

УДК 581.84:582.675.1

А.В. Новіков

НОДАЛЬНА АНАТОМІЯ ПРЕДСТАВНИКІВ ПІДРОДУ *ACONITUM* СЕКЦІЇ *ACONITUM* (*ACONITUM* L., *RANUNCULACEAE* Juss.)

Ключові слова: *Aconitum*, нодальна анатомія, морфологія, черешок, міжвузля.

Дослідження нодальної анатомії започаткував Е. Сіннот [16]. Він вперше запропонував не просто вивчати структуру провідної системи вузла, але розглядати її виходячи з розуміння цілісності стебла та листка, що його продовжує. Проте слід зауважити, що інколи в межах нодальної анатомії розглядають не лише листові вузли, але й характер галузнення бічних пагонів та їхні вузли [15], що є не зовсім коректним і може викликати деякі непорозуміння. Тому часто також вживається термін вузол-листовий або стебло-вузол-листовий континуум, щоб уточнити характер досліджень та підкреслити, що ці дослідження не обмежуються структурою одного лише вузла [11].

Е. Сіннот [16] виокремив три основні типи листових вузлів за кількістю листових проривів у стелі – одно-, три- та багатоланний, і припустив, що триланний тип вузла є примітивним щодо решти. Ідеї Сіннота швидко знайшли розвиток та заслужену критику у працях інших дослідників. Зокрема, дослідженнями нодальної анатомії плідно займалися І. Бейлі [6, 13], М. Сугіяма [17], М. Гйоде [10] та деякі інші автори [5, 7, 12, 14]. Було виявлено, що існують не лише три, але й значно більше типів організації вузла, і для опису його структури почали використовувати індексну нумерацію на зразок 3:3, 1:2 тощо. Перше число означає кількість лакун або проривів у стелі, а друге – кількість листових слідів. Також було встановлено, що провідна система вузла і, відповідно, черешка може бути представлена трьома типами пучків – основними, кортикальними та медулярними. Останні два типи провідних пучків трапляються не завжди і можуть бути неповними, тобто представленими виключно флоемою. Нодальна анатомія виявилася незамінним джерелом таксономічної та філогенетичної інформації, яке сьогодні хоча і не розвивається так стрімко як раніше, проте не втрачає своєї цінності [8, 9, 11].

Під час попередніх досліджень нами встановлено, що кількість провідних пучків у черешку не є таксономічною ознакою видів роду *Aconitum* L., як це припускала С. Туманян [4], а примітивним слід вважати дорзовентральний тип їх організації [3]. Проте ми вирішили не зупинятися на досягнутому, а продовжити дослідження і вивчати структуру провідної системи у стебло-вузол-листовому континуумі.

Матеріал і методика досліджень

Для досліджень використано 4 види аконітів з підроду *Aconitum* секції *Aconitum* – *A. firmum* Rchb., *A. bucovinense* Zapal., *A. ×czarnohorensse* (Zapal.) Mitka та *A. ×nanum* (Baumg.) Simonk.

Дослідження виконано на базі Ботанічного саду Ягеллонського університету (Краків, Польща) в рамках стипендії фонду Королеви Ядвіги у 2011 р. Для

досліджень використовували гербарний матеріал, який підігрівали та розмочували у 2% розчині NaOH протягом доби. Розмочений матеріал фіксували у 60% спирті, після чого виготовляли тимчасові гліцеринові препарати, забарвлені 1% спиртовим розчином сафраніну [1]. Вивчення препаратів проводили за допомогою мікроскопа Nikon Eclipse 300 (Японія), анатомічні рисунки виготовляли з каліброваних мікрофотографій, зроблених фотоапаратом Canon SX10 (Японія).

Результати досліджень та їхнє обговорення

Повний анатомічний опис представлено для *A. firmum*, як модельного виду. Для інших видів детальні описи не наведено, у зв'язку з загальною подібністю організації провідної системи міжвузля та вузла. Для цих видів представлено лише описи васкуляризації черешка, яка відрізняється незначно.

Васкулярна система міжвузля (стебла) *A. firmum* представлена одним кільцем відкритих колатеральних провідних пучків, число яких зменшується у напрямку до верхівки пагона. На середньому рівні стебла розташовано близько 20-30 провідних пучків. Усі провідні пучки є приблизно однакового розміру (0,18×0,12 мм) і супроводжуються вираженими механічними тяжами, які зі сторони флоєми представлені товстостінними клітинами склеренхіми, а зі сторони ксилеми – дрібними коленхіматизованими клітинами обкладки. Провідні пучки міжвузля занурені в кільце здерев'янілої паренхіми, а з проксимальної сторони контактують з тонкостінною паренхімою серцевини (рис. 1, А).

На нижніх рівнях вузла, на латеральних ділянках та на радіусі листка зі стели стебла відгалужуються три повідні пучки, які поступово зміщуються до периметру стебла і виходять за радіус кільця основної паренхіми. Ці провідні пучки супроводжуються вираженими механічними тяжами. Далі два латеральні сліди (L) продовжуються незалежно за радіусом стели стебла у бічних випинаннях вузла, поступово зміщуючись в напрямку медіанного (M) сліду. Медіанний слід різко відхиляється і входить у серединне випинання міжвузля, де одразу ж відгалужує два дрібніші провідні пучки (m^1 та m^2) (рис. 1, Б).

На радіусі медіанного (M) сліду, зі стели стебла відходить 5-7 дрібних провідних пучків (b), які відгалужуються від найближчих пучків стели. Ці дрібні провідні пучки мають слабо виражену ксилему та не мають коленхімної обкладки. Склеренхімні тяжі у цих пучків злиті і виражені слабо – представлені лише 1-2 прошарками дрібних клітин. Вище, на рівні основи черешка, b-пучки формують провідне кільце пазушної бруньки (рис. 1, Б, В).

При основі в черешок входить п'ять провідних пучків: два L-пучки, два m-пучки та один M. Вихідні L-сліди на цьому рівні розгалужуються, формуючи чотири L-пучки, а також відгалужують по одному a-пучку – в напрямку латеральних ребер черешка. На цьому рівні в черешку центральна порожнина ще відсутня, а провідні пучки зорієнтовані дорзовентрально, флоємою в напрямку адаксиальної поверхні. Дещо вище, поблизу рівня формування центральної порожнини, M-пучок відгалужує в напрямку адаксиальної поверхні черешка менший вентральний (v) пучок. На цьому ж рівні L^3 - та L^4 -пучки відгалужують по одному a-пучку, які розташовані супротивно (рис. 1, Г).

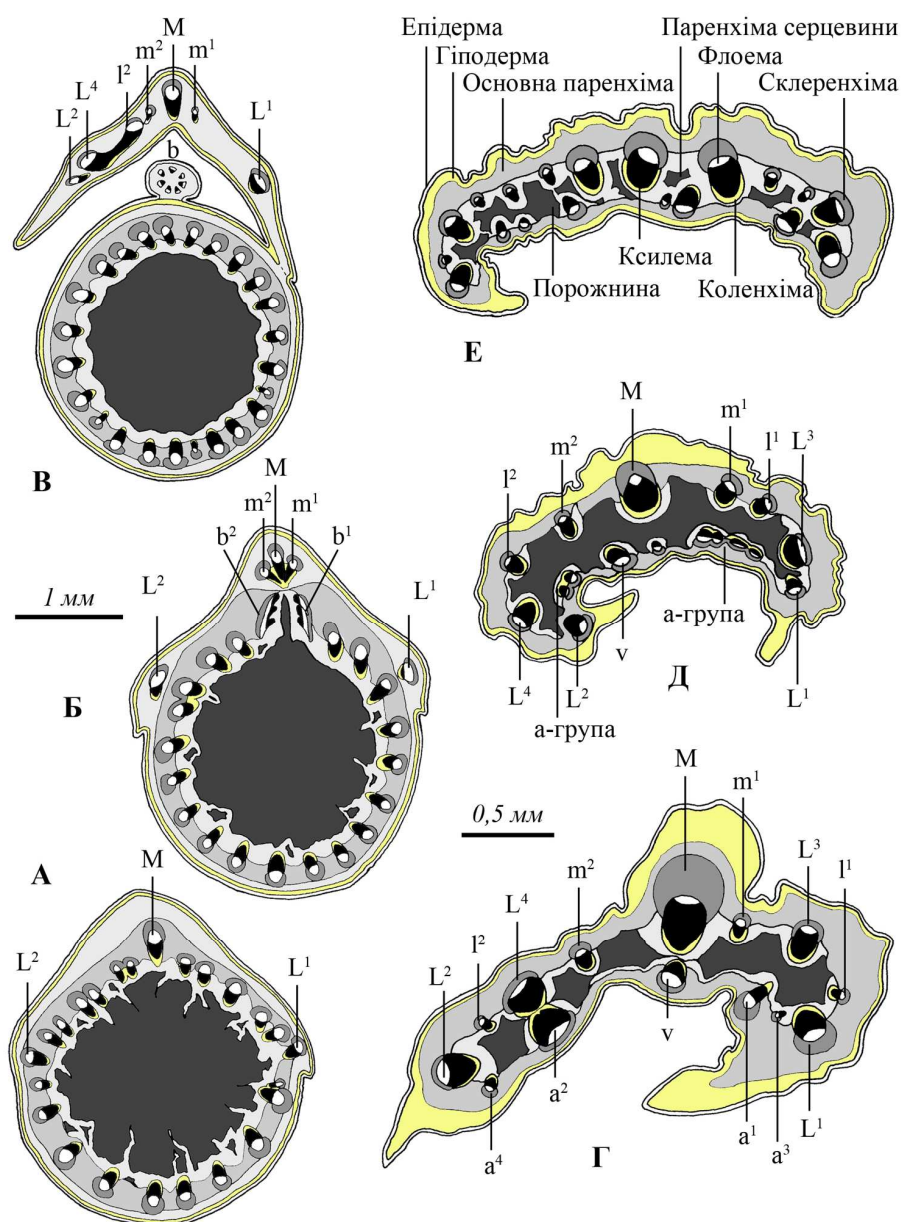


Рис. 1. Анатомічна організація вузла (А-В) та черешка (Г-Е) *Aconitum firmum*: поперечний переріз вузла поблизу міжвузля (А), посередині (Б) та при основі листка (В); поперечний переріз черешка при основі (Г), посередині (Д) та поблизу листкової пластинки (Е).

Провідна система черешка набуває радіальної організації. Одночасно з формуванням центральної порожнини інтенсивно починає ускладнюватися структура провідної системи черешка – L-пучки відгалужують по одному, рідше – по два l-пучки, які займають проміжне положення між згаданими крупнішими пучками. Також l-пучки можуть відгалужуватись і від m-пучків, проте це властиво лише крупнішим черешкам, в той час, як у коротких черешках з верхніх рівнів пагона m-пучки не галузяться. Далі, на довжині черешка, провідна система ускладнюється за рахунок ділення провідних пучків а-групи (рис. 1, Д), кількість яких може змінюватися в діапазоні від 4 до 8.

Поблизу основи листової пластинки відбувається планція провідних пучків черешка, які знову набувають дорзовентральної організації. Тут провідні пучки інтенсивно діляться і їхня кількість становить близько 25. При цьому медіанний (М) пучок зменшується у розмірах і стає подібним до m- та L-пучків. Саме ці пучки формують центральні жилки часток листової пластинки (рис. 1, Е).

Слід зауважити, що основна паренхіма в черешках залишається нездерев'янілою, внаслідок чого формується плавний перехід від асиміляційної паренхіми до глибших шарів. Тоді, як паренхіма серцевини відрізняється значно крупнішими клітинами неправильних обрисів. Серед інших особливостей слід відмітити значний розвиток гіподермальної коленхіми, яка може займати майже весь простір між епідермою та кільцем провідних пучків на радіусах ребер черешка. Коленхімна обкладка у дрібних пучків груп l та а може бути відсутня, тоді, як склеренхімні тяжі зберігаються.

Провідна система черешків з рівня суцвіття є найбільш примітивно організованою і представлена лише трьома провідними пучками – одним М та двома L, що продовжуються не галузяться з вузла. Поблизу листової пластинки L-пучки у таких листках можуть відгалужувати по одному l-пучку або ж продовжуватися самостійно у листову пластинку.

Загальну організацію провідної системи у стебло-вузол-черешковому континумі досліджених видів можна представити за допомогою формалізованої схеми (рис. 2). Для всіх досліджених видів, характерний трилакуний трипучковий (3:3) тип організації провідної системи вузла, що властиво більшості примітивних покритонасінних [12, 17]. Тоді, як організація васкулярної системи черешка дещо відрізняється від описаної для інших представників родини Ranunculaceae [17, 18].

За характером формування провідні пучки у черешку досліджених видів можна розділити на кілька основних груп: 1) пучки медіанної групи (М та m), які сформувалися внаслідок галуження медіанного сліду і займають серединне положення в абаксильній частині типового черешка; 2) пучки латеральної групи (L), сформовані внаслідок галуження латеральних слідів та розташовані в абаксильній частині черешка з боків від пучків медіанної групи; 3) вентральний провідний пучок (v), розташований в серединному положенні адаксильної частини черешка і сформований внаслідок відгалуження від М-пучка; 4) групу адаксильних додаткових пучків (а), що займають проміжне положення між L та v пучками; 5) групу додаткових латеральних пучків (l), що розташовані поміж М-, m- та L-пучками. Цікаво, що у формуванні групи а-пучків беруть участь лише L-пучки. Тоді, як l-група сформована в результаті відгалуження як від пучків медіанної групи (М та m), так і від пучків латеральної групи (L) (рис. 2).

Ускладнення провідної системи черешка у всіх досліджених видів, як це показали і наші попередні дослідження [2, 3], відбувається у низхідному напрямку пагона. Спочатку провідна система представлена виключно провідними пучками першої групи, зорієнтованими дорзовентрально, оскільки центральна порожнина відсутня. В таких черешках механічні тяжі пучків відсутні. На нижчих рівнях пагона васкулярна система черешка вже представлена провідними пучками першої та другої груп, зорієнтованими радіально, хоча центральна порожнина відсутня. Важливо, що І- та V-пучки з'являються безпосередньо перед формуванням центральної порожнини і до цього рівня відсутні. Нижче, на рівні номофілів васкулярна система черешка вже є типовою і представлена пучками всіх трьох груп. Але пучки І⁵ та І⁶, які розміщуються між М- та І-пучками, можуть бути відсутні, а кількість а-пучків може збільшуватися в нижче розташованих черешках.

Висновки

1. Для всіх видів секції *Aconitum* характерна спільна організація провідної системи міжвузля, вузла та черешка. Для всіх видів характерний трилакунний трипучковий вузол та черешки номофілів з радіальною організацією провідної системи.

2. Провідна система номофілів всіх досліджених видів представлена п'ятьма морфогенетичними групами пучків, які також можна розділити на три основні морфофункціональні групи.

3. У всіх чотирьох видів структура провідної системи черешка ускладнюється у низхідному напрямку пагона та вздовж черешка в напрямку до листової пластинки.

1. Барыкина Р.П. Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы. – М.: Изд-во МГУ, 2004. – 312 с.
2. Новіков А.В. Анатомічна організація черешків деяких видів роду *Aconitum* L. // Інтродукція, селекція та захист рослин: матеріали II Міжнар. наук. конф., Донецьк, 6-8 жовт. 2009 р. – Донецьк, 2009. – Т. 2. – С. 135-140.
3. Новіков А.В. Морфологічна та анатомічна організація надземного пагона аконітів (*Ranunculaceae*) Східних Карпат // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2010. – Вип. 26. – С. 137-164.
4. Туманян С.А. Особенности анатомического строения стебля и листа у видов *Aconitum* L. // Бюлл. Глав. бот. сада. – 1965. – 59. – С. 59-66.
5. An-gen G., Mao W., Li-jun W. Studies on cotyledon node zone in some genera of *Ranunculaceae* // *Cathaya*. – 1990. – 2. – P. 171-180.
6. Bailey I.W. Nodal anatomy in retrospect // *J. Arnold. Arb.* – 1956. – 37. – P. 269-287.
7. Canright J.E. The comparative morphology and relationships on the *Magnoliaceae* IV. Wood and nodal anatomy // *J. Arnold. Arb.* – 1955. – 36. – P. 119-140.
8. Carlquist S. Comparative plant anatomy. – N.Y.: Holt Rinehart, 1961. – P. 81-91.
9. Gifford E.M., Foster A.S. Morphology and evolution of vascular plants. – N.Y.: W.H. Freeman, 1989. – 626 p.
10. Guédès M. Leaf morphology in *Ricinus*: Meaning of extrafloral nectaries // *Phytomorphology*. – 1984. – 34 (1-4). – P. 147-157.
11. Howard R.A. The stem-node-leaf continuum of the Dicotyledoneae // *Anatomy of the Dicotyledons. I. Systematic anatomy of leaf and stem, with a brief history of the subject / Metcalfe C.R., Chalk L.* – Oxford: Clarendon Press, 1979. – P. 76-87.

12. Kavathekár K.Y., Pillai A. Studies on the developmental anatomy of Ranales II – Nodal anatomy of certain members of Annonaceae, Magnoliaceae, Menispermaceae and Ranunculaceae // *Flora*. – 1976. – Bd. 165. – S. 481-488.
13. Marsden M.P.F., Bailey I.W. A fourth type of nodal anatomy in dicotyledons, illustrated by *Clerodendron trichotomum* Thunb. // *J. Arnold. Arb.* – 1955. – P. 1-50.
14. Ozenda P. Recherches sur les dicotylédones apocarpiques, contribution a l'étude des angiospermes dites primitives. – Paris: Publications du Laboratoire de Biologie de l'École normale supérieure. Masson, 1949. – 183 s.
15. Pant D.D., Mehra B. Nodal anatomy in retrospect // *Phytomorphology*. – 1964. – 14. – P. 384-387.
16. Sinnott E. W. Investigation on the phylogeny of the angiosperms. I. The anatomy of the node as an aid in the classification of angiosperms // *Amer. J. Bot.* – 1914. – 1. – P. 303-321.
17. Sugiyama M. Nodal anatomy in the Magnoliales // *Journ. Fac. Sci. Univ. Tokyo*. – 1979. – III (12). – P. 199-279.
18. Tobe H. Morphological studies on the genus *Clematis* L. IV. Vascular anatomy of the inflorescence axis with some consideration of the evolution of the floral shoot with simple axillary inflorescences // *Bot. Mag. Tokyo*. – 1979. – 92. – P. 197-1215.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
e-mail: novikoffav@gmail.com

Новиков А.В.

Нодальная анатомия представителей подрода *Aconitum* секции *Aconitum* (*Aconitum* L., *Ranunculaceae* Juss.)

Представлены результаты изучения структуры проводящей системы междуузлия, узла и черешка 4 видов подрода *Aconitum* секции *Aconitum*. Установлено, что у всех исследованных видов узел имеет трилакунную трипучковую организацию проводящей системы. Также установлено, что проводящая система черешков изученных видов представлена 5 морфогенетическими группами проводящих пучков, которые также можно разделить на 3 основные морфофункциональные группы.

Ключевые слова: *Aconitum*, нодальная анатомия, морфология, черешок, междуузлие.

Novikoff A.V.

Nodal anatomy of the representatives from the subgenus *Aconitum* section *Aconitum* (*Aconitum* L., *Ranunculaceae* Juss.)

The results of the investigation of the vascular system structure in the node-leaf continuum on 4 species from the subgenus *Aconitum* section *Aconitum* are presented. It is ascertained that nodal vascular system has trilacunar three trace organization. It has been established that vascular system of the petiole is represented by 5 morphogenetic groups of bundles, also divided into 3 morphofunctional groups.

Keywords: *Aconitum*, nodal anatomy, morphology, petiole, internode, node-leaf continuum.