

5. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. – М.: Сов. Наука, 1952. – 391 с.
6. Серебряков И.Г. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1964. – Т. 69, № 5. – С. 72–89.
7. Серебрякова Т.И. Некоторые итоги ритмологических исследований в разных ботанико-географических зонах СССР // Проблемы экологической морфологии растений. – М.: Наука, 1976. – С. 216–238.
8. Флора СССР. Т. 29 / Ред. Е.Г. Боброва, Н.Н. Цвелева. – М, Л.: Наука, 1964. – 796 с.
9. Флора Крыма / Отв. ред. Н.И. Рубцов, Л.А. Привалова. – Ялта, 1969. – Т. 3, вып. 3 – 393 с.
10. Флора Европейской части СССР. Т. 7 / Отв. ред. А.Н.А. Федоров. – Л.: Наука, 1994. – 317 с.
11. Червона книга України. Рослинний світ. / Я.П. Дідух (ред.). – К.: Глобалконсалтинг, 2009. – С. 326.

*Статья поступила в редакцию 05.11.2015 г.*

Nikiforov A.R., Nikiforova A.A. Rhythological differences at development of *Lagoseris Callicephala* and *Lagoseris Purpurea* (Asteraceae). // Bull. of the State Nikit. Botan. Gard. – 2016. – № 118. – P. 58–63.

For the first time *Lagoseris callicephala* and *Lagoseris purpurea* were investigated from the point of view of seasonal differences. It concerns either blooming and fruiting terms or development peculiarities of vegetative sphere of shoots, development of flower-bearing stems and correlation of generative phase with different thermal conditions.

**Key words:** Mountain Crimea, *Lagoseris callicephala*; *Lagoseris purpurea*, seasonal development.

УДК 581.144.1

## СТРУКТУРА ЛИСТЬЕВ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ НА ПРИМЕРЕ ВИДОВ ПОДСЕМЕЙСТВА APIOIDEAE DRUDE (APIACEAE LINDL.)

Сергей Юрьевич Наумов

Луганский национальный аграрный университет,  
91008, г. Луганск, ЛНАУ, университетский городок  
mr\_sun@rambler.ru

На основании проведенных сравнительных морфолого-анатомических исследований закономерностей онтогенеза листьев ряда видов подсемейства Apioideae показано, что листья этих видов являются сложными, а не простыми рассечеными.

**Ключевые слова:** сельдерейные; простые листья; сложные листья; черешок; черешочек

### Введение

Листья бывают простые и сложные. Если у листа одна листовая пластинка, его называют простым. Если же на одном черешке с общим основанием располагается несколько обособленных пластинок, иногда даже с собственными черешочками, тогда такие листья называют сложными. Процесс формирования сложного листа напоминает ветвление, происходящее в одной плоскости, которое может идти до второго-третьего порядка и тогда образуются листья дважды- и триждыперистосложные, многократно

тройчатые и т.д. [4, 11, 21, 28 и др.]. А. Тахтаджян отмечает, что простой лист никогда не расчленяется на отдельные резко ограниченные сегменты, называемые листочками, в отличие от сложных листьев [3]. Листочки типичных сложных листьев снабжены сочленением, благодаря которым они во время листопада обычно опадают частями [16]. Указанная здесь особенность сложных листьев свойственна в основном древесным и кустарниковым растениям, из травянистых – только некоторым семействам, в частности, семейству Fabaceae Lindl. [13, 16, 29]. Однако в некоторых семействах травянистых растений формируются листья, которые сложно однозначно отнести к тому или иному типу – простым или сложным в связи с тем, что им не свойственно раздельное опадание листочеков. К таковым, в частности, следует отнести листья большинства видов подсемейства Apioideae, которые после полного отмирания остаются прикрепленными к стеблю. В литературных источниках нет единого мнения относительно их структуры. Большая часть авторов относит листья представителей подсемейства к простым в различной степени расчлененным [14-17, 22], другие авторы не определились в этом вопросе и часто противоречат сами себе [1], некоторые исследователи считают листья видов подсемейства сложными [10, 23, 26]. Таким образом, целью наших исследований было однозначное определение типа листьев на основании полученных нами данных у некоторых представителей подсемейства Apioideae.

### Объекты и методы исследований

Объектами исследований служили виды растений подсемейства Apioideae Drude. Семена *Levisticum officinale* Koch. получены из Всероссийского института растениеводства им. Н.И. Вавилова. Семена некоторых культурных видов подсемейства, в частности, *Apium graveolens* L., *Daucus sativus* (Hoffm.) Roehl., *Foeniculum vulgare* Mill., *Petroselinum crispum* (Mill.) A.W. Hill. приобретены в розничной торговле. Дикие виды подсемейства *Bupleurum rotundifolium* L., *Conium maculatum* L., *Daucus carota* L. собраны во время ботанических экспедиций на юго-востоке Украины. На территории Никитского ботанического сада (Крым) собраны и исследованы *Bupleurum asperuloides* Heldr., *Bupleurum fruticosum* L. Растения *Bupleurum woronowii* Manden. собраны во время экспедиции на г. Чатыр-Даг.

Выращивание растений производили как в лаборатории светокультуры, так и в полевых условиях. За всеми растениями проводили регулярные наблюдения на протяжении всего жизненного цикла. Морфологические особенности листьев видов семейства Apiaceae и некоторых других травянистых растений изучали на живом и гербарном материале. Изображения листьев получали как традиционным способом фотографирования, так и с применением компьютерной техники. Для иллюстрации исследования автор использовал оригинальные фотографии, обработанные на компьютере с помощью таких программ как Adobe Photoshop, Corel Draw.

Анатомическое строение черешков изучали на поперечных срезах. Использовали розеточные листья виргинильных особей. Поперечные срезы в 5-8-кратной повторности делали в средней части черешка полностью сформированных листьев, так как именно в этой части структура их наиболее константна [15]. Материал фиксировали в смеси Карнua. Затем приготавливали по общепринятой методике серийные микротомные поперечные срезы толщиной 10-12 мкм. Окраску срезов производили гематоксилином Эрлиха с подкраской генциановым фиолетовым или метиленовым синим [27]. Строение черешков и черешочков изучали под микроскопом МБИ-3. Микрофотографии получили с помощью цифровой камеры Olympus SP350 [9].

### Результаты и обсуждение

Для целей классификации любых органов или организмов необходимо их изучение в то время, когда они полностью сформировались. Это относится, в частности, и к листьям.

Изучение развития листьев в онтогенезе в целом с применением только морфологических методов не может однозначно помочь в решении вопроса об их отнесении к простым или сложным, т.к. на ранних этапах развития простых рассеченных и сложных листьев их онтогенез протекает сходно в результате пролиферации клеток кастальной и интеркастальной тканей [11, 13, 23, 25, 26]. В последние годы интенсивные исследования на модельных растениях привели к идентификации определенного числа генов, контролирующих рост и развитие растений. В результате было показано, что сложные листья образуются из развивающихся простых индукцией класса I *KNOTTED*-подобных генов (*KNOX1*, а также генов *ARP*, *FLO*, *PHAN*) [20, 21, 24]. Эти гены были обнаружены у *Solanum lycopersicum* L., у которых их активность ведет к более высокой расчлененности сложных листьев [24]. Они были найдены и у представителей Apioideae и, в частности, у *Pimpinella anisum* L. и *Daucus carota* L. Правда, стоит отметить, что листья *Pimpinella anisum* авторы считают простыми, образующимися из сложных примордиев, указывая при этом, что другие виды рода *Pimpinella*, как и в целом многие представители семейства Apiaceae, имеют высоко расчлененные листья. Т.о. авторы предполагают, что простые листья *Pimpinella anisum* имеют вторичное происхождение, несмотря на наличие сложных примордиев [19]. Возможно, они не учитывают тот факт, что для аниса, как и для других видов подсемейства Apioideae, характерна гетерофилляния. Ранее нами было установлено, что в течение онтогенеза у *Pimpinella anisum* первыми образуются простые листья, которые в последующем сменяются непарноперистосложными с 9-ю листочками [12].

Применение различных методов (физиономический, структурный, ритмологический, анатомический) анализа строения листьев у представителей семейства Apiaceae показало, что у изученных видов, входящих в подсемейство Apioideae, большая часть листьев, формирующихся в течение онтогенеза, обладает всеми морфологическими признаками сложных листьев. Исключение составляют представители рода *Bupleurum*, онтогенез листьев которого представляет отдельную проблему, требующую разрешения, в связи с наличием в этом таксоне видов с листьями, обладающими как сетчатым, так и параллельным жилкованием. Листья же большинства видов Apioideae несут более двух листовых пластинок, прикрепленных к рахису при помощи ясно выраженных черешочков, позволяющих листочкам располагаться в различных плоскостях по отношению к источнику света. Рахисы, как и черешочки боковых листочков, у различных видов сохраняют типичное строение, свойственное черешку – у одних видов они круглые, у других желобчатые. Однако во всех случаях на них нет каких-либо «оторочек» (полосок листовых пластинок), поэтому нет оснований называть боковые листочки сегментами простого листа. Кроме того, черешки, черешочки и рахисы листьев представленных видов подсемейства Apioideae состоят из тканей трех типов: покровной, основной и проводящей; проводящие пучки отделены друг от друга прослойками основной паренхимы (подобно первичной структуре стебля некоторых травянистых растений [18]); отличаются радиальной симметрией, т.е. их можно отнести к осевым структурам.

У большинства изученных видов, как уже отмечалось выше, формирование сложных листьев напоминает ветвление, начинающееся с отхождения в черешке и рахисе проводящих пучков и продолжающееся до второго-четвертого порядков; при этом морфологическое строение узлов ветвления сходно с узлами ветвления листьев,

которые бесспорно относят к сложным, в частности, с узлами ветвления тройчатосложных листьев *Melilotus albus* Medik.

В целом следует подчеркнуть, что черешочки устроены принципиально так же, как черешки. В частности, у *Conium maculatum* крупные черешочки и первого, и второго порядков имеют в центре полость, что не характерно ни для листовой пластинки вообще, ни для ее центральной жилки, но является особенностью черешков. По мере продвижения к верхушке листа и к верхушкам боковых листочков, полость в рахисе и черешочках становится все меньше и заменяется рыхлой паренхимной тканью белого цвета. Подобные признаки строения узлов, черешков, рахисов и черешочек встречались практически у всех исследованных видов подсемейства Apioideae [5, 7, 8].

У представителей подсемейства Apioideae достаточно часто наблюдалось явление отмирания листочков сложного листа, не имеющих признаков повреждений. Листочки не опадали, оставались в прикрепленном состоянии вплоть до гибели всего листа. Это отмечалось у *Apium graveolens*, *Conium maculatum*, *Daucus carota*, *Peucedanum ruthenicum* и других.

Отвлекаясь от вышеприведенных данных можно предположить: если обязательной особенностью сложных листьев считать их подразделение на листочки с черешочками, то проблема может быть решена путем сравнения строения черешочек и черешков. А именно, если черешочек цилиндрический и его строение сходно со строением черешка, мы имеем дело со сложным листом. Анатомические исследования показали, что по строению листочки сложного листа подобны первым простым листьям того же вида. В частности, черешочки листочков сохраняют типичное строение, характерное для черешков, а у некоторых видов, например, у *Apium graveolens*, они обладают даже более сложным строением, в сравнении с черешком первого настоящего листа (рис. 1). Так, из рисунка видно, что в отличие от черешка первого настоящего листа (рис. 1Г), в черешочке латерального листочка сформировались пять закрытых коллатеральных пучков, три из которых крупные и два, расположенные в выступах желобка, мелкие (рис. 1Д). Кроме того, в черешочке напротив проводящих пучков развиты тяжи углковой колленхимы, отсутствующие в черешке. Черешочек нельзя назвать частью сегмента или доли листовой пластинки.

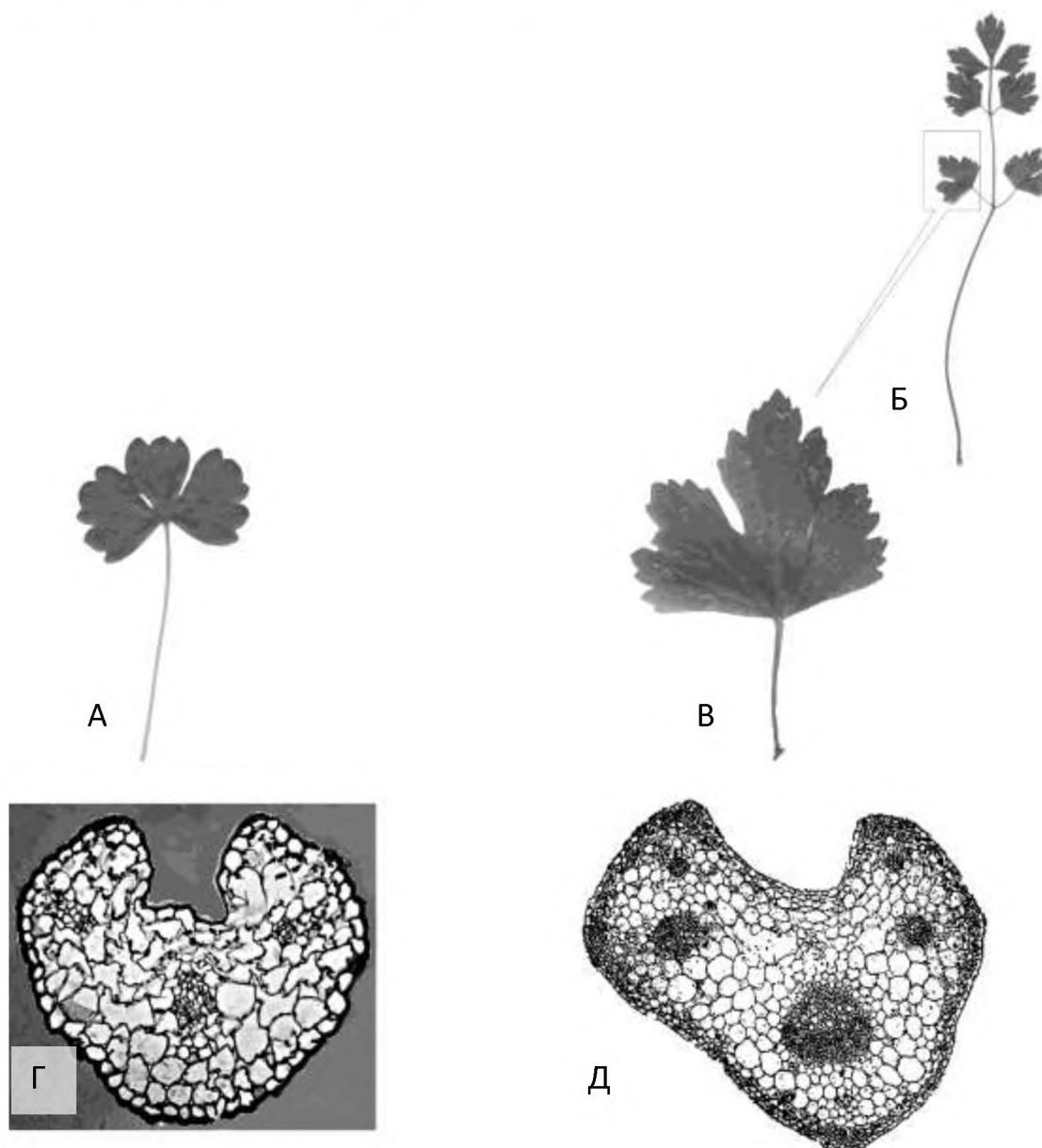
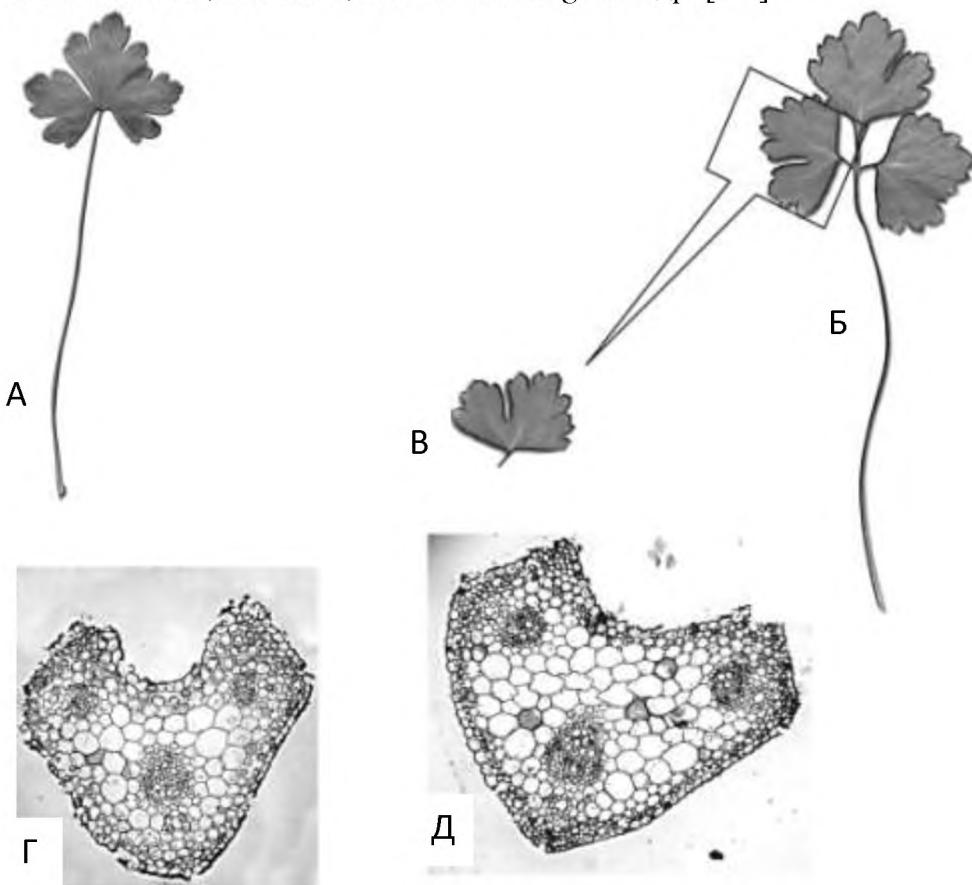


Рис. 1 Первый настоящий лист (А), непарноперистосложный лист (Б) и отсеченный латеральный листочек (В) *Arium graveolens*: Г – срез черешка первого настоящего листа (гематоксилин, ув. 20x7); Д – срез черешочка латерального листочка (гематоксилин, ув. 10x10)

Первый настоящий лист *Petroselimum crispum* простой, рассеченный на три сегмента (рис. 2 А). Черешок длинный, желобчатый, в поперечном разрезе близок к треугольному, сверху покрыт одним слоем клеток эпидермиса, под которым располагается два слоя клеток хлоренхимы (рис. 2 Г). Большая часть черешка заполнена овальными клетками основной паренхимы, в толще которой располагается три проводящих пучка. Следующим у *P. crispum* формируется тройчатосложный лист (рис. 2 Б). Черешочек нижней пары боковых листочков по своему строению сходен с черешком первого листа. Разница заключается лишь в том, что в черешочке напротив проводящих пучков под клетками эпидермиса и в выступах желобка развиты тяжи колленхимы, отсутствующие в черешках первых листьев (рис. 2 Д). Кроме того, линейные размеры черешков больше таковых черешочков. Подобные небольшие различия в строении черешков простых листьев и черешочков сложных листьев одного

и того же вида растений подсемейства Apioideae характерны и для других изученных видов: *Daucus sativus*, *D. carota*, *Foeniculum vulgare* и др. [5-8].



**Рис. 2** Первый настоящий лист (А), тройчатосложный лист (Б) и отсеченный латеральный листочек (В) *Petroselinum crispum*; Г – срез черешка первого настоящего листа (гематоксилин, ув. 8x7); Д – срез черешочка латерального листочка (гематоксилин, ув. 8x7)

Известно существование двух гипотез, объясняющих гомологию простых и сложных листьев. Первая гипотеза, предложенная Sattler R. и Rutishauser R., уравнивает отдельные листочки сложного листа с простыми листьями. Вторая гипотеза, предложенная Kaplan D., трактует целый сложный лист как эквивалент простого листа [20]. Полученные нами данные свидетельствуют в пользу первой гипотезы, т.к. по анатомическому строению листочки сложного листа сходны с простыми листьями того же самого растения, а в большинстве случаев имеют и более сложное строение [5-9].

### Выводы

1. Изученные листья представителей подсемейства Apioideae обладают всеми признаками сложных листьев. Типичные сочленения в узлах, позволяющие листочкам сложного листа самостоятельно опадать, отсутствуют. По нашему мнению, применение термина «сочленение» в случае сложных листьев, не совсем уместно, т.к. в процессе заложения и развития сложных листьев никаких процессов сочленения частей не происходит. Известно, что сложный лист развивается как единое целое [11, 13, 21, 23, 25, 26 и др.] и как уже отмечалось выше, в узлах происходит разветвление проводящих пучков с сопутствующими элементами механической ткани.

2. Основываясь на полученных нами результатах исследований, считаем, что листья представителей Apioideae, состоящие из нескольких обособленных листовых пластинок, вне зависимости от того, опадают они отдельно или лист отмирает целиком,

следует считать сложными. Заметим в этой связи, что Линней К. [4] разграничивал простые и сложные листья именно по степени их расчлененности.

### Благодарности

Автор приносит свою благодарность старшему научному сотруднику Ботанического института им. В. Комарова (Санкт-Петербург, Россия) доктору Оскольскому А.А. за полезные консультации и советы при обсуждении статьи.

### Список литературы

1. Ботанический атлас / Под общ. ред. Б.К. Шишкина. – М.-Л.: Сельхозиздат, 1963. – 504 с.
2. Гендельс Т.В. Особенности морфогенеза листа двудольных// Ботан. журн. – 1988. – Т. 73, № 11. – С. 1554-1559.
3. Жизнь растений в 6-ти тт. / Под общ. ред акад. А.Л. Тахтаджяна. – М.: Просвещение, 1980. – Т. 5. Ч. 1. – 430 с.
4. Линней К. Философия ботаники. – М.: Наука, 1989. – 456 с.
5. Наумов С.Ю. Анатомічні дослідження листків *Petroselimum crispum* (Mill.) A.W.Hill. // Укр. ботан. журн. – 2007. – Т. 64, № 6. – С. 901-904.
6. Наумов С.Ю. Формообразование листьев *Daucus carota* L. в течение онтогенеза // Збірник наукових праць ЛНАУ. – Луганськ: „Елтон-2”, 2007а. – № 75 (98). – С. 87-93.
7. Наумов С.Ю., Бриль О.А. Анатомические исследования васкулярной системы листьев *Daucus carota* L. // Збірник наукових праць Луганського НАУ. – 2007. – № 79 (102). – С. 32-40.
8. Наумов С.Ю., Злобина А.А. Изменение васкулярной системы листьев прикорневой розетки *Foeniculum vulgare* Mill. // Збірник наукових праць Луганського НАУ. – 2008. – № 83. – С. 73-80.
9. Наумов С.Ю., Соколов И.Д. Досвід використання цифрових пристрій у біології // Науковий вісник Волинського державного університету ім. Л. Українки. – 2004. – № 4. – С. 76-79.
10. Сацыгерова И.Ф. Борщевики флоры СССР – новые кормовые растения. – Л.: Наука, 1984. – 223 с.
11. Серебряков И.Г. Морфология вегетативных органов высших растений. - М.: Гос. изд-во «Сов. наука», 1952. – 391 с.
12. Соколов И.Д., Наумов С.Ю., Миняева И.В., Шелухов П.В. Формообразование листьев в онтогенезе аниса (*Anisum vulgare* Gaertn.) // Вісник Донецького університету. Серія А. Природничі науки, 2001. – № 2. – С. 294-297.
13. Тен А.Г. Рост листа бобовых растений в онтогенезе // Вопросы морфологии, роста и развития растений: Труды Целиноградского СХИ. – 1973. – Т. 9, вып. 3. – С. 25-49.
14. Тихомиров В.Н. Происхождение, эволюция и система семейства зонтичных (Umbelliferae Juss. – Apiaceae Lindl.): Автореф. дис. докт. биол. наук / МГУ им. М. Ломоносова. – М., 1977. – 39 с.
15. Тихомиров В.Н., Яницкая Т.О., Пронькина Г.А. Зонтичные Средней России. Определитель по вегетативным признакам. – М.: Аргус, 1996. – 88 с.
16. Федоров Ал.А., Киртичников М.Э., Артюшенко З.Т. Атлас по описательной морфологии высших растений: Лист. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 302 с.
17. Флора СССР / Ред. Б.К. Шишкина. – М.-Л.: изд-во АН СССР, 1950. – Т. XVI. – 648 с.
18. Эзая К. Анатомия семенных растений. – М.: «Мир», 1980. – 558 с.

19. Bharathan G., Goliber T.E., More C., Kessler Sh., Pham T., Sinha N.R. Homologies in leaf form inferred from *KNOX1* gene expression during development // Science, 2002. – Vol. 296, N 5574. – P. 1858-1860.
20. Champagne C., Sinha N. Compound leaves: equal to the sum of their parts? // Development, 2004. – Vol. 131. – P. 4401-4412.
21. Cronk Q. The Molecular Organography of Plants.-Oxford: University Press, 2009.-259 p.
22. De Candolle Aug. P. Prodromus systematis naturalis regni vegetabilis. – Paris, 1830. – V. 4. – 683 p.
23. Eberwein R.K. Bau und ontogenese unkonventioneller Blätter des typs 'unifaziale Phyllome' und deren beitrag zur theorie des spermatophytenblattes: Dis. Doktors der Natur. / Rheinisch-Westfälischen Technischen Hochschule Aachen. Österreich, 1995. – 77 p.
24. Eckardt N.A. Evolution of compound leaf development in Legumes: Evidence for overlapping roles of *KNOX1* and *FLO/LFY* genes // Plant cell. – 2007. – Vol. 19. – P. 3315-3316.
25. Gerrath J.M., Lacroix, C.R. Heteroblastic sequence and leaf development in *Leea guineensis* // Int. J. Plant Sci., 1997. – Vol. 158 (6). – P. 747-756.
26. Guedes M. Leaf morphology in the Umbelliferae: Rachis, unifaciality, stipels and pinna insertion // Phyton. 1984. – Vol. 24. – P. 257-272.
27. Lillie R.D. Histopathologic technic and practical histochemistry. New York: 1965. 645 p.
28. Meyen S.V. Plant morphology in its nomothetical aspects // Bot. Rev. 1973. – Vol. 39, № 3. – P. 205-260.
29. Takhtajan A.L. Diversity and Classification of Flowering Plants. New York: Columbia University Press, 1997. – 643 p.

*Статья поступила в редакцию 23.12.2015 г.*

**Naumov S.Yu. Leaf structure of herbaceous plants, cultivars of Apioideae Drude subfamily (Apiaceae Lindl.) as study cases.** // Bull. of the State Nikit. Botan. Gard. – 2016. – № 118. – P. 63-70.

In the course of comparative morphological and anatomical researches of leaf ontogeny mechanisms within a number of cultivars belonging to Apioideae subfamily, it was revealed their leaves are truly compound.

**Key words:** Apioideae; simple leaf; compound leaf; petiole; petiolule.

УДК 581.522.68

## ИНТРОДУКЦИЯ *EREMURUS ROBUSTUS* (REGEL) REGEL В ЛУГАНСКЕ

**Сергей Юрьевич Наумов<sup>1</sup>, Людмила Ивановна Сигидиненко<sup>2</sup>**

Луганский национальный аграрный университет  
91008, г. Луганск, аграрный университет  
sergey.naumov@mail.ru

Отмечен результат успешной интродукции растений вида эремуруса мощного, посадочный материал которого был предоставлен сотрудниками Никитского ботанического сада. На третий год жизни в условиях г. Луганска растения зацвели, образовали плоды и полноценные семена.

**Ключевые слова:** *Eremurus robustus*; интродукция; ритмы роста и развития

### Введение

Эремурус мощный – сокращающийся эндемик Тянь-Шаня и Памиро-Алтая с разорванным ареалом [6, 8]. В связи с усилением антропогенных изменений природной