебель.

Условные обозначения: *впл* – вторичный паренхимный луч; *nn* – первичный пучок; *npl* – первичный паренхимный луч

К секции *Fruticella* (подсекция *Fruticosae* Tamura) относят *C. aspleniifolia* и *C. songarica*. Их генеративные особи имеют биоморфу кустарника с прямыми побегами, несущими щитковидные соцветия.

Однолетние стебли *C. aspleniifolia* и *C. songarica* в поперечном сечении 6-угольные, включают 6 крупных и 6 мелких первичных пучков, разделённых широкими (до 12 рядов клеток у *C. songarica*) первичными сердцевинными лучами. Межпучковый камбий, как и пучковый, активно работает, производя элементы флоэмы, ксилемы и рано одревесневающей паренхимы. Клетки межпучкового камбия делятся антиклинальными перегородками, постепенно увеличивая ширину камбиальной дуги. Это приводит к дилатации лучевой паренхимы на уровне протофлоэмных волокон. Пучковый камбий, кроме проводящих элементов, образует 4–6-рядные вторичные лучи, быстро одревесневающие.

Под протофлоэмными волокнами закладывается феллоген, формирующий 4–5-слойную феллему и трёхслойную феллодерму, что, по-видимому, связано с обитанием в аридных условиях (рис. 3, А).

В многолетних стеблях проводящий цилиндр имеет почти сплошное строение (утолщение *Ricinus*-типа). Последующие слои феллогена закладываются в более глубоких слоях флоэмы. Перидермы, чередующиеся со слоями отмерших тканей флоэмы, формируют кольцевую корку (рис. 3, Б).

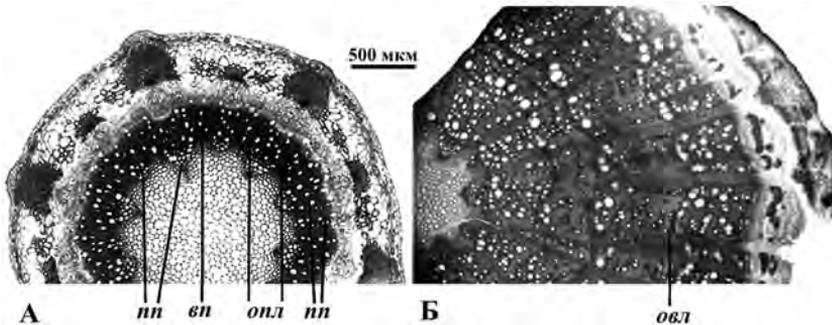


Рис. 3. *Clematis songarica*, поперечные срезы стеблей.

А – однолетний стебель; Б – многолетний стебель.

Условные обозначения: *vp* – вторичный пучок;

овл – одревесневшая паренхима вторичного луча;

опл – одревесневшая паренхима первичного луча; *pp* – первичный пучок

Clematis flammula, относящийся к секции *Flammula* DC., – полукустарник с листолазающими побегами, несущими дважды перистосложные листья и белые цветки.

Однолетние стебли в поперечном сечении многоугольные с 10–12 первичными проводящими пучками, разделёнными широкими сердцевинными лучами из паренхимы, одревесневающей только на уровне первичной ксилемы. Утолщение *Aristolochia*-типа.

В однолетнем стебле на большом протяжении побега под кольцом механической ткани закладывается феллоген, формирующий перидерму из 2–3-слойной феллемы и 1-слойной феллодермы.

В многолетнем стебле сохраняется пучковое строение. Однако благодаря работе межпучкового камбия в первичных лучах образуются дополнительные пучки (утолщение *Helianthus*-типа). Первичные лучи 12–24-рядные, в результате возникновения дополнительных пучков постепенно расщепляются на более узкие 8–11-рядные сегменты, сохраняющиеся вдоль средней линии паренхимными. Клетки лучевой паренхимы вытягиваются в радиальном направлении. Близ ксилемы пучков лучевая паренхима одревесневает. Ежегодно во вторичной коре закладываются новые слои феллогена, образующие перидермы, пополняющие корку.

Clematis viticella, относящийся к секции *Viticella* Link. (= *Tessen* Tamura), имеет жизненную форму полукустарника или травянистого многолетника с удлинёнными листолазающими побегами, несущими пазушные генеративные побеги с одиночными цветками.

В однолетних стеблях генеративных растений *C. viticella* центральный цилиндр имеет пучковое строение: 12 пучков разделены 8–12-рядными первичными лучами, одревесневающими только на уровне первичной ксилемы. В средней и базальной частях однолетнего стебля закладывается феллоген и формируется перидерма с 2 слоями феллемы и 3–4 слоями феллодермы (рис. 4).

В многолетнем стебле центральный цилиндр сохраняет пучковое строение. Первичные лучи состоят из округлых клеток с неодревесневающими стенками. Годовой прирост ксилемы – 10–12 слоёв клеток, лучевой паренхимы – 8 слоёв. В лучах из-за более слабой деятельности межпучкового камбия

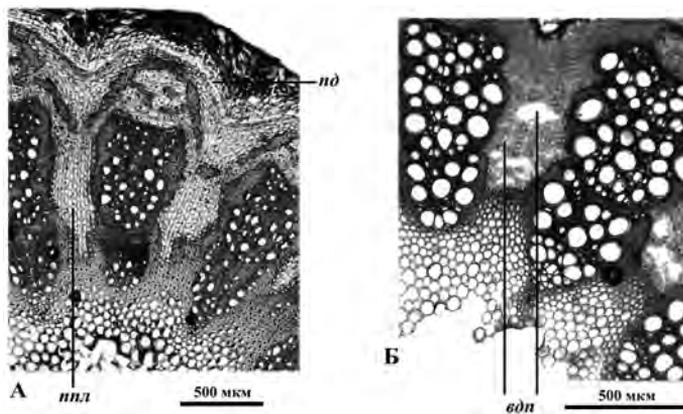


Рис. 4. *Clematis viticella*, поперечные срезы стеблей.

А – двулетний стебель; Б – трёхлетний стебель.

Условные обозначения: *вдп* – воздухоносная полость;

нд – перидерма; *нпл* – первичный паренхимный луч

и неспособности клеток растягиваться в радиальном направлении развиваются схизогенные воздухоносные полости. В пучках вторичные лучи не образуются. Таким образом, характер вторичного утолщения у *C. viticella* во многом напоминает вторичное утолщение в стеблях княжиков (модифицированный *Aristolochia*-тип утолщения) (рис. 4, А, Б).

В многолетнем стебле благодаря заложению феллогена во всё более глубоких слоях флоэмы формируется корка, состоящая из 3–4 перидерм и облитерированной флоэмы. Лучевая паренхима быстро отмирает.

Clematis fusca Turcz. (подсекция *Crispae* Prantl) и *C. integrifolia* (подсекция *Integrifoliae* Tamura) относят к секции *Viorna* (Reichb.) Prantl.

Clematis fusca – весьма полиморфный вид, имеющий жизненную форму травянистого многолетника или полукустарника с лианоидными листопадающими или лежащими побегами, несущими пазушные дихазальные соцветия.

Однолетние стебли генеративных растений включают 12 крупных и мелких первичных пучков, разделённых 10–13-рядными сердцевинными лучами из одревесневшей паренхимы. В лучах межпучковый камбий образует мелкие вторичные пучки, разделяющие первичные лучи на более узкие (6–7-рядные) сегменты из паренхимных клеток (*Helianthus*-тип утолщения). На большем протяжении однолетних побегов под периферическим кольцом механических тканей закладывается феллоген, образующий 2–5 слоёв феллемы и 2–5 слоёв феллодермы (рис. 5, А).

Базальные участки однолетних побегов (резиды) образуют многолетнее корневище. Структура одно-двулетнего резиды в пределах побега возобновления плавно трансформируется в структуру надземного стебля. В одно-

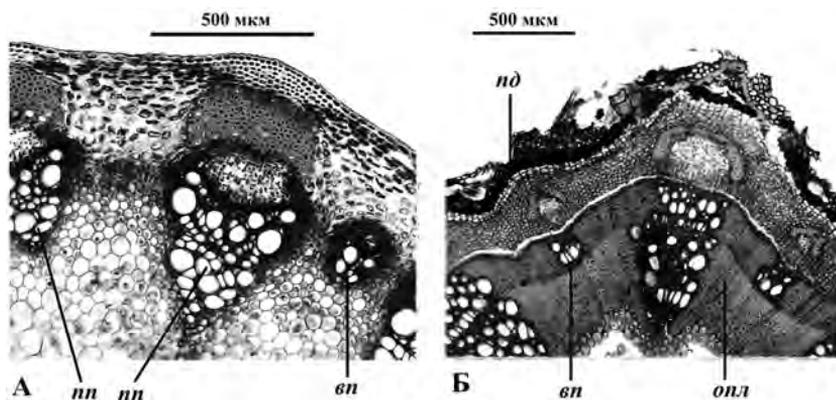


Рис. 5. *Clematis fusca*, поперечные срезы стеблей.

А – однолетний стебель; Б – двулетний резид.

Условные обозначения: *vp* – вторичный пучок;

opl – одревесневшая паренхима первичного луча;

pd – перидерма; *pp* – первичный пучок

двулетних резидях также наблюдается пучковое строение, в лучах возникают дополнительные пучки. Существенным отличием резиды от надземной части является мощная склерификация лучевой паренхимы на уровне ксилемы (усложнённый *Helianthus*-тип утолщения) (рис. 5, Б).

В последующих приростах корневища паренхимные клетки лучей остаются округлыми, не растягиваются в радиальном направлении, из-за чего образуется много схизогенных воздухоносных полостей. В пучках иногда формируются широкие паренхимные лучи, благодаря которым сектора проводящих тканей расщепляются на более узкие сегменты. Высокая степень паренхиматизации многолетнего корневища вполне соответствует общей характеристике корневищ травянистых растений, в связи с чем сопоставление однолетнего побега и многолетнего корневища совершенно справедливо считают неправомерным. Ежегодно образующиеся слои пробки отсекают нефункционирующую часть флоэмы, включая её в состав корки. Периферические слои флоэмы, изолированные пробкой, вскоре отмирают и сбрасываются, так что корка обычно тонкая, включает не более 3 перидерм.

Clematis integrifolia (секция *Viorna* Tamura) – травянистый многолетник, а иногда полукустарник со слабыми прямостоячими или лежащими слабо ветвящимися побегами, несущими одиночные терминальные цветки.

Однолетние стебли с 6 крупными и 6 мелкими первичными пучками, разделёнными 9–12-рядными сердцевинными лучами, одревесневающими на уровне ксилемы и протофлоэмы (усложнённый *Aristolochia*-тип утолщения). Под механическим кольцом формируется перидерма, включающая 2–3 слоя феллемы и слой феллодермы.

В резидях 12 крупных первичных пучков объединены одревесневшей паренхимой лучей в единое кольцо. В лучах образуются дополнительные пучки, а в первичных пучках – вторичные лучи (*Ricinus*-тип утолщения). Перидерма включает 2–3-слойную пробку и слой феллодермы.

К секции *Flammula* DC. относят четыре травянистых многолетника: *C. manschurica* – с лианоидными побегами, несущими перистосложные листья и метельчатое соцветие из белых цветков; *C. recta*, *C. pseudoflammula* и *C. hexapetala* – с прямостоячими побегами, несущими щитковидные соцветия из белых цветков.

У генеративных растений *C. hexapetala* и *C. pseudoflammula* однолетние стебли включают до двадцати, у *C. manschurica* и *C. recta* – до 50 первичных пучков, разделённых 6–16-рядными (*C. manschurica*, *C. recta*, *C. pseudoflammula*) или 5–7-рядными (*C. hexapetala*) первичными лучами, одревесневающими как на уровне ксилемы (*C. recta*, *C. hexapetala*, *C. pseudoflammula*, *C. manschurica*), так и на уровне протофлоэмных волокон (*C. recta*, *C. pseudoflammula*) (усложнённый *Aristolochia*-тип утолщения). Изредка межпучковый камбий у *C. hexapetala*, *C. manschurica* и *C. recta* образует мелкие дополнительные пучки (усложнённый *Helianthus*-тип утолщения) (рис. 6, А; 7, А).

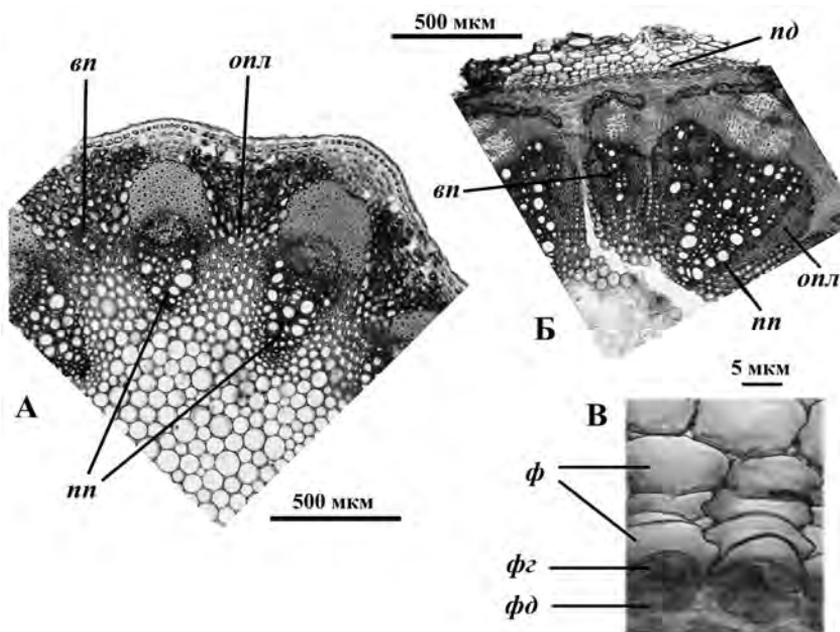


Рис. 6. *Clematis hexapetala*, поперечные срезы стеблей.

А – однолетний стебель, Б – двулетний резид; В – перидерма.

Условные обозначения: *вп* – вторичный пучок;

опл – одревесневшая паренхима первичного луча; *нд* – перидерма;

пп – первичный пучок; *ф* – феллема; *фг* – феллоген; *фд* – феллодерма

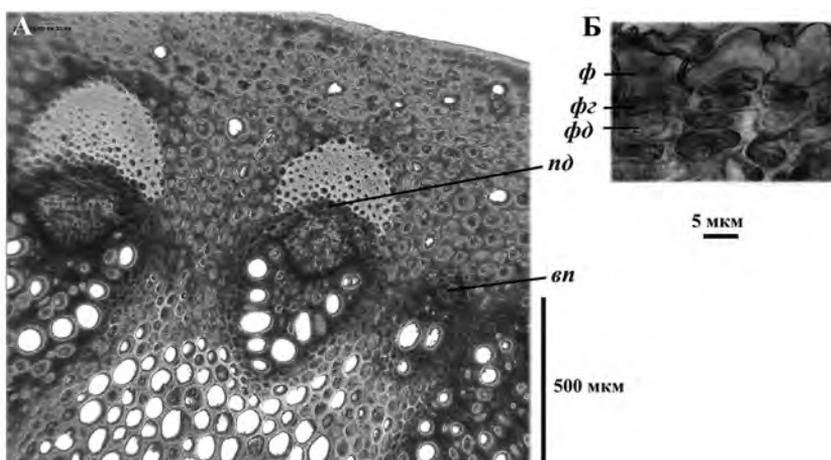


Рис. 7. *Clematis recta*, поперечные срезы стеблей.

А – однолетний стебель, Б – перидерма.

Условные обозначения: *вп* – вторичный пучок; *нд* – перидерма;

ф – феллема; *фг* – феллоген; *фд* – феллодерма

Резиды, составляющие корневища и представляющие собой базальные участки надземных побегов травянистых видов, имеют различное строение. Первичные лучи на уровне первичной ксилемы 12–17-рядные (*C. manschurica* и *C. pseudoflammula*), 18–22-рядные (*C. hexapetala*), 16–25-рядные (*C. recta*). В связи с образованием дополнительных мелких пучков лучи разделяются на более узкие сегменты (6–12 рядов – у *C. manschurica*, 7–8 – у *C. hexapetala*, 11–18 – у *C. recta*, 7–11 – у *C. pseudoflammula*). У *C. hexapetala* и *C. pseudoflammula* из-за лигнификации лучевой паренхимы вторичное утолщение усложнённого Helianthus-типа (рис. 6, Б), у *C. manschurica* и *C. recta* резиды сохраняют пучковое строение, лучи остаются паренхимными как на уровне вторичной ксилемы, так и на уровне флоэмы (утолщение Helianthus-типа) (рис. 7). У всех четырёх видов феллоген закладывается только в базальных частях однолетних побегов. Он образует 2–3-слойную феллему и 1-слойную феллодерму (рис. 6, В; 7, Б). У *C. recta*, *C. manschurica* и *C. hexapetala* в резидях феллоген закладывается ежегодно, но накопления перидерм и образования толстой корки в многолетнем корневище не происходит. У *C. pseudoflammula*, в отличие от остальных травянистых видов, ежегодно во флоэме и сердцевинных лучах закладывается феллоген, формируются новые слои перидермы, составляющие многолетнюю корку.

Обсуждение и выводы

1. Однолетние стебли дефинитивных особей всех изученных ломоносов имеют общее строение: центральную часть занимает воздухоносная полость или паренхимная сердцевина, со временем одревесневающая. Центральный цилиндр включает 12 и более расположенных в один круг, различающихся по размерам и происхождению проводящих пучков. Каждый пучок включает тяж склерифицированных протофлоэмных волокон. Периферические слои коры представлены колленхимой, выполняющей рёбра, и паренхимой, содержащей хлоропласты, между рёбрами. У ряда ломоносов (виды *Atragene*, *C. recta*) стенки паренхимных клеток, расположенных между протофлоэмными волокнами, склерифицируются. У других (*C. aspleniifolia* и *C. songarica*) в однолетних стеблях интенсивная работа межпучкового камбия вызывает дилатацию клеток лучевой паренхимы на уровне протофлоэмных волокон.

2. Дифференциация и распределение вторичных тканей по стеблю во многом зависят от характера роста побегов и продолжительности их жизни. У большинства ломоносов под колпачками протофлоэмных волокон и в сердцевинных лучах закладывается феллоген и формируется перидерма. Годичный слой пробки обычно тонкий, включает 2–3, а у *C. songarica* и *C. aspleniifolia*, обитающих в аридных областях, – 5–6 слоёв таблитчатых клеток с тонкими суберинизированными стенками. Зона заложения перидермы на годичном побеге у кустарниковых форм охватывает почти весь стебель, уменьшается у полу-

кустарниковых и некоторых травянистых (*C. viticella*, *C. fusca*, *C. integrifolia*) и ограничивается лишь базальной частью побега, которая становится боковой ветвью корневища, у типичных травянистых видов, таких как *C. recta* и *C. manschurica*. Сохранение способности к формированию перидермы в однолетних стеблях травянистых видов свидетельствует о вторичном характере травянистых форм в роде *Clematis* L. s. l.

3. Вторичное утолщение стебля, сопровождающееся увеличением его периметра, происходит в результате: 1) антиклинального деления клеток пучкового камбия, формирования в пределах первичных сердцевинных лучей дополнительных проводящих пучков и образования вторичных лучей (*C. songarica*, *C. asplenifolia*); 2) антиклинального деления клеток пучкового камбия и возникновения вторичных лубодревесинных лучей (*C. vitalba*, *C. brevicaudata*, *C. serratifolia*, *C. orientalis*, *C. pseudoflammula* и др.); 3) антиклинального деления клеток пучкового и межпучкового камбия и формирования дополнительных проводящих пучков (*C. hexapetala*, *C. manschurica*, *C. recta*); 4) антиклинального деления инициалей пучкового и межпучкового камбия, формирования вторичных пучков и вторичных лубодревесинных лучей (*C. fusca*, *C. flammula*, *C. integrifolia*); 5) равномерного расширения первичных сердцевинных лучей и секторов древесины исключительно путём антиклинального деления отдельных клеток межпучкового и пучкового камбия (княжики, *C. viticella*, *C. glauca* и др.), что является результатом редукции, связанной с обитанием в высокогорных областях. Отмеченное сходство способов вторичного утолщения у видов княжика и некоторых ломоносов не служит показателем их близкого родства, а является результатом конвергентной эволюции и адаптации к суровым условиям при распространении на север или высоко в горы.

4. Высокая степень лигнификации в базальных участках надземных побегов (резидях) травянистых ломоносов противоречит основной характеристике корневищ травянистых растений, в которых преобладает запасаящая паренхима (Раздорский, 1949). Так как усиление паренхиматизации начинается на третьем году, сопоставление структуры однолетних стеблей и резидов вполне закономерно.

5. Несмотря на травянистый характер надземного стебля, вторичное утолщение резидов осуществляется посредством антиклинальных делений инициалей пучкового и межпучкового камбия, возникновения вторичных лубодревесинных лучей и дополнительных пучков (*C. fusca*, *C. integrifolia*). Сопоставление структуры одно-двулетних резидов и однолетнего надземного стебля демонстрирует более или менее выраженную редукцию вторичной активности в акропетальном направлении. Иногда это проявляется в ослаблении лигнификации лучевой паренхимы – усложнённый *Helianthus*-тип утолщения сменяется *Helianthus*-типом (*C. fusca*), иногда в смене типа утолщения, например, утолщения *Helianthus*-типа на *Aristolochia*-тип (*C. manschurica*, *C. recta*),

утолщения усложнённого *Helianthus*-типа – на усложнённый *Aristolochia*-тип (*C. hexapetala*), *Ricinus*-тип – на усложнённый *Aristolochia*-тип (*C. integrifolia*).

6. Начиная с трёхлетнего возраста, в корневище происходит усиление паренхиматизации, что вполне соответствует общей характеристике корневищ травянистых растений. Вследствие этого сопоставление однолетних стеблей с корневищами действительно становится неправомерным.

7. Заложение феллогена и образование перидермы в основании побегов возобновления у травянистых ломоносов является атавизмом, проявлением генетической памяти о полудревесных предках и подтверждением производного характера травянистых форм.

Работа выполнена по теме Государственного задания Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова № АААА-А16-116021660045-2.

Список литературы

Барыкина Р.П., Веселова Т.Д., Девятков А.Г., Джалилова Х.Х., Ильина Г.М., Чубатова Н.В. 2004. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. М.: Изд-во Моск. ун-та. 311 с.

Голубев В.Н., Бескаравайная М.А. 1980. Особенности эволюции жизненных форм клематиса в связи с интродукцией и селекцией // Тр. Никитского бот. сада. Т. 82. С. 96–115.

Голубев В.Н. 1982. К биоморфологии и филогении рода *Clematis* L. // Ред. В.Н. Тихомиров. Филогения высших растений: Материалы VI Московского совещания по филогении растений, посвящённого 100-летию со дня рождения профессора Московского университета Константина Игнатьевича Мейера. Декабрь 1981 г. М.: Наука. С. 38–41.

Раздорский В.Ф. 1949. Анатомия растений. М.: Сов. наука. 524 с.

Тимонин А.К. 2007. Ботаника. Т. 3. Высшие растения. М.: Изд. центр «Академия». 352 с.

Чубатова Н.В. 1991. Модусы структурных изменений в эволюции рода *Clematis* L. s. l. (Ranunculaceae) // Ред. В.Н. Тихомиров. Филогения и таксономия растений. (Материалы VIII Московского совещания по филогении растений). М.: Наука. С. 130–132.

Чубатова Н.В. 2015. Сокращение периода активности камбия в стебле княжиков (*Clematis* sect. *Atragene*) как проявление стратегии адаптации растения в условиях короткого вегетационного сезона // Ред. А.К. Тимонин. 50 лет без К.И. Мейера: XIII Московское совещание по филогении растений: Материалы международной конференции (2–6 февраля 2015 г., Москва). М.: МАКС Пресс. С. 333–338.

Chubatova N.V., Timonin A.C. 2015. Secondary thickening of stem in species of *Atragene* L. (= *Clematis* sect. *Atragene*, Ranunculaceae) // *Wulfenia*. Vol. 22. P. 201–207.

Esau K. 1953. Plant anatomy. New York: John Wiley & Sons. 735 p.

Kaussmann B. 1963. Pflanzenanatomie unter besonderer Berücksichtigung der Kultur- und Nutzpflanzen. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. 624 S.

Metcalf C.R., Chalk L. 1950. Anatomy of the dicotyledons. Oxford: Clarendon Press. Vol. 1. 724 p.

Scharfetter R. 1953. Biographien von Pflanzensippen. Wien: Springer Verlag. 546 S.

Strasburger E. 1962. Lehrbuch der Botanik für Hochschulen / E. Strasburger, F. Noll, H. Schenck, A.F.W. Schimper. 28. Aufl. Jena: VEB Gustav Fischer Verlag. XIV + 732 S.

Smith E.P. 1924–27. The anatomy and propagation of *Clematis* // Trans. Bot. Soc. Edinburgh. Vol. 29. No 1–4. P. 17–26.

Smith E.P. 1928. A comparative study of the stem structure of the genus *Clematis* with special reference to anatomical changes induced by vegetative propagation // Trans. Roy. Soc. Edinburgh. Vol. 55. No 3. P. 643–664.

Tamura M. 1956. Notes on *Clematis* of Eastern Asia. III // Acta Phytotax. Geobot. Vol. 16. № 3. P. 79–83.

Tamura M. 1987. A classification of genus *Clematis* // Acta Phytotax. Geobot. Vol. 38. P. 33–44.

Willis J.C. 1973. A dictionary of the flowering plants and ferns / Revised by H.K. Airy Shaw. Cambridge: Cambridge Univ. Press. 1245 p.

АВТОРЫ СТАТЕЙ

Алексеев Юрий Евгеньевич, заслуженный преподаватель Московского университета, к.б.н., доцент кафедры геоботаники Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991.
E-mail: alinaaksenova@yandex.ru

Алёнкин Виталий Юрьевич, младший научный сотрудник Ботанического сада Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, проспект Мира, 26, стр. 1, Москва, 129090.
E-mail: boraginaceae@mail.ru; vityal02@yahoo.com

Барыкина Римма Павловна, заслуженный профессор Московского университета, д.б.н., профессор кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991.
E-mail: barykina28@mail.ru

Веселова Татьяна Дмитриевна, к.б.н., инженер кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991.
E-mail: veselova.td@mail.ru

Горемыкина Евгения Вячеславовна, к.б.н., доцент кафедры биологии института естественных наук Волгоградского государственного университета, Университетский проспект, 100, Волгоград, 400062
E-mail: goremykina.eugenia@gmail.com; goremikina@volsu.ru

Джалилова Халима Халиловна, инженер кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991.
E-mail: dkhalima@yandex.ru

Ермаков Игорь Павлович, заслуженный профессор Московского университета, д.б.н., профессор кафедры физиологии растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991.
E-mail: iyermaikov@yandex.ru

Озерова Людмила Викторовна, к.б.н., старший научный сотрудник отдела тропических и субтропических растений Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина РАН, Ботаническая улица, 4, Москва, 127276.
E-mail: lyozeroval@yandex.ru

Площинская Мария Евгеньевна, к.б.н., ассистент кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991.
E-mail: ploshinskaya@rambler.ru

Полева Светлана Вячеславовна, к.б.н., ведущий научный сотрудник кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991.

E-mail: svetlanapolevova@mail.ru

Ремизова Маргарита Васильевна, к.б.н., старший преподаватель кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991.

E-mail: margarita.remizowa@gmail.com

Северова Елена Эростовна, к.б.н., ведущий научный сотрудник кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991.

E-mail: elena.severova@mail.ru

Тимонин Александр Константинович, заслуженный профессор Московского университета, д.б.н., профессор кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991.

E-mail: timonin58@mail.ru

Фёдорова Татьяна Анатольевна, к.б.н., младший научный сотрудник сектора № 4 Института проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Большой Каретный переулок, 19, стр. 1, Москва, 127051.

E-mail: torreya@mail.ru

Федотов Алексей Павлович, младший научный сотрудник лаборатории геномики растений Института проблем передачи информации им. А.А. Харкевича РАН, Большой Каретный переулок, 19, стр. 1, Москва, 127051.

E-mail: alex-f96@yandex.ru

Чубатова Нина Владимировна, к.б.н., доцент кафедры высших растений Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова, Ленинские горы, 1, стр. 12, Москва, 119991.

E-mail: ninachubatova@mail.ru

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
<i>Тимонин А.К.</i> Штрихи к портрету	7
Публикации Л.И. Лотовой	45
Л.И. Лотова о былом (расшифровка аудиозаписи 2014 года)	59
Воспоминания Л.И. Лотовой на презентации «Мемориального каденского сборника» (кафедра высших растений, 11 ноября 2014 г.)	69
<i>Ермаков И.П.</i> Вспоминая Людмилу Ивановну Лотову	74
<i>Горемыкина Е.В.</i> Людмила Ивановна Лотова. Учитель навеки	77
<i>Алексеев Ю.Е.</i> Из воспоминаний о Людмиле Ивановне Лотовой	83
<i>Фёдорова Т.А.</i> Воспоминания о профессоре кафедры высших растений Л.И. Лотовой	85
<i>Озерова Л.В.</i> Общение, которое никогда не забудешь	89
<i>Лотова Л.И.</i> [О реорганизации учебно-научной работы на кафедре высших растений]	131
<i>Лотова Л.И.</i> Функциональная анатомия	133
<i>Лотова Л.И.</i> Лекция 1. Функциональная анатомия растений и её значение для развития эволюционной теории	139
<i>Лотова Л.И.</i> Дифференциация клеток	149
<i>Лотова Л.И.</i> [О меристемах]	155
<i>Лотова Л.И.</i> Отчёт о результатах анатомического исследования здоровых и угнетённых яблонь на территории плодового сада ВДНХ	160
<i>Лотова Л.И.</i> Основные принципы строения проводящего аппарата древесных растений	176
<i>Барыкина Р.П., Алёнкин В.Ю.</i> <i>Mertensia maritima</i> (L.) S.F. Gray литорали Белого моря: морфолого-биологический и анатомический аспекты адаптации к среде обитания	183
<i>Веселова Т.Д., Джалилова Х.Х., Тимонин А.К.</i> Гипостазно-халазальный функциональный комплекс некоторых представителей Caryophyllales и проведение метаболитов в семени	194
<i>Озерова Л.В., Тимонин А.К.</i> Анатомическое исследование ареольного комплекса у представителей Mammillarieae (Cactaceae) в связи с формированием в этой трибе подобия типичной побеговой организации	207
<i>Полева С.В.</i> Сравнительно-карпологическое исследование семян представителей рода <i>Psephellus</i> Cass. s. l. и близких к нему родов	224
<i>Северова Е.Э.</i> Анатомия стеблей среднерусских повилик (<i>Cuscuta</i> L.)	253
<i>Федотов А.П., Тимонин А.К.</i> Анатомо-морфологическое строение побегов <i>Senecio kleiniiformis</i> Suss. (Asteraceae) и предполагаемых родительских видов	266
<i>Чубатова Н.В.</i> Высотная изменчивость и модус адаптивной эволюции <i>Clematis tangutica</i> (Maxim.) Korsh. (Ranunculaceae)	288
<i>Чубатова Н.В.</i> Вторичное утолщение стебля у представителей рода ломонос (<i>Clematis</i> s. l. – Ranunculaceae)	301
<i>Авторы статей</i>	316

CONTENTS

Preface	5
<i>Timonin A.C.</i> Sketches to portrayal.....	7
Lotova's publications	45
Lotova about yore (recorded audio 2014).....	59
Lotova's memoirs at the presentation of «Kaden's memorial book».....	69
<i>Yermakov I.P.</i> Recalling Ludmila Ivanovna Lotova.....	74
<i>Goremykina E.V.</i> Ludmila Ivanovna Lotova. Forever teacher	77
<i>Alexeev Yu.E.</i> Remembering Ludmila Ivanovna Lotova	83
<i>Feodorova T.A.</i> Memories of L.I. Lotova, professor of the Department of Higher Plants	85
<i>Ozerova L.V.</i> Unforgettable communion.....	89
<i>Lotova L.I.</i> On readjustment of the educational and scientific work at the Department of Higher Plants.....	131
<i>Lotova L.I.</i> Functional plant anatomy [fragments of 2 lectures]	133
<i>Lotova L.I.</i> Lecture #1. Functional plant anatomy and its importance for elaboration of the theory of evolution	139
<i>Lotova L.I.</i> Cell differentiation	149
<i>Lotova L.I.</i> [About the meristems]	155
<i>Lotova L.I.</i> Report on the results of anatomical studies of healthy and depressed apple trees from the orchard of Exhibition of Achievements of the National Economy (Vystavka Dostizheniy Narodnogo Khozyaystva)	160
<i>Lotova L.I.</i> Basic principles of the structure of conductive apparatus in woody plants.....	176
<i>Barykina R.P., Alyonkin V.Yu.</i> <i>Mertensia maritima</i> (L.) S.F. Gray of the White Sea littorals: Morphological, biological and anatomical aspects of adaptation to the environment.....	183
<i>Veselova T.D., Dzhaliylova Kh.Kh., Timonin A.C.</i> Hypostase-'chalazal inclusion' functional complex in core Caryophyllales and metabolite transport in the seed	194
<i>Ozerova L.V., Timonin A.C.</i> Tubercle anatomy in the series of members of Mammillarieae (Cactaceae) with increasing secondary shoot-like bauplan	207
<i>Polevova S.V.</i> Comparative carpology of <i>Psephellus</i> and allied genera.....	224
<i>Severova E.</i> Stem anatomy of middle Russian dodders (<i>Cuscuta</i> L.)	253
<i>Fedotov A.P., Timonin A.C.</i> Shoot anatomy and morphology of <i>Senecio kleiniiformis</i> Suess. (Asteraceae) and its presumable parental species	266
<i>Chubatova N.V.</i> Altitudinal variability and modus of adaptive evolution of <i>Clematis tangutica</i> (Maxim.) Korsh. (Ranunculaceae).....	288
<i>Chubatova N.V.</i> Secondary thickening of stem in species of <i>Clematis</i> L. s. l. (Ranunculaceae)	301
<i>Contributors</i>	316

Научное издание

АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ:

ТРАДИЦИИ И ПЕРСПЕКТИВЫ

*Материалы Международного симпозиума,
посвященного 90-летию профессора Людмилы Ивановны Лотовой*

16–22 сентября 2019 г.

В двух частях

Часть 2

ПРИНОШЕНИЕ ЛЮДМИЛЕ ИВАНОВНЕ ЛОТОВОЙ

Редактор: А. К. Тимонин

*На обложке воспроизведены учебные таблицы вторичной флоэмы,
изготовленные лично Л. И. Лотовой*

Подготовка оригинал-макета:

Издательство «МАКС Пресс»

Главный редактор: *Е. М. Бугачева*

Верстка: *В. Е. Иванов*

Корректор: *Е. А. Алтайская*

Обложка: *А. В. Кононова*

Подписано в печать 05.08.2019 г.

Формат 70x100 1/16. Усл.печ.л. 26,56. Тираж 250 экз. Изд. № 172.

Издательство ООО «МАКС Пресс»

Лицензия ИД N00510 от 01.12.99 г.

119992, ГСП-2, Москва, Ленинские горы,

МГУ им. М. В. Ломоносова, 2-й учебный корпус, 527 к.

Тел. 8(495) 939–3890/91. Тел./Факс 8(495) 939–3891.

Отпечатано в полном соответствии с качеством
предоставленных материалов в ООО «Фотоэксперт»
115201, г. Москва, ул. Котляковская, д.3, стр. 13.

