

НАУЧНЫЕ СООБЩЕНИЯ

Самарская Лука: Бюл. 2007. - Т. 16. - № 1-2(19-20). - С. 115-122.

© 2007 Л.Г. Таршис, С.А. Мамаев*

ИДЕНТИФИКАЦИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ ВЫСШИХ СОСУДИСТЫХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ ПО КОМПЛЕКСУ СТРУКТУРНЫХ ПРИЗНАКОВ

Tarshis L.G., Mamaev S.A. IDENTIFICATION OF TAXONOMIC ELEMENTS UNDERGROUND ORGANS OF THE HIGHEST VASCULAR SPORE PLANTS BY COMPLEX STRUCTURAL INDICATION. Our long-term studies on anatomical structure of underground organs in 900 species of higher vascular plants gave opportunity to introduce into rhizology such a concept as “structural model” as well as to discern relatively few number of “structural models” for roots of higher cryptogamous and seed plants, namely 137. Highest vascular spore plants form group of 94 species. 21 models for root and 15 models for rhizome we establish of Psilotophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta and Polypodiophyta. Materials on anatomical structure of roots plants obtained in recent decade give evidence of the fact that they as well possess relatively few parallel or convergent “structural models” originated during meristem’s activity. Repeatedly we paid attention on the fact that although a habitus of root systems in plants may vary under different environmental conditions, however, anatomical structure of roots or their “structural models” retain as a feature hereditary for a species. This relative stability of anatomical root structure gave opportunity to elaborate the method of taxonomic identification of root remnants conserved in the soil and to approbate this methods in practice of criminalistic examinations.

Ключевые слова: подземные органы растений, споровые растения, анатомическая структура.

Таршис Л.Г., Мамаев С.А. ИДЕНТИФИКАЦИЯ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ПРИНАДЛЕЖНОСТИ ПОДЗЕМНЫХ ОРГАНОВ ВЫСШИХ СОСУДИСТЫХ СПОРОВЫХ РАСТЕНИЙ ПО КОМПЛЕКСУ СТРУКТУРНЫХ ПРИЗНАКОВ. Многолетние исследования анатомической структуры подземных органов 900 видов высших (сосудистых) растений позволяют предложить концепцию «структурной модели» и выдвинуть относительно небольшое число типов – 137 структурных моделей для корней и корневищ высших споровых и семенных растений. Высшие сосудистые

* Ботанический сад УрО РАН, г. Екатеринбург.

споры составили группу из 94 видов, для которых были предложены 21 модель корней и 15 моделей корневищ у Psilotophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta и Polypodiophyta. Материалы анатомических исследований корней, проведенные в последнее десятилетие, делают очевидным тот факт, что конвергенция либо параллелизм «структурных моделей» основан на меристематической активности. Обращая внимание на зависимость габитуса корневой системы растений от условий окружающей среды, мы отмечаем, что анатомическая структура и «структурные модели» корней являются наследственным признаком вида. Относительная стабильность анатомического строения корней дает возможность разработки метода таксономической идентификации корневых остатков, сохранившихся в почве, и апробации этого метода в криминалистике.

Ключевые слова: подземные органы растений, споровые растения, анатомическая структура.

В биологии XX века наряду с быстрым увеличением объема информации происходило интенсивное формирование новых направлений, возникающих в результате интеграции различных разделов науки. Так, например, на стыке морфологии, экологии, систематики, биологии развития и эволюционного учения к середине XX века как самостоятельные науки сформировались биоморфология или учение о жизненных формах (Серебряков, 1962; Серебрякова, 1972; Юрцев, 1976, и др.) и биосистематика или внутривидовая систематика (Тахтаджян, 1970; Мамаев, 1973, и др.). Значительно медленнее в это же время происходило становление такой науки как ризология (греч. rhiza – корень). Этот процесс был успешно завершён только в ноябре 2001 г., в Японии (г. Нагойя) на 6 Международном симпозиуме по корневым системам растений, где состоялось официальное провозглашение ризологии как самостоятельной биологической науки, изучающей подземные органы растений и подземную сферу фитоценозов, а также особенности их строения и функционирования.

Новые четкие перспективы интеграции биологических наук в XXI веке четко обозначил Вольфганг Хагеман (W. Hagemann, 1992). Он теоретически обосновал необходимость осуществления синтеза между морфологией и анатомией растений для более глубокого понимания целостности растительного организма и его развития в процессе онтогенеза и филогенеза. Успешной реализации этих перспектив должны способствовать, по нашему мнению, широкие сравнительно-морфологические и анатомические исследования подземных органов высших сосудистых споровых и семенных растений, долго остававшиеся неизученными. По современным представлениям крайне необходимо накопление и систематизация данных о структурном разнообразии высших растений (Tarshis L.G., Tarshis G.I., 1998).

Цель нашей работы состояла в изучении структурного разнообразия подземных органов высших сосудистых споровых и семенных растений, и параллельно в построении графических моделей, отражающих их таксономическую специфичность. В настоящей статье мы приведем лишь некоторые данные, касающиеся комплексного ризологического анализа подзем-

ных органов 94 видов споровых растений из 4 отделов: Psilotophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta and Polypodiophyta.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материал собирали в природных ценопопуляциях дикорастущих видов в лесах Урала, Западной и Восточной Сибири, на Дальнем Востоке, в том числе на о-вах Японского моря (о-в Русский и о-в Попова). Подземные органы видов-интродуцентов откапывали на участках открытого грунта в Ботаническом саду УрО РАН. Кроме того, источником подземных органов тропических и субтропических растений служили живые ботанические коллекции Ботанического сада УрО РАН (Екатеринбург), Ботанического сада БИНа (Санкт-Петербург) и Ботанического сада ГБС (Москва). Анатомическое строение корней в корневой системе каждого вида исследовали на поперечных срезах, сделанных с помощью бритвы от руки в базальной части органа. Срезы обрабатывали последовательно в растворах: флороглюцина и концентрированной соляной кислоты; затем заключали в глицерин, и анализировали с помощью светового микроскопа Биолам 3-15; далее их зарисовывали с помощью рисовально-проекторного аппарата РА-6, и на следующем этапе измеряли отдельные структурные признаки с помощью окуляр-микрометра. Для получения объективных данных о структурных особенностях подземных органов у каждого вида сравнительному анализу подвергали 10 одновозрастных особей. Результаты измерений статистически обрабатывались. Определялся коэффициент вариации каждого признака (CV%). Детальное описание анатомического строения подземных органов высших растений проводили по специально составленной программе. Например, у корней папоротникообразных и однодольных покрытосеменных, обладающих первичной структурой, анализировали ткани и отдельные их элементы в следующей последовательности:

1. Ризодерма и корневые волоски; стеде, особенности групп ксилемы и флоэмы, наличие элементов прото- и метаксилемы, прото- и метафлоэмы; наличие в стеде механических, паренхимных и выделительных элементов;
2. Первичная кора: наличие в ней механических элементов и аэренхимы; выраженность экзодермы; расположение и число слоев клеток коры; особенности эндодермы; наличие и тип микоризы в корнях;
3. Стела: наличие и особенности перицикла; расположение проводящих тканей в
4. Сердцевина, ее развитие в центральной части стелы.

При вторичном строении корней, наблюдаемом у двудольных покрытосеменных и голосеменных растений, описывали следующие структурные особенности:

1. Характер заложения феллогена в корне, образование перидермы и мощность пробки;
2. Образование и состав луба, формируемого камбием, его мощность; наличие механических и выделительных элементов, их особенности;
3. Образование и состав древесины, темп ее формирования, по сравнению с корой; размеры зоны древесины и отдельных ее элементов, ширина и высота лубо-древесинных лучей;
4. Типы древесинной паренхимы;

5. Наличие структурных аномалий в корне, например поликамбиаль-

ность и т.п. Для других подземных органов были составлены иные программы, но здесь они не приводятся из-за ограничения объема статьи.

Всего нами были изучены структурные особенности подземных органов у 900 видов высших растений, принадлежащих к 13 классам, 117 порядкам, 211 семействам, входящих в состав 6 отделов: Psilotophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta, Polypodiophyta, Pinophyta и Magnoliophyta.

Подземные органы у Psilotophyta, Lycopodiophyta, Equisetophyta и Polypodiophyta изучались у 94 видов, причем из этого числа 80 видов папоротников являлись представителями 3 классов и 31 семейства. 45 видов папоротников считались выходцами из тропиков и субтропиков, а 35 видов можно было отнести к обитателям умеренных широт. В целом, 20 видов папоротников были выращены нами в оранжереях ботанического сада УрО РАН из спор, остальной материал собирался в природе или был любезно предоставлен из коллекционных фондов ботанических садов России, о чем уже упоминалось выше.

Значительное разнообразие объектов и условий исследований, сложность проявлений у подземных органов сосудистых споровых и семенных растений внутривидовой изменчивости структурных признаков обусловили необходимость использования в работе многочисленных традиционных и новейших методов исследования, а также разработку ряда оригинальных методик.

Основными среди них были следующие:

1. Метод внутривидового анализа морфобиологического разнообразия особей с подробной биоморфологической характеристикой по И.Г. Серебрякову (1962), Т.И. Серебряковой (1972); Л.А. Жуковой (2001) и пр.;
2. Метод сухой или «траншейной» откопки подземных органов по И.Н. Рахтенко (1952) и М.С. Шалыту (1949).
3. Метод световой микроскопии и методика приготовления микропрепаратов с подземных органов с последующей их морфометрией и зарисовкой с помощью рисовально-проекторного аппарата РА-6 по Н.С. Воронину (1964, 1972) и В.Г. Хржановскому и С.Ф. Пономаренко (1989).
4. Для изучения проявлений внутривидовой изменчивости подземных органов растений и для оценки диапазона варьирования структурных признаков, использовались методы анализа и шкала уровней внутривидовой изменчивости признаков, разработанные С.А. Мамаевым (1970, 1973) на надземных органах растений.
5. Кроме того, нами были разработаны следующие оригинальные методики:
 - А) сканирования подземных органов живых растений на сканере «Mustek 1200» в программе «Foto Shop»;
 - Б) изготовления компьютерных микрофотографий срезов подземных органов с помощью компьютерной приставки «Intel»;
 - В) построения графических схем «структурных моделей» подземных органов, адекватных компьютерным микрофотографиям и анатомическим описаниям, и выполняемых по программе «Paint».

РЕЗУЛЬТАТЫ

Обширный фактический материал, полученный в процессе сравнительно-морфологических и сравнительно-анатомических исследований подземных органов высших растений позволил установить таксоноспеци-

фичность многочисленных структурных признаков с помощью «структурных моделей», дал возможность осуществить систематизацию информации о комплексах структурных признаков, характеризующих таксоны различного ранга. В общей сложности построено 137 «структурных моделей» корней и корневищ (Таршис, 2003).

Так, у представителей сосудистых споровых растений выявлены следующие характерные особенности в строении подземных органов.

У представителей отдела Psilotophyta (5-летних особей псилопта голого, выращенных в оранжереях ботанического сада УрО РАН), в подземной сфере развиваются только корневищеподобные органы – ризомоиды, покрытые ризоидами. Корни вообще отсутствуют. У ризомоидов имеется однослойная эпидерма, широкая первичная кора, не дифференцированная на зоны (84%) и небольшая протостела (16%). В тонкостенных клетках коры есть гифы грибов. Отмечено сходство строения ризомоидов у псилопта голого с такими же органами, развитыми у ископаемых риниофитов (Тахтаджян, 1956). Для ризомоидов псилопта предложена 1 «структурная модель».

У дикорастущих видов плаунов и культивируемых в оранжереях селлагинелл установлен целый комплекс структурных признаков, характерных для представителей отдела Lycopodiophyta. Это развитие на корневищах или приземных плагиотропных побегах плаунов придаточных корней, обладающих первичным анатомическим строением. Для корневищ плаунов характерно развитие однослойной эпидермы, мощной, многослойной первичной коры, дифференцированной на 2-3 зоны, и своеобразной плектостелы. К специфическим анатомическим признакам придаточных корней у видов плаунов отнесены особенности образования корневых волосков из трихобластов ризодермы; характер дифференциации широкой и многослойной первичной коры на 3 зоны, развитие полостей аэренхимы между ними; формирование своеобразного склеренхимного футляра во внутренней зоне коры, окружающей центральную плектостелу с лентовидно-изогнутыми группами первичной экзархной ксилемы и прослойками первичной флоэмы.

Иной комплекс структурных признаков выделен у подземных органов тропических видов селлагинелл, выращиваемых в одинаковых оранжерейных условиях ботанического сада УрО РАН. Для них характерно развитие очень своеобразных подземных органов – ризофоров. Ризофоры – это короткие, до 2 см длиной, ортотропные и безлистные осевые органы, отрастающие от плагиотропных побегов вглубь почвы и несущие на своих концах тонкие придаточные корни. По микроструктуре ризофоры отличаются как от побегов, так и от корней. Снаружи они покрыты эпидермой без корневых волосков. Первичная 8-10-слойная кора не дифференцирована на зоны, в ней нет аэренхимы и механических тканей. Она окружает округлую протостелу с центральной экзархной ксилемой, состоящей из 10-12 трахеальных элементов, окруженных кольцом первичной флоэмы. Ризофоры несомненно чрезвычайно примитивные органы, обладающие комплек-

сом архаичных структурных признаков. В придаточных корнях селлагинелл отмечено наличие однослойной ризодермы с многочисленными корневыми волосками; 5-6-слойной первичной коры с однослойной эндодермой, в клетках которой развиты широкие пояски Каспари; и небольшой протостелы, в центре которой расположена группа из 6-8 трахеид и сосудов, окруженных первичной флоэмой. В целом, для представителей отдела *Lusordiophyta* предложена 1 модель ризофора, 2 модели корневищ (у плаунов) и 4 модели корней, соответственно по 2 у плаунов и селлагинелл.

У 4 дикорастущих видов из отдела *Equisetophyta*, произрастающих на Урале, Алтае и в Забайкалье, отмечено развитие сложной многоярусной системы подземных побегов (корневищ), окореняемых придаточными корнями двух морфотипов: короткими «сосущими» агеотропичными, расположенными в форме пучков в узлах корневищ, и длинными «ростовыми» геотропичными, растущими вдоль корневищ по одиночке. Среди специфических микроструктурных признаков корневищ у представителей данного таксона (отдела) выделены следующие:

1. –наличие воздухоносных валлекулярных каналов в коре;
2. –развитие водоносных каринальных каналов в проводящих пучках, проходящих вдоль ребер корневищ в стеле;
3. –редукция элементов ксилемы в проводящих пучках, не превышающих 4-7 штук.

К микроструктурным признакам, имеющим диагностическое значение у видов хвощей отнесены особенности расположения и количество слоев эндодермы. Например, у хвощей полевого и лугового формируется один слой эндодермы, отделяющей кору от стелы. У хвоща лесного развиваются два слоя эндодермы – наружный и внутренний, расположенный в стеле и изолирующий каждый пучок от центрального воздухоносного канала. У хвоща речного вокруг каждого проводящего пучка располагается собственная или «частная» эндодерма. Это высокоспецифичные анатомические признаки корневищ хвощей, которые позволяют проводить их идентификацию даже по небольшим фрагментам этих подземных органов. Для придаточных корней хвощей характерно только первичное анатомическое строение. Корни имеют однослойную ризодерму, слабо дифференцированную кору, однослойную эндодерму и небольшую актиностелу с дитриархным проводящим пучком. Для хвощей характерно преобладающее в подземной сфере развитие системы корневищ, принявших на себя все функции слабо развитых придаточных корней. Для представителей отдела *Equisetophyta* установлено наличие 3 структурных моделей корневищ и 3 структурных моделей корней.

У представителей отдела *Polypodiophyta* выявлено максимальное разнообразие структурных признаков подземных органов. Для всех без исключения видов папоротников характерно развитие только придаточных корней. Специфические макро- и микроструктурные признаки корней и корневищ установлены для видов, принадлежащих к трем классам: 1) *Ophioglossopsida*, 2) *Marattiopsida*, 3) *Polypodiopsida*.

Для представителей первого класса – *Ophioglossopsida* характерно развитие в подземной сфере шнуровидных, толстых и сочных придаточных корней, с однослойной ризодермой, широкой, многослойной (10-12 слоев), не дифференцированной на зоны первичной корой, – в тонкостенных паренхимных клетках которой присутствуют гифы грибов. Аэренхимы и механических тканей в коре нет. Клетки однослойной эндодермы с широкими поясами Каспари окружают небольшую овальную актиностелу с радиальным проводящим пучком, в котором число лучей ксилемы варьирует от 2 до 4.

Для представителей второго класса – *Marattiopsida* характерно развитие толстых, мясистых корней с очень широкой первичной корой, насчитывающей от 32 до 45 слоев клеток паренхимы, не имеющих радиального расположения и дифференциации на зоны. Но в коре встречаются редкие полости аэренхимы и элементы механической ткани. Стела небольшая, составляющая по диаметру 1/5 часть от толщины корня, но она полиархная с варьирующим количеством лучей ксилемы (от 10 и более).

Максимальное структурное разнообразие выявлено у представителей третьего класса *Polypodiopsida*, – самого многочисленного в настоящий период по количеству видов папоротников. Небольшой объем статьи не позволяет подробно останавливаться на всех выделенных комплексах признаков. Структурные же особенности присущи каждому из четырех порядков Многоножковых.

Так, для видов из порядка *Osmundales* характерно развитие однослойной ризодермы с редкими волосками, широкой не дифференцированной на зоны первичной коры и актиностелы, в центре которой расположен диархный тяж ксилемы, содержащий до 30 трахеальных элементов (при этом соотношение коры и стелы составляет 71% и 29% от толщины корней).

У видов папоротников из порядка *Schizaeales* выявлен ряд специфических микроструктурных признаков, имеющих диагностическое значение. Например, в первичной коре корней из рода *Ceratopteris* развиты крупные полости аэренхимы, подобные воздушным камерам или отсекам. Оригинальная шестигранная форма стелы отмечена в корнях папоротника *Lycopodium japonicum* (Thunb.) Sw.; а очень густые, подобные войлоку корневые волоски развиваются на поверхности корней у эпифитного папоротника *Vittaria flexuosa* Fee. Редкое явление лигнификации оболочек клеток паренхимы во внутренней зоне первичной коры корней отмечено у видов папоротников из родов *Platyserium*, *Aglaomorpha*, *Drynaria*.

Сравнительный структурный анализ корней у видов папоротников из 14 семейств, входящих в состав порядка *Cyatheaales*, позволил выявить их значительное сходство, а также обозначить различия по отдельным признакам микроструктуры. Например, таким как развитие экзодермы в коре корней *Onoclea sensibilis* L.; редукция корневых волосков у папоротников из семейства *Marsileaceae*; отсутствие всех придаточных корней и наличие только корневищ у водных папоротников из семейства *Salviniaceae*, и т.д.

Всего для исследованных представителей отдела Polypodiophyta предложено 14 структурных моделей корней и 8 структурных моделей корневищ.

Выявление у представителей четырех отделов сосудистых споровых растений высокоспецифичных для корней, корневищ и других подземных органов анатомических признаков позволило нам построить 36 графических «структурных моделей» и отразить с их помощью структурное многообразие в виде небольших компактных схем, удобных для сравнительного анализа и таксономической идентификации.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронин Н.С. Эволюция первичных структур в корнях растений // Учёные записки Калужского государственного педагогического института (Естественный факультет). – Калуга, 1964. – Вып. 13. – С. 3-179. – **Воронин Н.С.** Руководство к лабораторным занятиям по анатомии и морфологии растений. – М.: Просвещение, 1972. – 160 с.

Жукова Л.А. Многообразие путей онтогенеза в популяциях растений // Экология. – 2001. – № 3. – С. 169-176.

Мамаев С.А. Закономерности внутривидовой изменчивости семейства Pinaceae на Урале / Автореф. дис. . . . докт. биол. наук. – Свердловск, 1970. – 54 с. – **Мамаев С.А.** Формы внутривидовой изменчивости древесных растений (на примере семейства Pinaceae на Урале). – М.: Наука, 1973. – 284 с.

Рахтеенко И.Н. Корневые системы древесных и кустарниковых пород. – М.: «Гослесбумиздат», 1952.

Серебряков И.Г. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. – М.: Высшая школа, 1962. – 378 с. – **Серебрякова Т.И.** Учение о жизненных формах растений на современном этапе // Серия Ботаника, т.1. – М.: ВИНТИ, 1972. – С. 84-169.

Тахтаджян А.Л. Высшие растения (от псилофитовых до хвойных). Т. 1. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 488 с. – **Тахтаджян А.Л.** Происхождение и расселение цветковых растений. – Л.: Наука, 1970. – 146 с. – **Таршис Л.Г.** Структурное разнообразие подземных органов высших растений. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 194 с.

Хржановский В.Г., Пономаренко С.Ф. Практикум по курсу общей ботаники. – М.: Агропромиздат, 1989. – 416 с.

Шалыт М.С. Методика изучения корневой системы травянистых полукустарниковых и кустарниковых растений и ценозов в естественных условиях // РСФСР, Главное управление по заповедникам. Научно-методические записки, вып. 12. – М.: 1949. – С. 186-220.

Юрцев Б.А. Жизненные формы: один из узловых объектов ботаники // Проблемы экологической морфологии растений. – М., 1976. – С. 9-44.

Hagemann W. The relationship of anatomy to morphology in plants: a new theoretical perspective / International Journal of Plant Sciences (The Katherine Esau international Symposium). – 1992. – V.153. – № 3. – P.2.– S. 38-48.

Tarshis L.G., Tarshis G.I. Morphological intraspecific diversity of below-ground organs in herbs and dwarf shrubs inhabiting the Urals // Developments in Plant and Soil Sciences. – Vol. 82. Dordrecht, The Netherlands: Published by Kluwer Academic Publishers, 1998. – P. 155-163.

Поступила в редакцию
21 ноября 2006 г.