

А. А. Паутов, М. А. Романова, М. П. Баранов

СТРУКТУРНАЯ БОТАНИКА В САНКТ-ПЕТЕРБУРГСКОМ (ЛЕНИНГРАДСКОМ) УНИВЕРСИТЕТЕ

Начало преподавания структурной ботаники в университете в качестве самостоятельной дисциплины связано с именем И. О. Шиховского (1805–1854), возглавившего кафедру в 1840 г. Он читал курс «Органография и физиология растений». Но к анатомии растений обращались и до него. Во всяком случае микроскоп для ботанических занятий появился в Ботаническом кабинете еще при Г. П. Бонгарде. Он был куплен за 320 р. В Центральном историческом архиве сохранился документ, датированный 1831 г. «О покупке для ботанических лекций в университет микроскопа у г. проф. Эренберга» [1]. Первая магистерская диссертация по анатомической тематике защищена в 1860 г. Августом Вржесниовским, впоследствии ставшим профессором в Польше. Она была посвящена анатомии листа.

После создания в 1861 г. в Санкт-Петербургском университете кафедры анатомии и физиологии растений, анатомические исследования первоначально сосредоточились главным образом на ней. Их возглавил А. С. Фаминцын, ученик Л. С. Ценковского. С 1870-х гг. основными объектами его исследований стали высшие растения. Здесь принципиально важно подчеркнуть использованные им подходы. Во-первых, изучение растений охватывало различные уровни их организации: организм в целом, его органы, слагающие их ткани и, наконец, отдельные клетки. Во-вторых, исследовались не только сформированные структуры, но и их становление в процессе развития. В-третьих, для выявления общих закономерностей в качестве модельных объектов А. С. Фаминцын использовал далекие в систематическом отношении виды, относящиеся к различным жизненным формам. В-четвертых, он пытался связать структурные изменения с физиологическим состоянием растений. Столь разносторонние подходы позволили ему получить ряд качественно новых данных. Так, А. С. Фаминцын внес принципиальные коррективы в имевшиеся представления о способе заложения почек у голосеменных и цветковых растений. Он опроверг мнение Л. Кни и Е. Варминга, считавших, что пазушная почка образуется из тканей кроющего листа. По А. С. Фаминцыну, зачаток пазушной почки возникает из тканей стеблевой части верхушки побега. Пазушные почки закладываются у разных видов на разном расстоянии от конуса нарастания, выше кроющего листа. У некоторых видов в процессе дальнейшего роста побегов они могут смещаться, меняя свое первоначальное пазушное положение.

Паутов Анатолий Александрович — д-р биол. наук, профессор, заведующий кафедрой, Санкт-Петербургский государственный университет; e-mail: pautov@bio.spbu.ru; irapautova@mail.ru

Романова Марина Андреевна — доцент, Санкт-Петербургский государственный университет; e-mail: marinaromanova@mail.ru

Баранов Максим Павлович — доцент, Санкт-Петербургский государственный университет; e-mail: mapabar@yandex.ru

© А. А. Паутов, М. А. Романова, М. П. Баранов, 2013

Среди выпускников кафедры анатомии и физиологии растений нельзя не упомянуть таких блестящих анатомов, как О. А. Баранецкого, внесшего большой вклад в понимание дифференциации тканей в верхушке вегетативного побега цветковых растений, и И. П. Бородина — основателя Русского ботанического общества. И. П. Бородин возглавил кафедру в 1889 г. после перехода А. С. Фаминцына в Академию наук и сохранил эту работу до 1893 г. с заведованием кафедрой ботаники в Лесном институте.

Морфолого-анатомические исследования проводились в этот период и на другой ботанической кафедре, возглавляемой А. Н. Бекетовым. Особое место среди интересовавших его вопросов занимала проблема формообразования. По мнению А. Н. Бекетова, решающая роль в этом процессе принадлежит окружающим условиям. В качестве доказательства данного положения он указывал на сходство в строении систематически далеких растений, находящихся в одинаковых условиях обитания. Однако формообразование, согласно А. Н. Бекетову, носит сложный характер. Хотя и можно выделить ведущие факторы среды, на растения действуют многообразные комбинации этих условий, которые к тому же претерпевают изменения в разное время года, разные месяцы, недели, часы суток. Тем самым он вскрывал исторический аспект данной проблемы. Каждая форма, по словам А. П. Бекетова, есть продукт деятельности многих причин. Одни из них действовали лишь в прошлом, другие действовали в прошлом и продолжают действовать в настоящем, третьи оказывают свое влияние лишь в настоящем. Кроме условий среды, важная роль в формообразовании принадлежит взаимному влиянию различных частей растения. Эти идеи высказывались им еще в докторской диссертации «О морфологических отношениях листовых частей между собою и со стеблем» (1858). В ходе ее выполнения были рассмотрены связи между размерами частей листа, его формой и филлотаксисом, положением жилок в основании пластинки и пучков листового следа в стебле и пр. По результатам исследования его автор сделал вывод, согласно которому форма растений подчиняется законам соотношения их частей между собой и с условиями внешней среды. А. Н. Бекетова очень интересовали вопросы не просто структурной, а именно структурно-функциональной организации растений. Не удивительно, что он хотел видеть в числе сотрудников кафедры К. А. Тимирязева.

Приведенные примеры наглядно показывают, что во второй половине XIX века в университете велась активнейшая исследовательская работа в области морфологии и анатомии растений, результатом чего явились защиты диссертаций на степени магистра и доктора. Усилению научной работы способствовало и введение в 1880-х гг. штатной ассистентуры. С этого момента профессора кафедр получили больше времени и возможностей для исследований. Их результаты, наряду с многочисленными сведениями из научной литературы, включались в учебный процесс. Значительное внимание в этот период уделялось учебной литературе. Вышел в свет целый ряд оригинальных отечественных учебников. Среди них: «Курс ботаники. Руководство для университетских слушателей» (1878), «Учебник ботаники» (1880–1883) А. Н. Бекетова, «Анатомия и физиология растений» (1880), «Анатомия растений» (1881) А. С. Фаминцына, «Анатомия растений» (1888) И. П. Бородина. Был опубликован сделанный А. Н. Бекетовым перевод книги Де Бари «Сравнительная анатомия вегетативных органов явнотрачных и папоротникообразных растений» (1877).

К сожалению, в 1889 г. университет покинул А. С. Фаминцын, в 1893 г. И. П. Бородин, в 1896 г. ушел в отставку А. Н. Бекетов. Уехал в Киевский университет, где стал профессором кафедры физиологии растений, О. В. Баранецкий. В 1901 г. кафедра ана-

томии и физиологии растений была переименована в кафедру физиологии растений. Ее возглавил В.И. Палладин, основные научные интересы которого были связаны с биохимией дыхания и брожения. К анатомии растений обращались в дальнейшем на этой кафедре лишь эпизодически. И все-таки немало выпускников кафедры физиологии растений стали в дальнейшем анатомами растений.

Что касается кафедры А.Н. Бекетова, то здесь основное внимание было сосредоточено на вопросах систематики и географии высших растений. Данные направления продолжали развиваться в послереволюционные годы, когда к заведованию кафедрой в 1918 г. пришел В.Л. Комаров. Он читал общий курс ботаники (морфология растений с основами систематики), а также экологии растений.

О высоком уровне, на котором преподавалась в это время анатомия в университете, можно судить по учебнику «Введение в ботанику» В.Л. Комарова, вышедшему в 1949 г. Как известно, это курс лекций, который читал В.Л. Комаров в Ленинградском государственном университете и который был застенографирован в 1935 г. В нем представлены материалы по анатомии различных органов, главным образом, цветковых растений. «Введение в ботанику» органически связано с «Практическим курсом анатомии растений» В.Л. Комарова, выдержавшим с 1905 по 1941 г. 8 переизданий. Такое большое число переизданий, безусловно, свидетельствует о несомненных достоинствах «Практического курса». Он давал студентам прочные знания основ анатомической науки. Однако на кафедре в тот период не было сотрудников, углубленно занимавшихся анатомией. В стремлении преодолеть такой пробел В.Л. Комаров пригласил на кафедру О.Н. Радкевич, которая заняла в 1939 г. место штатного доцента (рис. 1).

Ольга Николаевна Радкевич (1881–1966) увлеклась ботаникой в 31 год, поступив на Высшие женские естественнонаучные курсы Лохвицкой-Скалон, где специализировалась у В.Л. Комарова. К этому времени она имела за плечами более 10 лет работы учителем русского и немецкого языков в нескольких известных Петербургских гимназиях, большой опыт общественной работы в Товариществе учителей, комиссии по беспризорным при Городской думе; принимала участие в революционном движении. Сдав экзамены при Петербургском университете, но, не успев завершить магистерскую диссертацию, в 1917 г. ради больной туберкулезом дочери О.Н. Радкевич была вынуждена уехать из революционного Петрограда в Среднюю Азию. Изначально Ольга Николаевна расценивала свой отъезд как кратковременный, но вернуться в Ленинград ей удалось лишь спустя 22 года. На новом месте она работала учительницей в ею же созданной сельской школе, преподавала биологию на подготовительных курсах во вновь организованном Среднеазиатском государственном университете (САГУ), а с 1920 г. вела различные ботанические дисциплины в качестве ассистента кафедры ботаники сельскохозяйственного и медицинского факультетов, доцента кафедры морфологии растений, а затем профессора кафедры

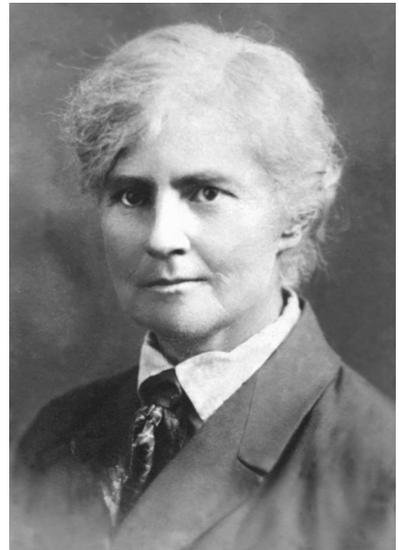


Рис. 1. О.Н. Радкевич

географии и систематики растений физико-математического факультета САГУ. В течение всего времени пребывания в Средней Азии; «скитаний по Туркестану», Ольга Николаевна не теряла связи с первым и главным наставником своей научной жизни В. Л. Комаровым. Самообразование в разных областях ботаники и стремление вернуться под его руководство стало смыслом ее жизни, в чем она без смущения признавалась Владимиру Леонтьевичу практически в каждом письме. Ольгу Николаевну связывали дружеские отношения с супругой Комарова Надеждой Викторовной Комаровой-Старк, благодаря которым она была в подробностях осведомлена о научной и педагогической деятельности на кафедре ботаники ЛГУ. Для расширения своего ботанического кругозора О. Н. Радкевич изучала флору Средней Азии, стремилась участвовать во всех организуемых в САГУ экспедициях: по Ферганской долине, Туркестанскому хребту, на Репетекскую песчаную станцию, в Копет-Даг, Каратау, на Памир, где работала с такими крупными учеными как П. А. Баранов, А. В. Благовещенский, Е. П. Коровин, И. А. Райкова. Ее увлекают структурные приспособления растений к экстремальным условиям обитания. О. Н. Радкевич собирает и обрабатывает огромный материал по анатомии, экологии и биоморфологии растений Средней Азии. В переписке с В. Л. Комаровым Ольга Николаевна обсуждает свою будущую диссертацию, посвященную строению и развитию корневых систем среднеазиатских видов рода *Sophora* — злостных сорняков. Позднее круг объектов и задач диссертационной работы существенно расширился. В него вошли виды, родственные изучаемым ею пустынным растениям, но имеющие другую жизненную форму и произрастающие в иных экологических условиях. На них она рассматривала пути трансформации отдельных тканей и их систем в эволюции растений. Результатом двадцати лет работы О. Н. Радкевич в Средней Азии стала написанная в форме эссе докторская диссертация «О принципах развития проводящего аппарата растений», которая была защищена в 1940 г. в Ленинградском государственном университете.

Критический анализ фактов и теорий лучших представителей американской, немецкой, британской, индийской и русской анатомических школ по вопросам формирования проводящей системы растений, подкрепленный оригинальными данными по анатомии более 100 видов растений, позволили ей сформулировать «принципы строения проводящей системы основного типа ангиосперм». Принимая точку зрения Годишо, Ганштейна и Фло о том, что первичная проводящая система побега образована системой листовых следов, О. Н. Радкевич подчеркивала двоякое влияние листа на гистогенез в стебле: на ранних этапах морфогенеза он индуцирует дифференциацию в стебле прокамбия и проводящих тканей в нисходящем направлении, а затем увеличивает приток ассимилянтов, стимулируя дифференцировку в стебле паренхимных (паренхиматоз), а в некоторых случаях и механических (склероз) тканей. Литературные и оригинальные данные по гистогенезу древесных и травянистых растений привели ее к мнению о том, что строение осевых органов зависит от типа узла, специфики нисходящей дифференциации листовых следов, степени развития радиальной паренхимы, продолжительности вегетативной и генеративной фаз онтогенеза, ритмики заложения и отмирания вегетативных и генеративных побегов и др. [2]. Отдельную роль О. Н. Радкевич отводила перициклу, рассматривая его в качестве важного конструктивного элемента стебля, от судьбы производных которого зависит отсутствие или наличие коры, его склеро- или суккулентоморфное строение [3, 4]. Так, при образовании из производных перицикла пробки происходит сбрасывание коры.

Сформулировав общие закономерности гистогенеза, О. Н. Радкевич дает объяснение «форм проводящего аппарата усложненной конструкции», «аномального» строения осевых органов. Например, проводящие пучки в сердцевине некоторых зонтичных и сложноцветных представляют собой «сложный узел» их соцветий, а дополнительные проводящие пучки в коре пустынных растений с редуцированными листьями появляются в результате того, что вхождение пучков листового следа растянуто на несколько междоузлий [5]. Причина «атипичного» строения корней некоторых пустынных растений — «нисходящее отмирание» веточных следов, ведущее к партикуляции [6].

Рассмотрев координации в развитии анатомического строения стебля с другими органами, О. Н. Радкевич предлагает оригинальную интерпретацию принципов развития проводящего аппарата разных структурных типов у несеменных и голосеменных растений, а также стелы и вторичного роста однодольных.

Для работ О. Н. Радкевич характерно глубокое понимание не только структурной ботаники, но и филогении, эволюции, палеоботаники, географии растений. Как станет общепринятым значительно позже, она «картирует» изучаемые признаки (например, разные варианты кольцевого и пучкового строения проводящей системы, распределение широких и узких лучей во вторичной ксилеме деревьев и трав) на филогенетическую систему и показывает, что сходство в анатомическом строении не обязательно свидетельствует о филогенетическом родстве. Примечательно, что О. Н. Радкевич не ограничивалась констатацией влияния листа на гистогенез в стебле, но пыталась вскрыть механизмы этого влияния, привлекая данные физиологии растений. Например, ею сделано предположение о том, что ауксин является не только гормоном роста, но и дифференциации, а количество сахара, притекающего к клетке, непосредственно влияет на формирование клеточной стенки. О. Н. Радкевич обращала внимание и на специфику клеточной дифференцировки у растений — способность растительных клеток к метаморфозу, говоря современным языком — на тотипотентность.

При безусловном интересе к крупным теоретическим проблемам О. Н. Радкевич решила ряд важных прикладных задач: описала сложную анатомию дубильных растений и каучуконосов, введенных в культуру; изучила анатомические процессы, происходящие при заболеваниях хлопчатника и картофеля; проанализировала анатомию риса в различных условиях полива [7].

Ольга Николаевна проработала в университете всего 11 лет, но сформулированные ею идеи на долгие годы определили подходы и методы изучения и преподавания анатомии растений на кафедре ботаники. О. Н. Радкевич были заложены основы читаемых до настоящего времени курсов «Морфология и анатомия растений», «Общая ботаника», «Сравнительная анатомия растений», «Экологическая анатомия растений», «Палеоботаника», «История развития ботаники» и др.

Научные идеи О. Н. Радкевич в стенах ЛГУ продолжали развивать ее ученицы В. К. Василевская и Е. А. Кондратьева-Мельвиль, а позже их ученики (рис. 2–4).

Вероника Казимировна Василевская была ближайшей ученицей и соратником О. Н. Радкевич. Начало ее научной деятельности связано со Среднеазиатским государственным университетом, где она училась с 1930 по 1933 г. и защитила диплом на кафедре морфологии растений. Еще в студенческие годы под влиянием О. Н. Радкевич у В. К. Василевской проявился четкий интерес к экологической морфологии и анатомии растений, в частности растений аридных областей. В 1933 г. выходит в свет ее первая научная публикация, выполненная совместно с О. Н. Радкевич,



Рис. 2. Е. А. Кондратьева-Мельвиль (слева) и В. К. Василевская

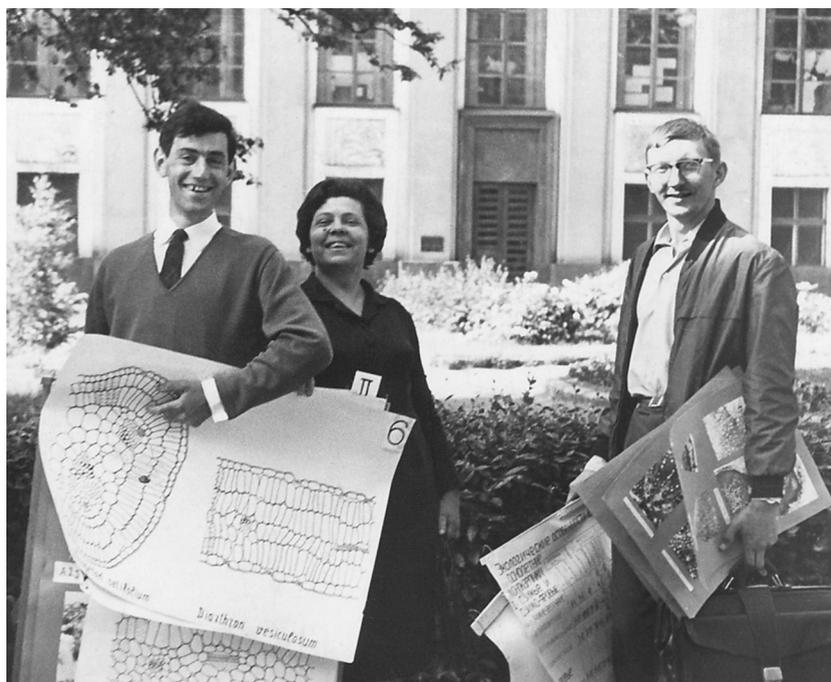


Рис. 3. В. К. Василевская со своими учениками М. П. Барановым (слева) и Б. Р. Васильевым



Рис. 4. Г. М. Борисовская проводит занятия по сравнительной анатомии

«Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Кара-Кумы». Важно отметить, что уже в первых работах сформулированы методические принципы, которые получили развитие в последующие годы. Среди них: необходимость анализа адаптации ко всему комплексу экологических факторов, возможность приспособления к одним и тем же экстремальным условиям разными путями, проблема формирования адаптивной структуры в онтогенезе, необходимость учета при анализе современной ситуации исторического фактора.

В 1934 г. В. К. Василевская поступила в аспирантуру при Ленинградском университете. Под руководством В. Л. Комарова она продолжила анатомо-экологические исследования пустынных растений. В период обучения в аспирантуре В. К. Василевская начала работать на основе среднеазиатских материалов и в области сравнительной анатомии (одна из работ — «Значение анатомических признаков в чешуе луковиц среднеазиатских тюльпанов для их систематики»). В это же время в ходе изучения регенерации у одуванчика В. К. Василевская обратилась к проблеме целостности растительного организма, корреляциям, проявляющимся при формировании органов и тканей. В дальнейшем корреляции будут рассматриваться на самых разных объектах, при решении различных вопросов. В 1962 г. выйдет обширная статья «О некоторых корреляциях в строении растений» [8].

Таким образом, уже в годы обучения в аспирантуре В. К. Василевская проявила себя как очень разносторонний исследователь. Ее занимали и методические проблемы, о чем свидетельствует важная в этом отношении работа «О значении анатомических коэффициентов как признаке засухоустойчивости растений» (1938). К ним она будет обращаться неоднократно [9, 10].

В 1938 г. В. К. Василевская защитила кандидатскую диссертацию на тему «Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии»,

материалы которой почти полностью были опубликованы в 1940 г. в «Ученых записках ЛГУ» [11]. На основе сопоставления примерно 240 видов, произрастающих в пустынях различного экологического режима, выявлены основные формы ксероморфоза, обусловленные, с одной стороны, различным сочетанием факторов среды, а с другой — систематическим положением растений.

После защиты кандидатской диссертации В. К. Василевская осталась работать на кафедре морфологии и систематики растений в должности ассистента в коллективе таких крупных ботаников, как В. С. Порецкий, С. В. Юзепчук, Б. К. Шишкин, Н. А. Наумов, О. Н. Радкевич, что, конечно же, оказало большое влияние на формирование ее не только как ученого, но и педагога.

В годы Великой Отечественной войны В. К. Василевская находилась в Туркмении на плодово-овощной станции ВИР в Кара-Кала. Параллельно с чисто технической работой она продолжила изучение воздействия аридных условий на формирование анатомической структуры растений. Основное внимание было обращено на строение листа — органа, наиболее показательного при экологических исследованиях. Изучались типичные ксерофиты Среднеазиатских пустынь. Их строение сравнивалось со строением мезофитов, анализировалось изменение листа под влиянием географического распространения и введения в культуру.

Несмотря на трудные условия военного времени, В. К. Василевская поступила в докторантуру к академику Б. А. Келлеру, в те годы председателю Туркменского филиала АН СССР. В 1945 г. она возвращается в Ленинград, где в 1950 г. защищает докторскую диссертацию. Ее материалы составили монографию «Формирование листа засухоустойчивых растений» (1954), в которой В. К. Василевская сформулировала принципы эколого-анатомических исследований. Эти принципы плодотворно используют и развивают ее ученики и последователи.

В. К. Василевская одной из первых начала проводить эколого-анатомические исследования в процессе развития растений. Она неоднократно указывала, что трактовка внутренней структуры ксерофитов, их отдельных анатомических признаков как результата прямого приспособления к конкретным условиям среды является упрощенной и часто неверной. Причины разных путей адаптивной эволюции в ходе формирования видов надо искать на стыке морфологии, систематики, геоботаники, географии растений [12, 13]. При видообразовании идет отбор наиболее адаптивного типа онтогенеза. Структурные изменения, которые оцениваются у дефинитивных форм, — результат изменений морфогенеза, могущих затрагивать самые ранние его этапы. При исследовании анатомического строения проростков двудольных В. К. Василевской были выявлены древние (анцестральные) признаки формирования проводящей системы.

В. К. Василевская уделяла пристальное внимание проблеме жизненных форм у высших растений. Посвященные биоморфам публикации начинают выходить в свет с 1945 г. В них показано, что анализ анатомического строения не только помогает классифицировать жизненные формы, но и освещает пути их эволюции в отдельных таксонах [14–16].

В разные годы В. К. Василевская читала курсы «Морфология и анатомия растений», «Экологическая анатомия растений», «Сравнительная анатомия растений», «Онтогенетический метод в анатомии растений».

Еще один яркий представитель этого поколения исследователей — Е. А. Кондратьева-Мельвиль. Она закончила биологический факультет ЛГУ в 1929 г. и первоначально

ее научные интересы лежали в далекой от анатомии области — фитоценологии. Заниматься же анатомией растений она начала только в конце 1940-х гг. у О. Н. Радкевич. В 1950 г. в «Трудах ЛОЕ» была опубликована ее первая работа по анатомии «Структурные процессы, происходящие при выщипывании веток у томатов». Уже в этой статье, а затем в кандидатской диссертации рассматривается проблема, к которой Е. А. Кондратьева-Мельвиль будет возвращаться в своих последующих публикациях — выявление морфогенетических связей между органами и тканями развивающегося растения. Экспериментально, путем удаления листьев, почек и побегов, находящихся на разных стадиях развития, был установлен ряд интересных закономерностей. Показано, в частности, что степень структурных изменений в проводящих пучках и распространение их в стебле определяется, прежде всего, возрастом удаляемого органа, его природой (почка, ветка или лист) и зависит от особенностей контакта проводящих пучков ветки и листа у разных растений. Например, выщипывание листового зачатка на ранней фазе его роста сопровождается дегенерацией его листового следа, вплоть до полного недоразвития. При этом задерживается рост пазушной почки, поскольку в норме она трогается в рост, когда листовые следы уже сформированы. Питание почки в начале ее роста происходит в значительной степени за счет листа. Задержка в развитии почки тем более выражена, чем теснее структурные связи между листом и его пазушной почкой. Если же пучки ветки не причленяются к пучкам листа, то этой зависимости нет. Чем старше удаляемый лист, тем слабее влияние операции на его проводящие ткани. Следствием удаления взрослого листа является усиление роста пазушной почки, так как листовая почка удаленного листа не отмирает, а переключается на обслуживание органов, с пучками которых он контактирует.

Е. А. Кондратьевой-Мельвиль рассмотрена целая серия подобных комбинаций. Изучив проводящий аппарат в его динамике, от семени до взрослого растения, она делает заключение, что между его звеньями, формирующимися по мере роста растения, создается глубокое взаимодействие, которое обуславливает взаимосвязь в росте органов.

Е. А. Кондратьева-Мельвиль занималась и древесными растениями. В частности, вышла в свет целая серия статей, посвященных проросткам таких древесных, как *Quercus robur*, *Caragana arborescens*, *Acer platanoides*. Постепенно она сосредоточивает основное внимание на однолетних двудольных растениях. Венцом этой работы явились две монографии: «Закономерности развития структуры проростков травянистых двудольных» (1969) и «Развитие структуры в онтогенезе однолетнего двудольного растения» (1979).

Глубокое знание проблемы, накопленные в ходе многолетних исследований новые данные позволили Е. А. Кондратьевой-Мельвиль подготовить для студентов оригинальный спецкурс «Морфологическое и анатомическое строение в онтогенезе однолетнего двудольного растения».

Важным этапом в развитии анатомической науки на кафедре явилось создание в 1971 г. в Биологическом научно-исследовательском институте ЛГУ по инициативе В. К. Василевской лаборатории морфологии и анатомии растений, ныне структурной ботаники, которую возглавил д-р биол. наук, проф. Б. Р. Васильев (рис. 5). Основные области научных интересов Бориса Романовича Васильева — экологическая анатомия растений, структурно-функциональная организации их вегетативных органов — побега и листа.

С самого начала в лаборатории велось активное изучение излюбленного объекта экологической анатомии — листа древесных растений различных природных зон



Рис. 5. Б. Р. Васильев (слева) и С. Ф. Колодяжный за работой на ВСМ

растающих в различных условиях. Вместе с тем нельзя не признать, что фактический материал носил главным образом описательный характер. Если же учитывать, в добавок к этому, что на растения действует целый комплекс почвенно-климатических факторов, то становятся очевидными сложности, возникающие при оценке влияния любого из них на признаки листьев. Разрешить данную проблему попытался Б. Р. Васильев. На выбранные им методические подходы повлияло присоединение в 1977 г. к лаборатории группы биометрии, возглавляемой Н. С. Ростовой, наследницей идей профессора П. В. Терентьева (рис. 6). Оно способствовало, в том числе технически, широкому применению в работе математических методов анализа данных. Важную роль в программном обеспечении работ сыграл С. Ф. Колодяжный (см. рис. 5).

Отметим несколько важных методологических аспектов исследования Б. Р. Васильева [17]. Во-первых, он сопоставил строение листьев древесных двудольных,

и специфических мест обитания: тропического дождевого леса Гвинеи (Сидибэ Каба), Средиземноморья (Б. Р. Васильев), мангровых лесов (В. А. Васильева), летнезеленых лиственных лесов Европейской России (Б. Р. Васильев), Дальнего Востока (В. А. Васильева) и др. Следует заметить, что с момента возникновения в XIX веке экологической анатомии растений, она опиралась на широкую ботанико-географическую основу. К описываемым в этой статье событиям сложилась достаточно полная картина о наиболее характерных чертах строения листьев растений, произ-



Рис. 6. Н. С. Ростова и Б. Р. Васильев обсуждают результаты работы

произрастающих в контрастных климатических зонах. Во-вторых, для выявления органоспецифических изменений в ходе эволюции листа цветковых растений в ответ на климатические колебания исследовался широкий спектр видов разной степени родства. В третьих, Б. Р. Васильев осуществил количественную оценку связи между строением листа и климатическими факторами.

В ходе исследования была выявлена серия зависимостей между зональными климатическими факторами и структурными преобразованиями листа, которые отражают, по мнению Б. Р. Васильева, закономерности адаптивной эволюции древесных двудольных. Так, при идиоадаптации температурный фактор обуславливает размеры клеток; влажность климата — число антиклинальных делений клеток в тканях пластинки и ее величину; атмосферное давление, в значительной мере, — плотность жилкования и т. д. Эта зависимость может быть выражена с помощью уравнений линейной регрессии. Весьма любопытны результаты их экстраполяции. Последняя интересна тем, что позволяет выйти за рамки фактического материала, который был использован при сопоставлении листьев древесных растений различных климатических зон, и оценить, соблюдаются ли установленные закономерности для других видов растений, произрастающих в иных природных зонах. Согласно уравнению, отражающему зависимость от годового количества осадков величины листа, последняя должна равняться нулю в климатических зонах, характеризующихся выпадением около 190 мм осадков (рис. 7). Иными словами, в этих условиях должны произрастать афилльные виды. Данное предположение согласуется с тем, что в действительности наблюдается у древесных растений аридных зон: в диапазоне от 100 до 250 мм годовых осадков находится зона полупустынь, и появляются афилльные виды.

Анализ распределения изученных видов в пространстве двух ведущих факторов: размера клеток эпидермы и числа их антиклинальных делений, выявленных в ходе компонентного анализа, показал, что представители рассмотренных климатических зон занимают в системе координат определенные области (рис. 8). Размеры областей отражают разнообразие листьев, растущих в них древесных двудольных. Обращает на себя внимание тот факт, что области всех зон перекрываются, т. е. в каждой из них есть виды, обладающие сходным строением листа. По мнению Б. Р. Васильева, маловероятно, чтобы большое число идентичных признаков могло возникнуть независимо в столь различных климатических условиях. Он полагает, что строение, свойственное листьям, расположенным вблизи центра системы координат, следует рассматривать в качестве наиболее близкого к анцестральному для двудольных покрытосеменных растений. В пользу этого предположения приводится тот факт, что в пределах изученных семейств ближе к центру системы координат размещены наиболее примитивные роды, а в пределах порядков — примитивные семейства. На основе данных о строении листьев, расположенных вблизи центра системы координат была дана характеристика анцестрального листа и определены климатические условия, в которых он мог возникнуть.

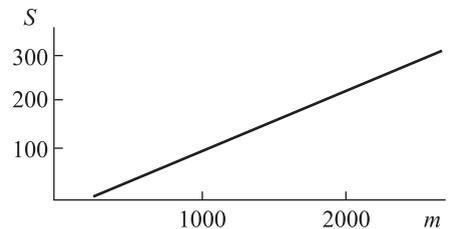


Рис. 7. Прямолинейная регрессия, характеризующая зависимость площади листа от влажности климата в зоне: m — годовое количество осадков (мм); S — площадь пластинки листа (см^2).

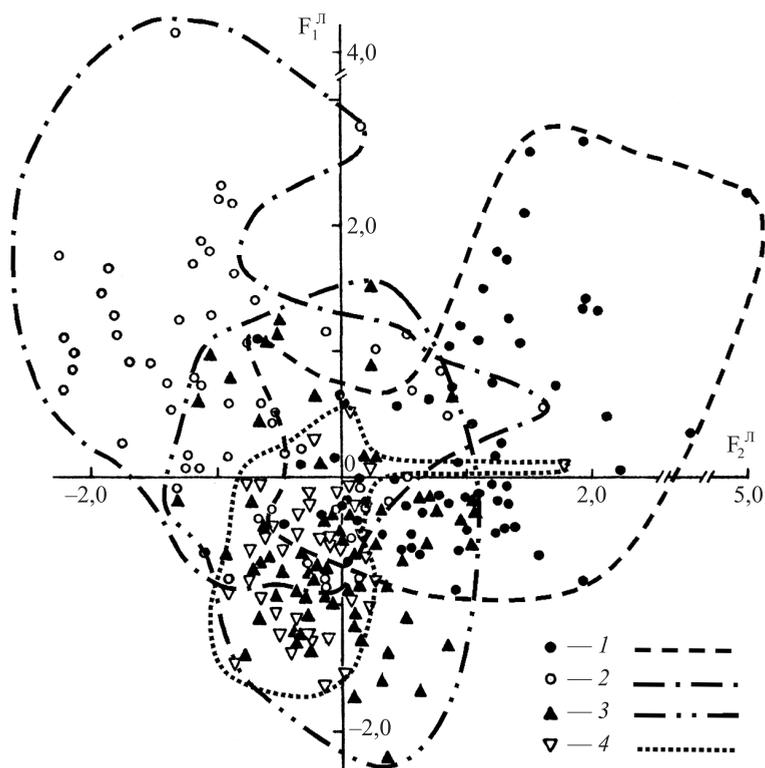


Рис. 8. Распределение видов древесных растений различных климатических зон по размеру клеток листа ($F_1^Л$) и числу их антиклинальных делений ($F_2^Л$):

1 — тропический дождевой лес; 2 — саванна; 3 — древесная растительность Средиземноморской области; 4 — листопадный лес умеренной зоны.

В этот период большое внимание уделяется разработке новых методов исследования. Предложены, в частности, получившие признание методы математического анализа роста органов растений, которые позволяют оценить скорость и ускорение роста в любой момент времени, рассчитать продолжительность всех его фаз, вычислить пластохронный возраст на основе измерения длины двух соседних листьев побега, находящихся практически на любой стадии роста, без привязки к 10-миллиметровому эталону [18–20].

Остается только сожалеть, что Б. Р. Васильев рано отошел от активной научной работы.

В эти и последующие годы на кафедре проводятся разнонаправленные исследования в области структурной ботаники. Изучается полиморфизм метамеров разного уровня в пределах растений из различных семейств цветковых растений (*Ranunculaceae*, *Rosaceae*, *Magnoliaceae*, *Apiaceae*, *Salicaceae* и др.) и, в частности, связь гетерофиллии с ритмом развития и типом нарастания побегов (Б. Р. Васильев, Н. И. Гольцова, Г. М. Борисовская, А. А. Паутов, Е. П. Карева, С. И. Попов, Н. В. Неговей). Обсуждается адаптивная ценность полиморфизма метамеров. Показано, что у растений при перестройке структуры кроны имеют место, как и в животном мире, все формы гетерохро-

нии (прогенез, неотения, акселерация и гиперморфоз) (А. А. Паутов). Предложена концепция секториальной организации апикальной меристемы (Б. Р. Васильев, А. А. Паутов).

Значительное внимание уделяется исследованию корня (на примере придаточных корней травянистых двудольных). Установлена связь их заложения с особенностями развития надземной части растения. Показана возможность возникновения придаточных корней в различных меристематических тканях корневища и обнаружено, что придаточный корень вдоль его продольной оси структурно неоднороден, часто происходит редукция числа лучей ксилемы [21, 22].

На примере семейства повиликовых А. В. Жуком проводится изучение морфолого-анатомических элементов специализации цветковых растений к паразитическому образу жизни. Высказано мнение, что гаустория повиликовых является структурой ограниченного роста, которая не гомологична корню. В отличие от корней, гаустории не имеют апикальной меристемы и корневого чехлика; их образование происходит не в результате эндогенного заложения в тканях корня и последующего деления клеток зачатка, а в ходе растяжения уже имеющихся клеток коры (рис. 9) [23, 24]. Решающее значение для успешного проникновения гаустории в стебель хозяина имеет анатомическое строение последнего. Начато изучение еще одной группы стеблевых паразитов — видов рода *Cassytha* L. (П. Д. Смирнов)

Установлено, что формирование почечных чешуй, катафиллов или листьев срединной формации на побегах древесных двудольных связано с изменением цитологической зональности конуса нарастания. Показано, что продолжительный рост почечных чешуй в период скрытого роста обуславливает дифференциацию широкого кольца вторичных тканей у основания почки. Таким образом, адаптивное значение почечных чешуй состоит не только в защите эмбриональных органов и меристемы, но и в том, что они стимулируют развитие кольца ксилемы, которая связывает проводящую систему дочерней почки с материнским побегом и обеспечивает трогающийся в рост побег широким кольцом проводящих тканей [25].

В 1999 г. руководство лабораторией принял А. А. Паутов. В настоящее время в ней работают научные сотрудники: В. А. Васильева, Г. Л. Гусарова, Ю. О. Сапач, О. В. Иванова. Основной акцент в исследованиях был смещен с оценки влияния факторов внешней среды на роль в процессах филломорфогенеза системной организации растений. Изучено строение листа и корреляции большого числа описывающих его организацию признаков у значительного числа видов разного уровня филогенетического развития. Вопреки бытовавшей когда-то точке зрения о чрезмерной изменчивости листа в зависимости от условий среды было показано, что в различных группах растений возникают специфические черты его системной организации [26]. Особый интерес представляют

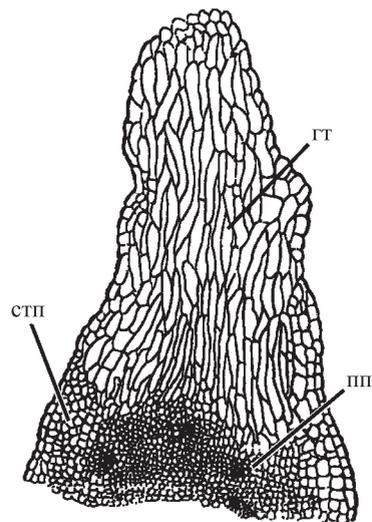


Рис. 9. Продольный срез гаустории повилики, не установившей контакт с хозяином:

гт — гаустория; пп — проводящий пучок; стп — стебель паразита.

два комплекса признаков. Первый включает в свой состав изменчивые и интегрированные признаки, которые отражают основные направления структурной адаптации в таксономической группе растений, разнообразие сложившихся в ней морфотипов. Ее эволюционная судьба успешна до тех пор, пока для освоения новых для жизни условий достаточно изменения этих признаков. Вместе с ними в системной организации той же группы растений имеются малоизменчивые и автономные признаки, которые слабо зависят как от внешних, так и от внутренних факторов. Они не претерпевают в процессе эволюции существенных изменений и стабильны в своем проявлении у всех представителей таксона, сохраняя достигнутый ими уровень системной организации, что обеспечивает поступательный характер эволюционных преобразований. Именно их консервативностью и защищенностью от возможных изменений зачастую объясняется упорное сохранение отдельными видами черт строения, не свойственных окружающим их представителям той или иной эколого-географической зоны, например, ксероморфных во влажном климате или мезоморфных в аридном, т. е. такие признаки накладывают ограничения на возможные изменения в таксономической группе. Это может привести к несоответствию структурно-функциональной организации изменившимся условиям среды, ослаблению конкурентной способности, гибели. Однако на большом количестве примеров показано, что, наряду с появляющимися в ходе становления групп разного таксономического ранга ограничениями и запретами, возникает ряд механизмов их преодоления.

Так, оказалось, что в филогенезе стабилизируются лишь некоторые черты строения той или иной системы тканей, определяя общий уровень ее организации. Их консервативность компенсируется повышенной пластичностью других характеристик той же системы тканей или набора признаков с аналогичной функциональной нагрузкой. Приведем только один пример. У черных тополей, характеризующихся обширным ареалом, консервативно строение адаксиальных слоев хлоренхимы и устьичного индекса нижней эпидермы, пластично — строение абаксиальных слоев хлоренхимы и распределение устьиц между верхней и нижней эпидермой (рис. 10).

С позиций ограничений и их преодоления стали понятными некоторые случаи «странного» метаморфоза, когда в процессе эволюции появляются структуры, дублирующие уже имеющиеся. Подобный пример демонстрируют филлодийные акации, у которых, наряду со сложными листьями или взамен их, формируются филлодии. Последние возникли на основе черешков и рахисов сложных листьев и лучше них приспособлены к аридным условиям. Именно филлодийные акации господствуют на наиболее засушливых территориях Австралии. Проведенное нами исследование показало, что филлодии действительно обладают более высокой способностью к регуляции водного баланса в условиях недостаточной водообеспеченности [27]. Лист и филлодий акаций демонстрируют разные пути адаптации к аридным условиям: пикноморфный и суккулентный. При этом у листьев выражена тенденция на водоудержание путем синтеза значительного количества слизей и нет генетических запретов на развитие водозапасающей ткани. Тем не менее специализированная водозапасающая ткань, свойственная филлодиям, так и не возникла в типичных листьях. Причина кроется в высокой консервативности небольшого числа слоев мезофилла в них. Следовательно, на образование водозапасающей ткани ушла бы часть и так очень ограниченного числа слоев хлоренхимы, что привело бы к сокращению ассимиляционной поверхности. Проблему разрешил метаморфоз, в результате которого из черешка и рахиса возникли

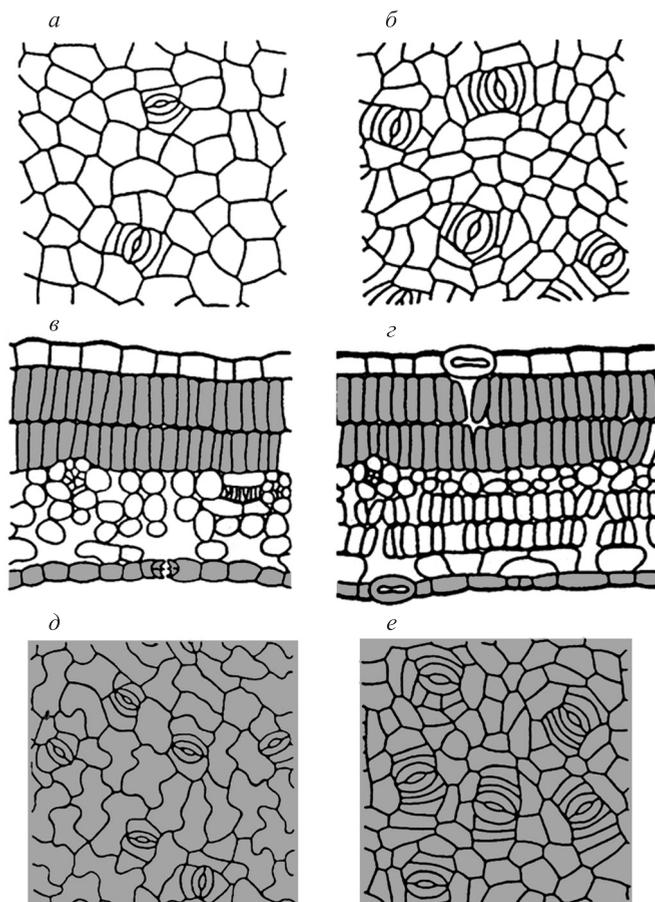


Рис. 10. Строение пластинки листа *Populus tianschanica* (а, в, д) и *P. sargentii* (б, г, е):

а-б — верхняя эпидерма; в-г — поперечный срез пластинки;
д-е — нижняя эпидерма.

Залиты ткани, характеризующиеся повышенной консервативностью ряда признаков в подроде *Aegeiros*, не залиты — повышенной пластичностью.

структуры с большим числом слоев клеток. Это создало структурную основу для возникновения водозапасающей ткани.

Существуют и другие пути преодоления ограничений. Они подробно рассмотрены в книге А. А. Паутова, посвященной закономерностям филломорфогенеза растений и содержащей некоторые результаты работы лаборатории в данном направлении [28].

Продолжено изучение отдельных тканей, прежде всего — гиподермы и эпидермы в листьях цветковых, а также апикальной меристемы споровых сосудистых растений.

Рассмотрение морфогенеза листьев ивовых показало, что гиподерма возникает очень рано, практически одновременно с заложением пластинки, когда длина листового зачатка составляет ~1 мм (рис. 11, а). При этом в клетках дифференцирующейся гипо-

дермы наблюдается объединение липидных капель, ретикулярных мембран и митохондрий в конгломераты с последующей диссимиляцией первых из них и появлением на их месте многочисленных вакуолей, сливающихся в более крупные (рис. 11, б). Другая особенность клеток субэпидермальных слоев пластинки листа состоит в образовании аутолитических вакуолей (рис. 11, в). В процессы деструкции вовлекаются крупные участки цитоплазмы [29]. Активный лизис цитоплазматических компонентов сопровождается интенсивным ростом клеток гиподермы. Развитие по этому пути приводит к формированию типичной гиподермы, для клеток которой в выросшем листе характерны сильная вакуолизация и отсутствие хлоропластов. При остановке процессов деструкции и образовании на базе оставшихся пластид многочисленных хлоропластов у ряда видов в дальнейшем из клеток гиподермы листового зачатка развивается типичная хлоренхима сформированного листа. Гиподерма возникла в ходе эволюции предковой для ивовых группы, вероятно, как ценогенез, т. е. как эмбриональное приспособление. В связи с этим важно подчеркнуть, что развивающийся листовый зачаток довольно часто подвержен воздействию тех же неблагоприятных факторов среды, что и сформированный лист. Но если у последнего имеются более или менее толстая клеточная стенка, кутикула и восковой налет, система, регулирующая транспирацию, то у зачатка ничего этого нет и быть не может в том виде, что у взрослого листа. Гиподерма появляется, на наш взгляд, в эволюции как структура, предохраняющая зачаток от обезвоживания. Ее возникновение из субэпидермальных клеток объясняется, по-видимому, тем, что дифференциация покровных тканей и проводящих пучков в центральной части мезофилла начинается очень рано. Развитие же хлоренхимы как фотосинтезирующей ткани задерживается, поскольку первоначально зачаток растет за счет гетеротрофного питания. На базе этой «незадействованной» ткани и формируется водозапасающая ткань. Она была особенно

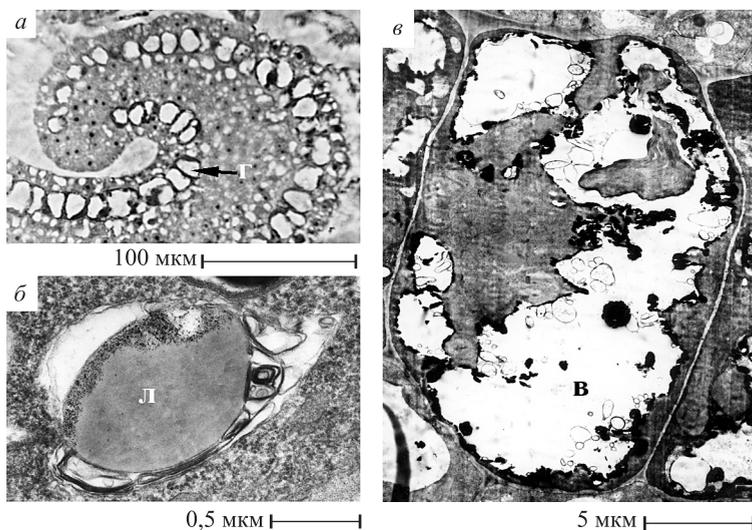


Рис. 11. Дифференцирующиеся клетки гиподермальных слоев мезофилла тополей:

а — поперечный срез зачатка листа *Populus usbekistanica*; б — липидная капля в клетке гиподермы *P. alba*; в — клетка гиподермы *P. alba*. Г — гиподерма, В — вакуоль, Л — липидная капля.

важна для листьев, находящихся на верхушке периодически приостанавливающего свой рост побега, т. е. при полициклическом росте. Позднее, по мере роста листа, она дифференцировалась в типичную хлоренхиму.

В ходе эволюции, с усложнением климатической ситуации, например, аридизацией климата, крайне адаптивными оказались те формы, в листьях которых дольше сохранялась водозапасающая ткань. В этом направлении и действовал отбор. Наиболее успешным он был, вероятно, у видов, быстро прекращающих рост и развитие листа. Таким образом, в данном случае мы имеем дело с педоморфозом, когда признаки, которые у предков были характерны для ювенильных стадий, сохраняются у их потомков во взрослом состоянии. Гиподерма обнаружена почти в половине семейств двудольных растений. Поскольку она нередко наблюдается лишь в растущем листе, то этот показатель, возможно, еще выше. Примечательно, что данная ткань выявлена прежде всего в тех семействах, представители которых приурочены к тропическим, субтропическим и теплым районам земного шара. Таким образом, в условиях сокращения вегетационного периода, когда упрощение морфогенеза листа выступает в качестве материала для отбора, гиподерма редуцируется. Ее редукция компенсируется возникновением специализированных почечных покровов. Под их защитой закладывается и проходит раннее развитие значительная часть листьев кроны [28].

Эпидерма относится к числу давно и подробно изучаемых тканей. Тем не менее ряд вопросов остается открытым. Это касается, в частности, разнообразия формы ее основных клеток, причин возникновения и значения гетеростоматности, функциональной роли микрорельефа поверхности листа.

Изучение корреляционной структуры листьев у представителей семейств *Hamamelidaceae* и *Flacourtiaceae* показало, что форма клеток, обусловленная перераспределением их общей поверхности между антиклинальными и тангентальными стенками (рис. 12), влияет на площадь покровной ткани. Ее изменения компенсируют различия между верхней и нижней эпидермой в числе и размере слагающих их клеток и участвуют в поддержании плоской формы пластинки листа [30, 31]. Сделан вывод о том, что изменение формы клеток может происходить не только в ходе непосредственного адаптиогенеза к внешним условиям, но и в качестве ответной реакции на сдвиги в самой системной организации листа (например, при переходе от гипо- к амфистоматности и, наоборот; при изменении устьичного индекса и др.) и быть нацелено на восстановление равновесия между его структурными элементами. Иными словами, они могут возникать в результате процессов коадаптации. Видимо, по этой причине интерпретация адаптивной роли формы клеток по отношению к факторам внешней среды вызывает в ряде случаев затруднение. Возможно, подобные преобразования формы нередко сами по себе нейтральны или даже не соответствуют общей стратегии адаптации к внешним условиям. В то же время они, несомненно, могут приобретать специфические

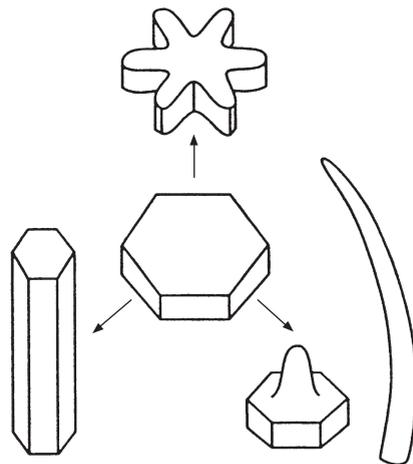


Рис. 12. Влияние формы клеток эпидермы на площадь тангентальных стенок

функции, поддерживаться отбором и получать гипертрофированное развитие, т. е. оказываться преадаптивными к тем или иным условиям. Это касается, в частности, опушения в ряде групп растений.

Полиморфизм устьиц в эпидерме листа, по крайней мере отчасти, связан с изменением на разных этапах его развития согласованности в росте замыкающих и окружающих их клеток покровной ткани [28]. Дело в том, что устьица закладываются на протяжении длительного времени, при разном состоянии эпидермы. Например, у *Populus tremula* первые устьица возникают в листовом зачатке, имеющем несколько миллиметров длины. Его покровная ткань сложена в этот период мелкими, медленно растущими клетками. Так, при LPI 0, когда идет заложение первых устьиц, площадь тангентальных стенок эпидермальных клеток оказалась равной $\sim 50 \text{ мкм}^2$ ($\sim 15\%$ от окончательной), а скорость ее роста составила только $2 \text{ мкм}^2/\text{LPI}$. В этой ситуации увеличение формирующихся устьиц возможно только при делении примыкающих к ним клеток. В результате каждое устьице оказывается окружено большим числом таких клеток (рис. 13, а, б). Иная картина складывается при LPI 3, когда закладывается основная масса будущих парацитных устьиц, каждое из которых сопровождается вытянутыми побочными клетками (рис. 13, а, д). Размер клеток эпидермы достигает в этот период 40% от окончательного, а скорость их роста — более $60 \text{ мкм}^2/\text{LPI}$. Между этими двумя возрастными состояниями листа закладываются устьица, рост которых все в большей степени согласован с ростом граничащих с ними клеток. Они и образуют ряд переходных форм, в котором постепенно сокращается число, но увеличивается размер побочных клеток (рис. 13, в, з).

Таким образом, полиморфизм устьиц может возникать в результате изменения на разных этапах развития листа согласованности в росте замыкающих и окружающих их клеток эпидермы. В данном случае мы имеем, судя по всему, дело с классическим при-

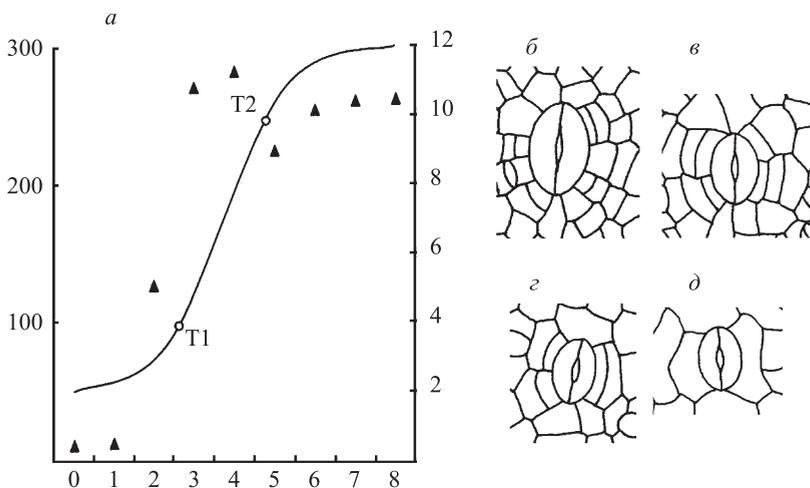


Рис. 13. Полиморфизм устьиц в эпидерме листа *Populus tremula*:

а — изменение площади наружной тангентальной стенки основных клеток (теоретическая кривая) и устьичного индекса (треугольники) в эпидерме растущего листа. По оси абсцисс — возраст листа (LPI); по осям ординат: слева площадь стенки (мкм^2); справа — устьичный индекс (%); T1, T2 — критические точки роста; б–д — типы устьиц, закладываемые на разных этапах гистогенеза эпидермы.

мером морфогенетической корреляции, которая реализуется посредством прямого контакта между разными частями целого. На таких корреляциях покоится большинство соотношений в величине, форме и расположении отдельных элементов целого, в данном случае — устьиц и примыкающих к ним клеток эпидермы. Все это означает, что строение устьичного аппарата не обязательно однозначно детерминировано изначально. Оно может складываться непосредственно в процессе его формирования. Не исключено, что выбор конкретного пути развития зависит от меняющихся в ходе гистогенеза эпидермы локальных механических нагрузок, складывающихся вокруг формирующихся устьиц.

Микрорельефу поверхности листьев издавна уделяется внимание [32, 33]. Его признаки используются в качестве диагностических. Факт приуроченности закономерно организованного микрорельефа к клеткам устьичного комплекса дал нам основание для предположении о его влиянии на работу устьиц. Изучена поверхность листьев более 900 видов древесных двудольных растений, представляющих 500 родов из более чем 130 семейств. Выделены основные типы рельефа, образованного складками, и оценены вероятные пути его преобразования в ходе эволюции. Показано наличие связи между типом рельефа и строением устьичных комплексов (типом устьиц, их положением относительно поверхности листа, характером утолщения оболочек замыкающих клеток и др.), которая не зависит от систематического положения видов. На основе морфометрических данных, полученных на реальных устьицах, строятся модели, воспроизводящие движение замыкающих клеток и позволяющие оценить влияние на эти движения микрорельефа. Моделирование производится с использованием программного комплекса ANSYS.

Рассмотрим в качестве примера функциональное значение перистоматического кольца [34]. Оно опоясывает устьице и представляет собой складку кутикулы, субкутикулярное пространство в которой заполнено пектиновыми веществами (рис. 14, а). Каждое устьице окружено большим числом подстилающих их побочных или соседних клеток.

Перистоматическими кольцами обладает ряд так называемых жестколистных растений. Кожистые и жесткие листья таких растений нередко рассматриваются как ксероморфные, т. е. имеющие комплекс признаков, предохраняющих их от обезвоживания. Действительно, для листьев с кольцами характерны структуры, снижающие кутикулярную транспирацию: толстые наружные стенки клеток эпидермы, которые часто содержат многочисленные кристаллические включения и покрыты мощной кутикулой. В то же время сами устьица этих растений слегка приподняты над поверхностью покровной ткани (см. рис. 14, а). Такое положение устьиц, как известно, способствует потере воды. Проведенное моделирование, однако, показало, что открывание устьичной щели сопровождается у них движением замыкающих клеток вглубь листа (рис. 14, б, в). Важная роль в определении направления этого движения принадлежит именно перистоматическому кольцу. Иными словами, влияя на механику устьичных движений, оно несет ту же функциональную нагрузку, что и неравномерное утолщение оболочек замыкающих клеток и их радиальная мецелляция [34].

Проводится сравнительное изучение морфогенеза у модельных представителей всех отделов несеманных растений, различающихся по морфологии спорофита и структурным особенностям апикальной меристемы (числу апикальных инициалей): псилота *Psilotum nudum*, плаунов *Selaginella kraussiana* и *Huperzia selago*, хвоща

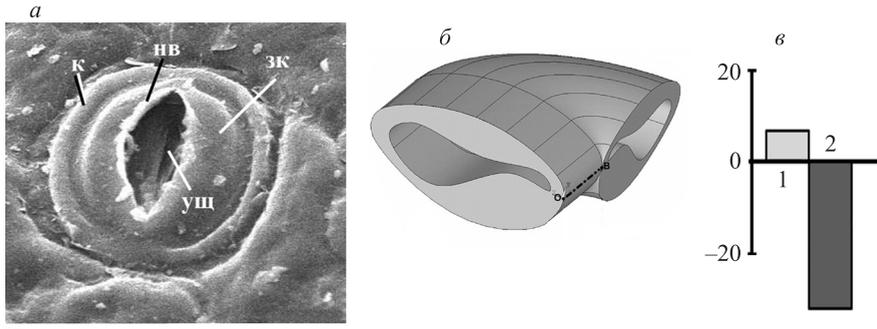


Рис. 14. Устьице с перистоматическим кольцом:

a — вид устьица с поверхности; *б* — объемная реконструкция половинки замыкающей клетки; *в* — диаграмма, показывающая положение открытой устьичной щели относительно поверхности листа при наличии рельефа поверхности (2) и без него (1). *к* — перистоматическое кольцо; *нв* — наружный кутикулярный выступ; *зк* — замыкающая клетка; *уш* — устьичная щель.

Equisetum fluviatile и папоротников *Botrychium lunaria*, *Ceratopteris richardii*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis* и *Pteridium aquilinum* методом картирования клеточных линий (рис. 15).

Существует точка зрения, согласно которой число апикальных инициалей в меристеме определяется способом формирования плазмодесм в стенках ее клеток: во время цитокинеза (первичные) или путем ферментативного разрушения уже существующих клеточных стенок (вторичные) [35]. Для цветковых растений показано, что контакт между производными разных апикальных инициалей, не связанными общим происхождением, происходит путем образования в уже существующих клеточных стенках вторичных плазмодесм. Единичные же исследования несеменных растений с одной инициалью в меристеме свидетельствуют о первичной природе плазмодесм между ее клетками. Проводимая работа выявила однозначную связь между строением плазмодесм и числом апикальных инициалей в меристеме несеменных растений [36, 37]. Все изученные виды с единственной апикальной клеткой характеризуются исключительно неветвящимися (структурно соответствующими определению первичных) плазмодесмами, для которых характерно чрезвычайно плотное размещение в клеточных стенках (рис. 16, *a–в*). Симпластическая организация меристемы *Huperzia selago* с несколькими апикальными инициальями оказалась иной (рис. 16, *г*): большая часть плазмодесм в стенках клеток апикальной меристемы баранца имеют Н-образную или У-образную форму, что структурно соответствует определению вторичных плазмодесм. Полученные данные можно рассматривать как дополнительные аргументы в пользу гипотезы, связывающей моноплексную (единственная апикальная инициаль) организацию апикальной меристемы с отсутствием механизма формирования постцитокинетических плазмодесм, поскольку только при таком характере ее организации возможны симпластические связи между клетками данной образовательной ткани [35]. При этом происходит постепенное снижение плотности плазмодесм на стенках вновь образующихся клеток, которые сформировались еще во время первых делений апикальной клетки.

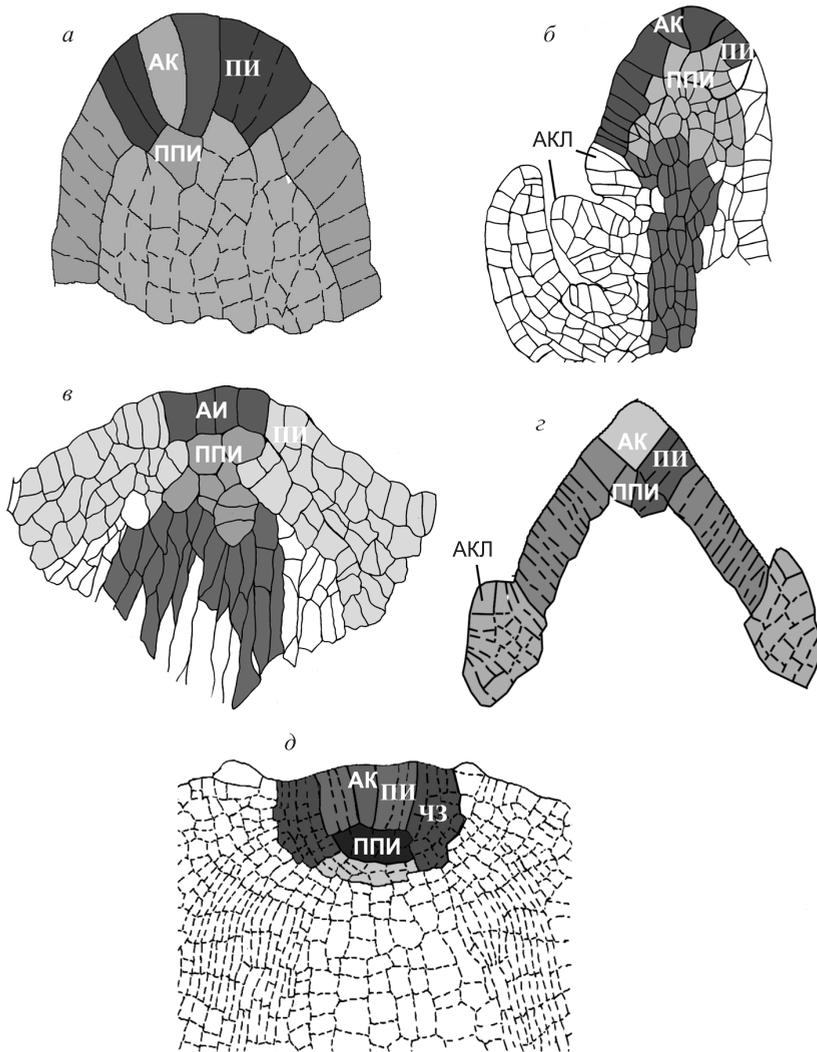


Рис. 15. Строение апикальной меристемы побега у несеменных растений *Psilotum nudum* (а), *Selaginella kraussiana* (б), *Huperzia selago* (в), *Equisetum fluviatile* (г) и *Gymnocarpium dryopteris* (д)

Здесь и на рис. 17, 18: АК — апикальная клетка, АИ — апикальные инициалы; ПИ — зона поверхностных инициалей; ППИ — зона подповерхностных инициалей; ЧЗ — чашевидная зона; АКЛ — апикальная клетка листа.

Проведенное исследование показало, что, вопреки классической точке зрения о принципиально разном способе закладки макро- и микрофилльных листьев [38], их инициация в апикальной меристеме с единственной инициалью происходит сходным образом. В результате формативного косоантисклиального деления одной из призматических поверхностных клеток всех объектов образуется новая апикальная инициаль — апикальная клетка листа [37, 39–41] (см. рис. 15, г; 17, а, в, е). Инициация микрофилльного листа *Huperzia selago* в меристеме с несколькими апикальными

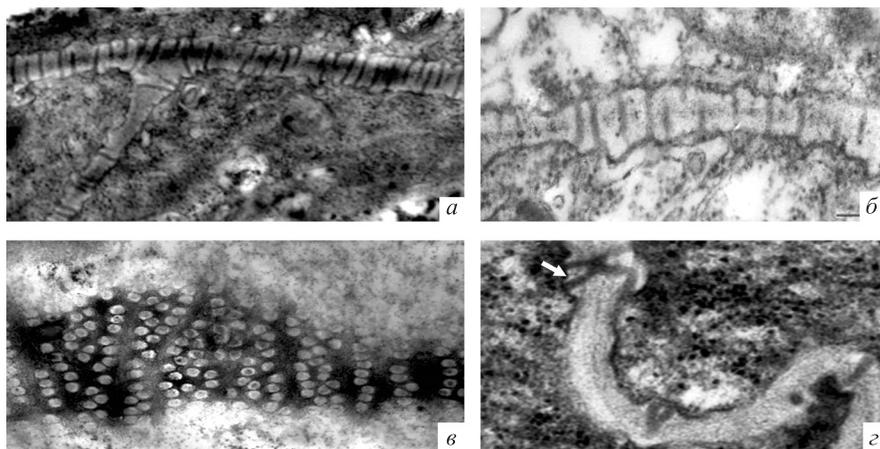


Рис 16. Симпластическая организация апикальной меристемы *Psilotum nudum* (а), *Equisetum fluviatile* (б), *Gymnocarpium dryopteris* (в) и *Huperzia selago* (г)
Стрелка на рис. г указывает на ветвящиеся плазмодесмы.

инициалами происходит путем скоординированных периклинальных делений двух-трех поверхностных инициалей и не сопровождается появлением апикальной инициали [41] (рис. 17, б, д). Таким образом, решающее значение для способа инициации листа имеет тип апикальной меристемы (одна или несколько апикальных инициалей), но не его морфологическая природа (энационный или теломный).

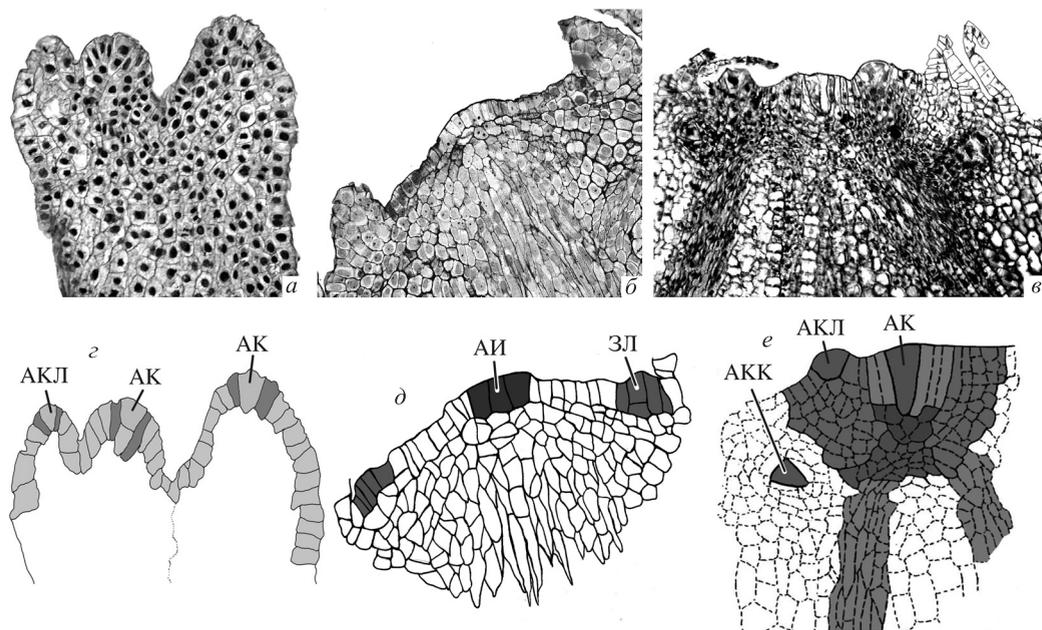


Рис. 17. Заложение органов в апикальной меристеме побега у несеменных растений *Psilotum nudum* (а, г), *Huperzia selago* (б, д), *Phegopteris connectilis* (в, е)
ЗЛ — зачаток листа; АКК — апикальная клетка корня.

У высших растений традиционно выделяют два типа ветвления: дихотомическое, или верхушечное, и боковое, или пазушное. Изучение клеточных аспектов верхушечного ветвления *Psilotum nudum*, плауна *Selaginella kraussiana* и папоротников *Gymnocarpium dryopteris* и *Pteridium aquilinum* показало, что у всех этих видов в процессе ветвления происходит смена апикальных инициалей: исчезает «старая» апикальная клетка, а по краям апекса в результате косоантисклонных делений двух призматических поверхностных клеток возникают две новые апикальные инициали побегов (рис. 18). Судьба «материнской» апикальной клетки различна. У *Psilotum nudum* «материнская» апикальная клетка отмирает и сминается своими призматическими производными [37]. У *Selaginella kraussiana* между двумя вновь возникшими апикальными меристемами на месте меристемы «материнского» побега сохраняется группа призматических клеток, из которых, вероятно, образуется ризофор. У папоротников *Gymnocarpium dryopteris* и *Pteridium aquilinum* она неоднократно делится пери- и антисклонно, и последующая пролиферация ее производных ведет к формированию на месте «старой» апикальной меристемы паренхимного бугорка [39]. Изученные модельные объекты характеризуются разными корреляциями между ветвлением и объемом апикальной меристемы. У папоротника *Gymnocarpium dryopteris* ветвлению предшествует существенное увеличение ее объема, у плауна *Selaginella kraussiana* объем меристемы в ходе ветвления не изменяется, а у *Psilotum nudum* объем апекса уменьшается с каждым ветвлением. Таким образом, верхушечное ветвление характерно для растений с макро- и микрофилльными листьями. Поскольку у всех изученных видов при ветвлении происходит смена апикальных инициалей, хотелось бы предположить, что одна из функций верхушечного ветвления моноплексной меристемы состоит в замене апикальных инициалей. В таком

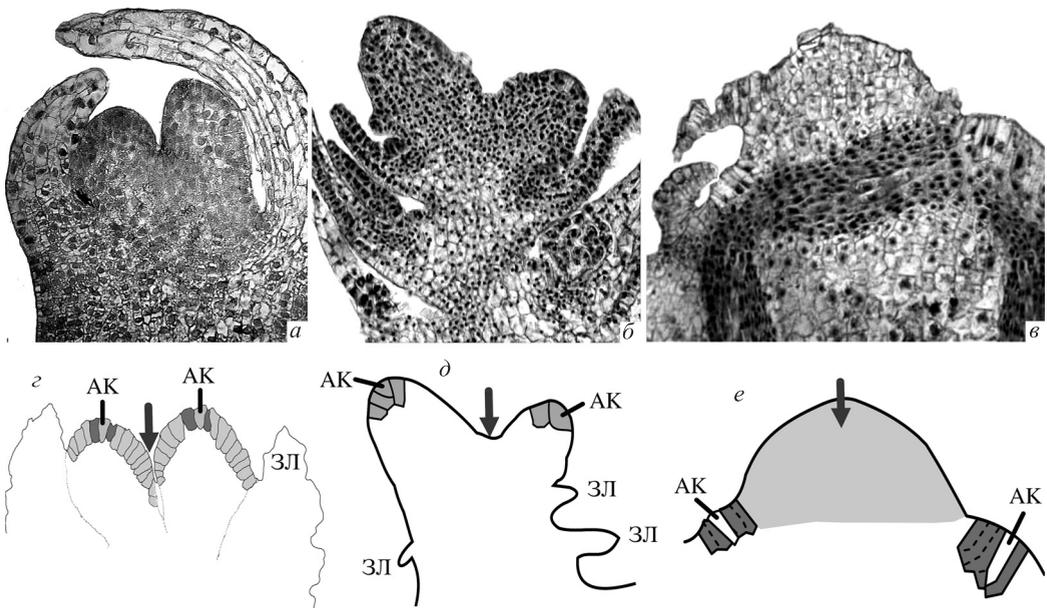


Рис. 18. Верхушечное ветвление *Psilotum nudum* (а, з), *Selaginella kraussiana* (б, д) и *Gymnocarpium dryopteris* (в, е)

Стрелки указывают местоположение материнских апикальных клеток и их производных.

случае закономерно было бы ожидать, что «замещающие» апикальные инициали будут иметь черты «омоложения» по сравнению с материнской апикальной клеткой. Однако на примере *Psilotum nudum* была установлена обратная закономерность: каждая пара образующихся апикальных инициалей характеризуется комплексом ультраструктурных признаков, косвенно указывающих на снижение меристематических свойств, что в совокупности со снижением плотности плазмодесм и уменьшением объема апикальной меристемы ведет к терминации морфогенеза (ограниченному росту побегов) [37].

Поверхностные инициали играют исключительную роль в органогенезе, а периклиналильные деления изменяют их органогенный потенциал. Установлена связь периклиналильных формативных делений поверхностных инициалей с клеточной дифференцировкой и приобретением клетками компетентности к образованию листа и побега. Компетентность к образованию новой апикальной инициали побега приобретается после первого периклиналильного деления, к образованию листа — после второго [37]. После третьего периклиналильного деления поверхностные инициали теряют органогенную компетентность и переходят в чашевидную зону. Таким образом, несмотря на определенное сходство апикальных меристем с единственной и множественными апикальными инициалами, их функциональная организация принципиально различается. В меристеме семенных растений с множественными апикальными инициалами листья закладываются путем периклиналильных делений подповерхностно расположенных мелких и слабовакуолизированных клеток периферической зоны. В меристеме с единственной инициальной к органогенезу способны только крупные вакуолизированные поверхностные инициали, морфологически соответствующие центральной зоне меристемы семенных растений. Инициация микрофилльного листа *Huperzia selago* в меристеме с несколькими инициалами, происходящая путем скоординированных периклиналильных делений нескольких соседних поверхностных инициалей, отличается от органогенеза, происходящего как в моноплексной меристеме, так и в меристеме семенных растений.

Часть инициированных на кафедре научных работ выполняется в тесном сотрудничестве с коллегами других кафедр университета и лабораторий Ботанического института РАН — д-р физ.-мат. наук, профессором С. М. Бауэр (кафедра гидроупругости СПбГУ); канд. биол. наук, зав. лабораторией О. В. Яковлевой; канд. биол. наук, ст. науч. сотр. Н. К. Котеевой; науч. сотр. А. Н. Ивановой (лаборатория морфологии и анатомии растений); канд. биол. наук, ст. науч. сотр. О. В. Войцеховской (лаборатория экологической физиологии растений БИН РАН) и др.

Обращение сотрудников кафедры в своих исследованиях к оценке роли как внешних, так и внутренних (организменных) факторов в процессах формообразования у растений, безусловно, продиктовано логикой развития структурной ботаники. Вместе с тем нельзя не вспомнить, что необходимость такого подхода отмечал в своих трудах еще А. Н. Бекетов, сыгравший исключительно важную роль в истории кафедры ботаники.

Литература

1. ЦГИА. Ф. 14. Оп. 1. Д. 2451.
2. Радкевич О. Н. О теоретических основах развития проводящего аппарата растений // Вестн. Ленингр. ун-та. 1947. № 2. С. 161–173.
3. Радкевич О. Н. Развитие склеренхимы в осевых органах среднеазиатских гелиофитов // Бюл. САГУ. 1926. № 14. С. 14–27.

4. Радкевич О. Н. Материалы по анатомии псаммофитов пустыни Каракумы // Хозяйственное освоение пустынь Средней Азии, Казахстана. М.; Ташкент, 1934 а. С. 44–51.
5. Радкевич О. Н., Василевская В. К. Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Кара-Кумы // Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. Л., 1933. Сер. 1, № 1. С. 43–56.
6. Радкевич О. Н., Шубина Л. Н. Морфологические основы явления партикуляции у ксерофитов пустыни Бетпак-Дала // Тр. САГУ. 1935. Сер. 8, вып. 25. С. 63–71.
7. Радкевич О. Н. Количественно-анатомический анализ риса, культивируемого в условиях различной влажности // Вопросы экологии и биоценологии. Л., 1934 б. С. 56–61.
8. Василевская В. К. О некоторых корреляциях в строении растений // Тр. Петергоф. биол. ин-та. 1962. № 19. С. 3–16.
9. Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г. Признаки для экологической классификации древесных и полудревесных растений Каракумов // Проблемы освоения пустынь. Ашхабад. 1970. № 4. С. 19–27.
10. Василевская В. К., Бутник А. А. Типы анатомического строения листьев двудольных (к методике анатомического описания) // Бот. журн. 1981. Т. 66, № 7. С. 992–1001.
11. Василевская В. К. Анатомо-морфологические особенности растений холодных и жарких пустынь Средней Азии // Учен. зап. Ленингр. ун-та. 1940. Сер. биол. Т. 14, № 62. С. 48–158.
12. Василевская В. К. Формирование листа засухоустойчивых растений. Ашхабад, 1954. 183 с.
13. Василевская В. К. Структурные приспособления растений жарких и холодных пустынь Средней Азии и Казахстана // Пробл. совр. бот. М.; Л., 1965. Вып. 2. С. 5–17.
14. Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г. Жизненные формы растений пустыни Каракумы. М., 1973. 243 с.
15. Дариев А. С., Василевская В. К. О жизненных формах в роде *Gossypium* L. // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 1. С. 43–53.
16. Василевская В. К., Борисовская Н. М. Жизненные формы и их эволюционные преобразования в сем. *Vихасеae* Dum. // Жизненные формы: структура, спектры и эволюция. М., 1981. С. 90–104.
17. Васильев Б. Р. Строение листа древесных растений различных климатических зон. Л.: Изд-во ЛГУ, 1988. 208 с.
18. Васильев Б. Р., Звонцова Н. А., Савинов И. П. Математический анализ роста листьев // Бот. журн. 1973. Т. 58, № 9. С. 1294–1301.
19. Васильев Б. Р., Савинов И. П., Шмидт В. М. К математическому анализу роста листьев. Использование функции Гомпертца // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 2. С. 209–216.
20. Шмидт В. М., Васильев Б. Р. О шкале времени при изучении роста побега // Тр. Петергоф. биол. ин-та ЛГУ. Л., 1978. № 27. С. 38–50.
21. Баранов М. П. О некоторых особенностях первичного строения придаточных корней двудольных растений // Вестн. Ленингр. ун-та. 1979. № 9. С. 34–42.
22. Баранов М. П. Строение придаточных корней и влияние их развития на строение корневища травянистых кистекорневых двудольных растений // Докл. АН СССР. 1979. Т. 248, № 4. С. 1014–1017.
23. Жук А. В. Морфогенез и происхождение гаусторий у видов рода *Cuscuta* (*Cuscutaceae*) // Бот. журн. 1997. Т. 82, № 5. С. 1–15.
24. Жук А. В. Происхождение паразитизма у цветковых растений // Вестн. С.-Петербург. ун-та. 2001. Сер. 3: Биология. Вып. 1, № 3. С. 24–37.
25. Борисовская Г. М. Связь между структурой конуса нарастания и листовыми органами конского каштана (*Aesculus hippocastanum* L.). Вестн. Ленингр. ун-та. 1972. № 15. С. 34–41.
26. Паутов А. А. Структура листа в эволюции тополей // Тр. Санкт-Петербургского об-ва естествоиспыт. СПб.: СПбГУ. Сер. 3. 2002. Т. 78. 164 с.
27. Паутов А. А., Мельникова А. Н., Крылова Е. Г. Строение листа и филлодия у *Acacia melanoxylon* (*Fabaceae*) // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 8. С. 1294–1301.
28. Паутов А. А. Закономерности филломорфогенеза вегетативных органов растений. СПб., 2009. 219 с.
29. Pautov A. A., Telepova-Texier M. Structure et développement de l'hypoderme dans les feuilles de Peupliers (*Salicaceae*) // Acta Bot. Gallica. 1999. Т. 146, N 2. P. 123–137.
30. Паутов А. А., Скоринова Ю. В. Роль папиллообразования в морфогенезе листа *Idesia polycarpa* (*Flacourtiaceae*) // Бот. журн. 2006. Т. 91, № 2. С. 193–200.
31. Паутов А. А., Васильева В. А. Роль формы основных клеток эпидермы в морфогенезе листа представителей *Natamelidaceae* // Бот. журн. 2010. Т. 95, № 3. С. 338–345.

32. Dilcher D. L. Approaches to the identification of angiosperm leaf remains // Bot. Rev. 1974. Vol. 40, N 1. P. 1–157.
33. Koch K., Bhushan B., Barthlott W. Multifunctional surface structures of plants: an inspiration for biomimetics // Progress in Materials Science. 2009. Vol. 54. P. 137–178.
34. Влияние геометрии замыкающих клеток на работу устьичного аппарата у растений / Байэр С. М., Иванова О. В., Крылова Е. Г., Паутов А. А., Сапач Ю. О. // VI Поляховские чтения. М., 2012. С. 303–306.
35. Cooke T. J., Tilney M. S., Tilney L. G. Plasmodesmatal networks in apical meristems and mature structures: geometric evidence for both primary and secondary formation of plasmodesmata // Membranes: specialized functions in plants. Oxford: BIOS Scientific Publishers, 1996. P. 471–488.
36. Romanova M., Jernstedt J. Do shoot apical cells determine everything in some ferns // Abstracts of the Annual Meeting of the Botanical Society of America. 2004. P. 101.
37. Науменко А. Н., Романова М. А. Апикальный морфогенез *Psilotum nudum* (*Psilotaceae*) и *Botrychium lunaria* (*Ophioglossaceae*) // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3: Биология. 2008. Вып. 2. С. 15–27.
38. Gifford E. M., Foster A. S. Morphology and evolution of vascular plants. New York: W. H. Freedman, 1989. 625 p.
39. Романова М. А., Борисовская Г. М. Принципы структурной организации вегетативного тела папоротников: онтогенетический подход // Бот. журн. 2004. Т. 89, № 5. С. 705–717.
40. Борисовская Г. М., Романова М. А., Велле С. В. Органогенез в апикальной меристеме *Phegopteris connectilis* (*Thelypteridaceae*): к вопросу о морфофункциональной структуре апикальной меристемы папоротников // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3: Биология. 2006. Вып. 3. С. 12–21.
41. Романова М. А., Науменко А. Н., Евкайкина А. И. Особенности апикального морфогенеза в разных таксонах несемennых растений // Вестн. С.-Петерб. ун-та. Сер. 3: Биология. 2010. Вып. 3. С. 29–41.

Статья поступила в редакцию 1 апреля 2013 г.