

УДК 582.734:581.4+581.8(470.631)

DOI: 10.14258/pbssm.2022065

Морфологическое и анатомическое строение двух видов рода *Alchemilla* L. (Rosaceae Juss.) в альпийском поясе Северо-Западного Кавказа

Morphological and anatomical structure of two species of the genus *Alchemilla* L. (Rosaceae Juss.) in the Alpine belt of the northwestern Caucasus

Любезнова Н. В.

Lyubeznova N. V.

Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова, г. Москва, Россия. E-mail: nvlubeznova@gmail.com
Lomonosov's Moscow State University, Moscow, Russia

Реферат. Рассмотрены два вида рода *Alchemilla* L., произрастающих в альпийском поясе Северо-Западного Кавказа. *A. sericea* Willd. скальный вид, *A. caucasica* Buser произрастает на альпийских лишайниковых пустошах (каменистых лугах). У *A. sericea*, произрастающего в расщелинах скал, в сравнение с *A. caucasica* были отмечены более компактные размеры, уменьшенная листовая серия, редкое ветвление, более позднее образование придаточных корней, которые вторично утолщаются только один сезон. Главный корень у нее длительно сохраняется и утолщается вторично. При отмирании заменяется боковым, у которого формируется дополнительный камбий для вторичного утолщения. У *A. caucasica* образуется больше придаточных корней для питания и захвата новой территории. Для той же цели служит более частое ветвление. Длительно сохраняется система лежащих в верхнем слое почвы эпигеогенных корневищ с запасом питательных веществ. В анатомии сохраняется общий план строения органов, за исключением строения главного корня. Для *A. caucasica* характерно накопление оранжевого или черного содержимого в эндодерме, флоэме, клеточном слое под эпидермисом, для защиты от неблагоприятного воздействия ультрафиолетового света.

Ключевые слова. Альпийский пояс, анатомия, морфологическое строение, род *Alchemilla*., Северо-западный Кавказ.

Summary. Two species of the genus *Alchemilla* L. growing in the alpine zone of the Northwestern Caucasus are considered. *A. sericea* Willd. occupies rock crevices, *A. caucasica* Buser grows in alpine lichen tundra. *A. sericea*, in comparison with *A. caucasica*, has more compact sizes, a reduced leaf series, rare branching, and later formation of adventitious roots, which secondarily thicken only one season. Its main root is secondary thickens and preserved for a long time. When dying, it is replaced by a lateral one, in which an additional cambium is formed for secondary thickening. *A. caucasica* forms more branches and adventitious roots to feed and take over new territory. It has the system of epigeogenic rhizomes with a supply of nutrients lying in the upper soil layer. In anatomy, the general plan of the structure of organs is preserved, with the exception of the structure of the main root. *A. caucasica* is characterized by the accumulation of orange or black contents in the endodermis, phloem, in the cells layer under the epidermis, to protect against the adverse effects of ultraviolet light.

Key words. Alpine belt, anatomy, genus *Alchemilla*, morphological structure, Northwestern Caucasus.

Введение. Возникновение жизненных форм частично обусловлено воздействием среды обитания, а частично наследственностью, которая влияет на их преобразование в пределах семейств (Барыкина, 2005). Условия существования отражаются на морфологии растения: у растений одинаковой жизненной формы в разных условиях существования могут возникнуть интересные особенности. Данное исследование является продолжением изучения морфолого-анатомических

особенностей высокогорных растений, в частности, растений с многолетним лежащим в почве корневищем (Любезнова, 2016, 2017, 2021), которые не изучались из-за труднодоступности мест произрастания. Подробностей их морфологической и анатомической структуры известно очень мало, как

для многих видов произрастающих в труднодоступных районах и имеющих ограниченный ареал. Для анализа были взяты два вида рода *Alchemilla* L. (Rosaceae Juss.).

Материалы и методы. Материал для анатомического анализа фиксировали в смеси этиловый спирт, глицерин и вода (1 : 1 : 1). Морфологическую и анатомическую структуру растений изучали с помощью бинокулярной лупы МБС–1 и микроскопов Биолам–70 и Axioption 2 imaging с программой Axiovision 15.0. Для выявления лигнина использовали реакцию флороглюцина с концентрированной соляной кислотой.

Alchemilla caucasica Buser характерна для каменистых лугов в альпийском поясе. Была собрана в 2008 г. на альпийских лишайниковых пустошах хр. Малая Хатипара, в Тебердинском государственном биосферном заповеднике (Карачаевский район Карачаево-Черкесской Республики), на высоте 2800 метров над уровнем моря. Альпийские лишайниковые пустоши занимают наветренные гребни и крутые склоны. В зимнее время, согласно преобладающей розе ветров, снежный покров с них сдувается, почвы подвергаются глубокому промораживанию (Онипченко, 1986). длительность вегетационного сезона составляет 4,5–5,5 месяцев. Основными доминантами растительного покрова являются кустистые лишайники, самый массовый вид – *Cetraria islandica* (L.) Ach. *Alchemilla sericea* Willd. растение скал, обитает в расселинах, на крупных валунах в альпийском поясе (Зернов, 2006). Был собран нами на каменистых выступах на южном склоне по борту перевала Аишхо (верховья реки Пслух), на границе альпийского и субальпийских поясов (около 1800 м над ур. м.).

Морфология. У взрослой вегетативной особи *A. caucasica* (рис. 1.1) в год формируется розетка, состоящая из 8–9 листьев. Листья округлые 7-лопастные с густым длинным белым опушением. Размер листовой пластинки 2 × 2,5 см. Листовые пластинки голубоватые из-за отложений пластинок воска на верхнем эпидермисе (Faghir et al., 2014). Годовой прирост корневища около 5 мм. Нарастание побегов моноподиальное. Соцветие формируется в пазушных почках верхних листьев осенью предыдущего года. Во время цветения может пойти в рост неиспользованная почка в пазухе верхнего листа позапрошлогоднего прироста. Она начинает разворачиваться в середине лета и формирует боковой побег. Также боковой побег может образовываться из спящей почки в середине прироста. Первые листья такого побега имматурного типа. Также ветвление происходит при повреждении апикальной меристемы. Спящие почки долго не сохраняются. Плодоношение происходит ежегодно, семена сохраняются в почвенном семенном банке (Семенова, Онипченко, 1990). Ювенильных образует мало, и большинство из них погибает в первую зиму. За пять лет наблюдения только один проросток достиг молодого вегетативного состояния на третий год.



Рис. 1. Внешний вид *Alchemilla caucasica* Buser (1) и *Alchemilla sericea* Willd. (2).

У проростков первый лист трехлопастной, но к августу уже формируются пятилопастные листья, что соответствует переходу в имматурное возрастное состояние. В нем у особей 6-листная серия в год, размер листовой пластинки составляет 1 × 1 см, прирост корневища 2 мм.

A. sericea (рис. 1.2) обитает в расселинах камней. В год формируется розетка из 5 листьев до 3 см в диаметре, которые 5-рассеченные, зубчатые, округлые в очертаниях. Все растение опушено мягкими шелковистыми волосками, благодаря которому листья кажутся серебристыми.

Годовой прирост корневища 2 мм. Корневище вертикальное, на нем длительно сохраняются основания листьев с крупными прилистниками. Придаточные корни образуются на 4 год жизни прироста. Рост побегов моноподиальный, соцветия закладываются в пазухах верхних листьев годового прироста в конце сезона и распускаются на следующий год. Боковые побеги формируются очень редко (только когда позволяет место), спящих почек нет. В ювенильном и имматурном возрастном состоянии прирост корневища составляет 0,05 мм, лист трехрассеченный. На третий год происходит переход во взрослое вегетативное состояние. У обоих видов пазушные генеративные побеги удлиненные, олиственные, представленные фрондозным закрытым тирсом, с сидячими листьями. Цветки на цветоножках, без венчика, обоеполые, собраны в клубочки. Плод – орешек, сплюснуто-яйцевидной формы.

Анатомия. У *A. sericea* корневище вертикальное, на последних 4 лет прироста сохраняются основания листьев. Корневище вторично утолщается, имеет широкую сердцевину, где откладываются запасные вещества (рис. 2.1). Ксилема утолщается в промежутках между листовыми следами, прида-

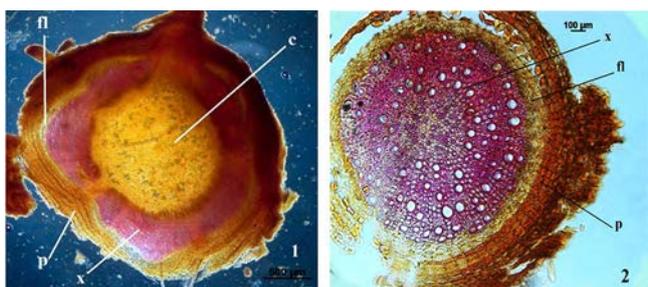


Рис. 2. Поперечный срез корневища *Alchemilla sericea* – 1; поперечный срез корня *A. caucasica* – 2. Условные обозначения: р – перидерма, fl – флоэма, х – ксилема, с – сердцевина.

дами участка утолщается меньше. Флоэма образуется тонким слоем в пучках и окрашена в черный цвет. Перидерма многослойная, такая же, как и у *A. sericea*. Отмирающая феллема отшелушивается небольшими чешуйками в 2 слоя клеток. В середине корневища располагается сердцевина из крупных тонкостенных окрашенных в желтый цвет клеток.

У *A. caucasica* придаточные корни формируются на второй год жизни прироста на двух последних узлах корневища. Закладывается два корня, но чаще всего формируется один корень. Корни растут вперед под углом 30° к центру Земли и, войдя в почву, притягивают корневище в горизонтальное положение. В почве они продолжают расти и ветвиться вперед, захватывая новые площади. Молодые корни пентархные, покрытые светло-коричневой ризодермой. Корни утолщаются вторично, у них основной объем занимает ксилема, флоэма образует узкое кольцо в 3–4 слоя клеток (рис. 2.2). Перидерма черная, состоит из 6–8 слоев таблитчатых клеток, верхние слои постепенно отшелушиваются. У *A. sericea* придаточные корни образуются на 4 год жизни прироста. Корни покрыты широкой темно-коричневой перидермой. Они вторично утолщаются только в первый год и, половину диаметра корня занимает ксилема, флоэма образует тонкий ободок. Главный корень сохраняется долго, утолщаясь несколько лет. В конце первого года камбий прекращает свою работу, на следующий год дополнительный камбий формируется из перидермы, откладывая многолетние годовые кольца ксилемы и флоэмы (рис. 3.2). Кольцо ксилемы неравномерное, часто оно более широкое в одном из направлений (рис. 3.2). Если главный корень отмирает, то его замещает один из придаточных.

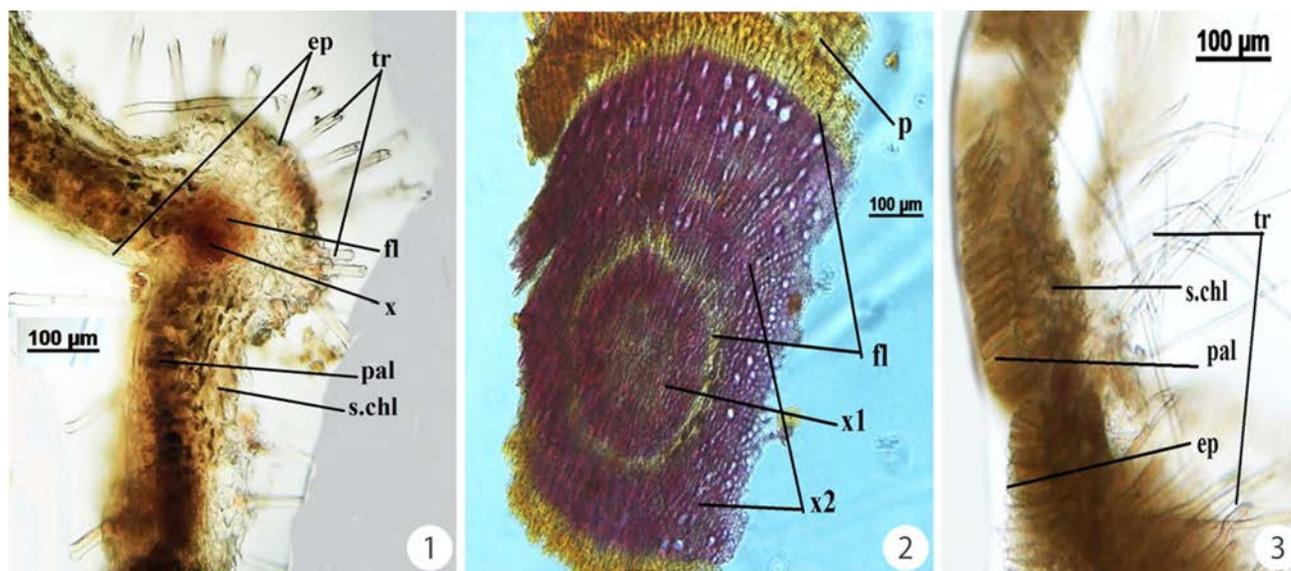


Рис. 3. Поперечный срез главного корня *Alchemilla sericea* – 2; листа *Alchemilla caucasica* – 1; *Alchemilla sericea* – 3. Условные обозначения: ep – эпидермис, р – перидерма, fl – флоэма, х – ксилема, x1 – ксилема, образовавшаяся из камбия, x2 – ксилема, образовавшаяся из добавочного камбия, pal – столбчатый мезофилл, s.chl – губчатый мезофилл, tr – трихомы.

У *A. caucasica* листья, черешки и цветоносы покрыты длинными (до 5 мм) волосками. Они одноклеточные, белые с толстыми стенками и щетинками на поверхности. В основании волоска находится 7 округлых клеток, выступающих над поверхностью эпидермиса, в который волосок погружен нижней расширяющейся частью (рис. 4.1). На нижнем эпидермисе клетки неправильной формы квадратные в очертании, под жилками они прямоугольные вытянутые вдоль жилок. Число устьиц на нижнем эпидермисе в среднем 247 на мм², и до 400, если не учитывать сеть жилок, под которыми устьиц нет. Верхний эпидермис состоит из такого же размера округло-квадратных клеток. Устьица на нем встречаются редко, 2–3 на 1 мм². Жилкование листьев сетчатое, с густой сетью жилок. Верхний и нижний эпидермисы крупноклеточные толстостенные, причем утолщены как внешняя, так и внутренняя стенки. Столбчатый хлорофилл одно-двуслойный, нижний слой состоит из более коротких палисад (рис. 3.1). Губчатый хлорофилл состоит из 3–4 ровных рядов клеток. Под устьицами на нижней стороне располагается полость, причем за счет выгнутого вниз эпидермиса. Центральная жилка выступает на нижней поверхности, на верхней лист над ней вогнут (рис. 3.1). Она состоит из ксилемы и полулунной флоэмы. Вокруг крупных пучков расположена эндодерма с оранжевым содержимым в клетках. Хлорофилл прерывается над и под всеми пучками, и замещается 3–4 слоями крупных тонкостенных паренхимных клеток.

У *A. sericea* волоски более короткие, тонкие без щетинок на поверхности. В их основании располагается «розетка» из 5 многоугольных клеток, не выступающих над поверхностью эпидермиса. Опушение более густое на нижнем эпидермисе. Его поверхность образована «розетками» вокруг волоска и крупными аномоцитными устьицами с тремя окружающими клетками. Число устьиц около 120 на мм². На верхнем эпидермисе устьиц нет. Столбчатый мезофилл двуслойный (рис. 3.3). Верхний ряд из длинных палисад, палисады второго ряда вдвое короче. Губчатый мезофилл состоит из 3 плотно уложенных слоев (рис. 3.3). Хлоренхима над мелкими пучками не прерывается, жилки не такие крупные.

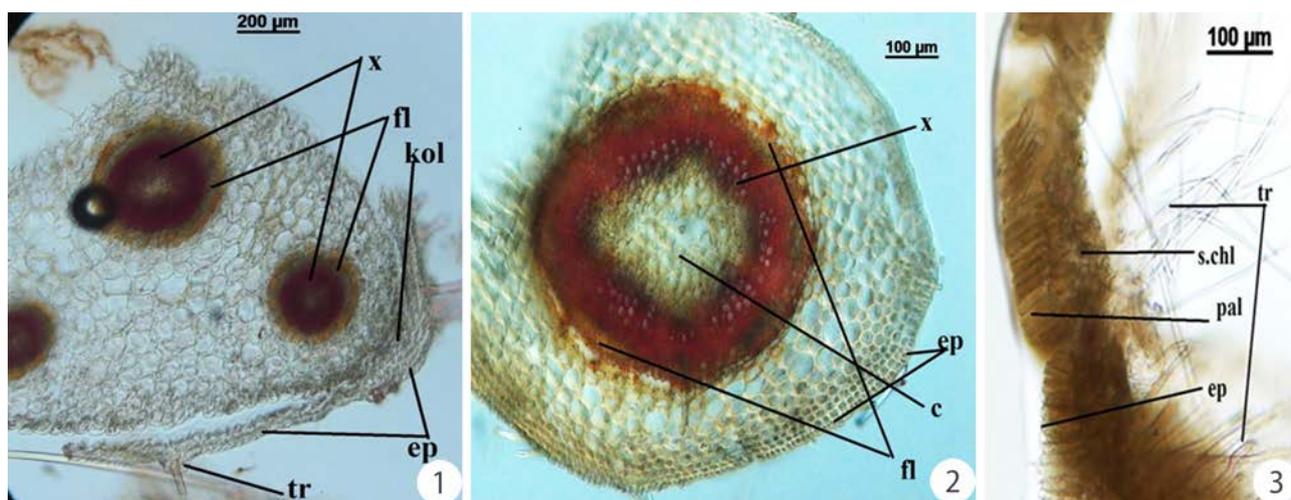


Рис. 4. Поперечный срез черешка листа *Alchemilla caucasica* – 1, удлиненного побега – 2; листа *Alchemilla sericea* – 3. Условные обозначения: ep – эпидермис, fl – флоэма, x – ксилема, с – сердцевина, kol – колленхима, tr – трихомы.

У обоих видов черешков в очертании трехгранный, трехпучковый. Пучки концентрические амфибриальные: в середине расположена ксилема, флоэма тонким слоем вокруг пучка (рис. 4.1). Эндодерма у *A. caucasica* содержит оранжевое содержимое. Эпидермис с утолщенными внешними и внутренними стенками, под ним располагаются 2 слоя хлоренхимы. В углах хлоренхима располагается под 4 слоями пластинчатой колленхимы (рис. 4.3). Остальная паренхима недифференцированная и крупноклеточная.

У *A. sericea* удлиненный побег был собран молодым до распускания цветков. У него эпидермис с толстыми внешними и внутренними стенками. Под ним располагаются три слоя мелкоклеточной хлоренхимы и кора, состоящая из крупных тонкостенных клеток (рис. 4.2). Эндодерма с частично утолщенными клетками. Центральный цилиндр имеет около 10 пучков, межпучковая паренхима превращена в склеренхиму, флоэма составляет треть от площади пучка (рис. 4.2). Сердцевина крупноклеточная, рексигенной полости пока не имеет, также возможно позже появятся склеренхимные обкладки пучков.

У *A. caucasica* удлинённый побег соцветия красноватого цвета, благодаря слою более крупных клеток экзодермы с окрашенным в оранжевый цвет содержимым. Под ним 2-слойная хлоренхима и тонкостенная крупноклеточная кора. Центральный цилиндр окружен эндодермой из более мелких клеток, чем выше лежащая паренхима, с окрашенным в оранжевый цвет содержимым. Стелла пучковая, межпучковая паренхима состоит из 5–6 слоев клеток и превращена в склеренхиму. В ксилеме внутренние 6–7 слоев содержат крупные сосуды, далее располагаются склеренхимные волокна. Флоэма тонкая, более половины толщины составляет обкладка склеренхимными волокнами. В середине стебля располагается крупная рексализигенная полость.

Таким образом, были найдены отличия в морфологическом строении у скального *A. sericea*. В частности, для него характерны: более компактные размеры, уменьшенная листовая серия, редкое ветвление, более позднее (на 2 года) образование придаточных корней, которые вторично утолщаются только один сезон. Выделяется доминирующая функция главного корня, его многолетнее утолщение. При отмирании его функции переходят к одному из придаточных корней, у которого формируется дополнительный камбий. У *A. caucasica* формируется больше придаточных корней для питания и захвата новой территории. Для той же цели служит более частое ветвление. Длительно сохраняется система лежащих в верхнем слое почвы эпигеогенных корневищ с запасом питательных веществ. В анатомии многие признаки являются общими для обоих видов: строение черешка и цветоноса, похожее строение корневища и листа. Для *A. caucasica* характерно накопление оранжевого или черного содержимого в эндодерме, флоэме, клеточном слое под эпидермисом, частично для защиты от неблагоприятного воздействия ультрафиолетового света.

Благодарности. Исследование выполнено в рамках научного проекта государственного задания МГУ №121032500082-2. Автор выражает признательность профессору Онипченко В. Г. за возможность работать на высокогорном стационаре «Малая Хатипара».

ЛИТЕРАТУРА

- Барыкина Р. П.** Морфолого-экологические закономерности соматической эволюции в семействе лютиковых (Ranunculaceae Juss.) // Бюл. МОИП. отд. биол., 2005. – Т. 110, вып. 3. – С. 44–67.
- Зернов А. С.** Флора северо-западного Кавказа. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 664 с.
- Любезнова Н. В.** Особенности морфологического и анатомического строения *Minuartia circassica* (Albov) Woronow ex Grossh. и *Minuartia oreina* (Mattf.) Schischkin, возникшие в разных сообществах альпийского пояса Северо-Западного Кавказа // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Сборник науч. статей по материалам XV Междунар. науч.-практ. конф. (г. Барнаул, 23–26 мая 2016 г.). – Барнаул, 2016. – С. 221–225.
- Любезнова Н. В.** Биоморфология и онтогенез *Potentilla gelida* С. А. Meyer // Экология биосистем: проблемы изучения, индикации и прогнозирования: сборник материалов III Международной научно-практической конференции, посвященной 85-летию Астраханского государственного университета (г. Астрахань, 21–26 августа 2017 г.). Астрахань: ИП Сорокин Роман Васильевич, 2017. – С. 122–126.
- Любезнова Н. В.** Морфология и анатомия *Anthemis caucasica* Chandjian (Asteraceae Dumort.) на альпийских лишайниковых пустошах Северо-Западного Кавказа // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии, 2021. – Т. 20, № 1. – С. 285–289. DOI: 10.14258/pbssm.2021055
- Онипченко В. Г.** Состав и структура биогеоценозов альпийских пустошей. – М.: из-во МГУ, 1986. – 88 с.
- Семенова Г. В., Онипченко В. Г.** Жизнеспособные семена в почвах альпийских сообществ Тебердинского заповедника (северо-западный Кавказ) // Бюл. МОИП. отд. биол., 1990. – Т. 95, вып. 5. – С. 77–87.
- Faghir M. B., Chaichi K. K., Shahvon R. S.** Foliar epidermis micromorphology of the genus *Alchemilla* (Rosaceae) // Phytologia Balcanica, 2014. – Vol. 20, № 2. – P. 215 – 225.