

Структурно-функциональные особенности некоторых редких и исчезающих видов растений

*Воронкова Н.М., Бурундукова О.Л., Журавлев Ю.Н.,
Нестерова С.В., Абанькина М.Н.*

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, Ботанический сад-институт ДВО РАН,
г. Владивосток

Основные труды В.Л. Комарова до сих пор представляют непреходящую ценность. Они являются теоретической основой для решения многих современных проблем, в том числе сохранения биологического разнообразия и рационального использования природных ресурсов. В монографии «Учение о виде у растений» он указал на необходимость комплексного всестороннего изучения индивидуумов для более глубокого выявления сущности вида (Комаров, 1944).

Такая всесторонняя оценка прежде всего необходима для редких видов, поскольку их существование находится под угрозой исчезновения. Для выяснения причин редкости необходимо иметь сведения о биологической специфике вида, включающей несколько блоков признаков: морфологических, генетических, физиологических и т.д., которые в сущности и определяют стратегию выживания вида. Уровень жизнеспособности видов в значительной мере определяется двумя основными функциями – фотосинтетической и репродуктивной. Первая снабжает растительный организм энергией, вторая обеспечивает возобновление, размножение и расселение вида. Обе эти функции сложны и характеризуются множеством признаков. Логично предположить, что для характеристики редкости значения этих признаков неодинаковы у разных видов. Однако можно полагать, что отдельные признаки бывают более значимы, чем другие. Можно также надеяться, что в зависимости от

экологических причин у разных групп редких видов роль фотосинтетической и продуктивной составляющей может меняться. В связи с этим целесообразно было бы провести полный анализ признаков по этим составляющим, однако такой объем цифровой информации даже для небольшого числа видов чрезвычайно трудно собрать, а тем более разместить в одной статье ограниченного объема. В данном случае мы приводим некоторые признаки с целью сравнения их значимости для характеристики редких видов и для определения перспективы и последовательности изучения других признаков этих жизненно важных функций.

Объектами являлись 14 охраняемых видов растений из коллекции Ботанического сада ДВО РАН и природных мест обитания (табл.1). Исследуемые структурно-функциональные характеристики приведены в табл. 2.

Для получения мезоструктурных показателей руководствовались работой А.Т. Мокроносова и Р.А. Борзенковой (1978). Высечки из листьев с известной площадью фиксировали в 3,5%-ном глутаральдегиде, затем мацерировали в 50%-ной щелочи при кипячении. Суспензию мацерата доводили до объема 5 мл и просчитывали число клеток в счетных камерах Горяева. Количество хлоропластов в клетке определяли на давленных препаратах, мацерируя в 5%-ной соляной кислоте, нагревая на водяной бане 30-40 минут при 50-70° С. Определения объемов и площадей поверхности клеток сложной формы проводили с использованием рисовального аппарата, сканера и компьютера (неопубликованная программа Солопова Н.В.).

Проращивание семян в лабораторных условиях проводили в чашках Петри на влажной фильтровальной бумаге по 25-100 семян в трех повторностях при температуре 20-24° С. Семена бобовых перед проращиванием обрабатывали концентрированной серной кислотой в течение 30 минут с последующим промыванием в проточной воде. Подсчет проросших семян вели ежедневно. В полевых условиях семена высевали осенью.

Первичные цифровые данные обработаны статистически с использованием компьютерной программы «Статистика». Полученные результаты обобщены с использованием факторного анализа методом главных компонент (Окунь, 1974; Иберла, 1980).

Таблица 1

Объекты, место сбора семян и категория редкости
некоторых охраняемых видов растений юга Дальнего Востока

Виды	Место сбора семян	Категория редкости для Приморья
Epimedium koreanum	Коллекцион. участок Ботсада ДВО РАН	2 эндем
Smilax maximowiczii	Михайловск. р-н, окр. с. Николаевка	2
Aralia continentalis	Коллекцион. участок Ботсада ДВО РАН	3
Schisandra chinensis	Надеждинский р-н, окр. с. Тасжное	3
Rhodiola rosea	Коллекцион. участок Ботсада ДВО РАН	3
Glycyrrhiza pallidiflora	Коллекцион. участок Ботсада ДВО РАН	1
Aristolochia manshuriensis	Надеждинский р-н, окр. с. Горное	1 реликт
Dioscorea nipponica	Шкотовский р-н, окр. с. Анисимовка	3
Symplocarpus renifolius	п-ов Муравьева-Амурского, долина р. Малая Седанка	3
Arisaema japonicum	Хасанский р-н, бух. Витязь	4
Bergenia pacifica	Шкотовский р-н, г. Ливадийская	1 эндем
Pentaphylloides mandshurica	—	1
Thymus mandshuricus	Коллекцион. участок Ботсада ДВО РАН	1
Scutellaria baicalensis	Октябрьский р-н, окр. с. Покровка	3 реликт

Примечание. Категория редкости, эндемичность и реликтовость указаны по Г. Э. Куренцовой (1968) и С. С. Харкевичу, Н. Н. Качуре (1981). Прочерк - отсутствие семян; работа велась с листьями, поскольку были найдены только мужские экземпляры.

Признаки, характеризующие фотосинтетическую функцию, представлены признаками мезоструктуры листа (табл. 3). Анализ табличного материала показывает, что исследуемые характеристики варьируют в широком диапазоне: число пластид в клетке от 16 до

Таблица 2

Структурно-функциональные характеристики листа и семян

Показатель, условные обозначения	Способ измерения (расчета)	Размерность
Площадь листа (Сл)	Весовой метод	см ²
Толщина листа (Тл)	На срезах листьев	мкм
Размеры клеток	—»—	—»—
Объем клеток палисадной (Vпк) губчатой (Vгк)	Расчет по формулам (Горышина, 1989)	10 ³ мкм ³ —»—
Число хлоропластов в клетке (Nпк, Nгк)	На фиксированном материале, давленные препараты	шт.
Число клеток в единице площади листа (Чкл)	Подсчет в камере Горяева, материализованный материал	10 ³ см ²
Число хлоропластов в единице площади листа (Nхл)	Nгк X Чкл - для губчат. ткани, Nпк X Чкл (палис.) + Nгк X Чкл (губч.) для дифференц. ткани	10 ⁶ см ²
Клеточный объем хлоропласта (КОХ)	Vгк/Nгк для губчат. ткани	мкм ³
Индекс поверхности мембран клеток (ИМК)	Площадь поверхности одной клетки X Чкл	безразм.
Длина семени (Lс), ширина семени (Lнс)	Измерения с помощью штангенциркуля; под микроскопом с измерительной сеткой	мм
Масса 1000 семян (Wс)	Взвешивание 3-5 навесок по 50-300 семян	г
Всхожесть	Проращивание в лаборатории в чашках Петри на фильтровальной бумаге и в полевых условиях	% от числа высеянных семян

210, число клеток на см² листа в пределах 87-1823 тыс. и т. д. Выявленная вариабельность, по-видимому, отражает значительное разнообразие в структурно-функциональной организации листа исследуемых видов растений. Тем не менее, по количественным признакам структуры листа можно выстроить ряд, характеризующий отношение данных растений к влажности, свету и теплу.

Открывает ряд *Pentaphylloides mandshurica*, имеющий самые мелкие клетки и их высокую плотность в листе, а также достаточно высокую плотность пластид в единице площади листа, что подтверждает принадлежность вида к ксерофитам. Замыкает этот ряд

Таблица 3

Структурно-функциональные характеристики листа
некоторых редких видов растений

Виды	Сл	Тл	Нпк	Нгк	Впк	Вгк	Чкл	Нхл	КОХ	ИМК
<i>Epimedium koreanum</i>	46,4	165	—	75	—	20,3	119	8,9	270	3,6
<i>Smilax maximowiczii</i>	14,7	143	—	65	—	19,2	121	7,8	292	3,4
<i>Aralia continentalis</i>	900,0	171	53	55	7,8	10,1	292	15,8	181	7,5
<i>Schisandra chinensis</i>	49,5	176	62	84	12,0	20,1	168	12,7	238	4,9
<i>Rhodiola rosea</i>	4,0	1311	—	210	—	1279	99	20,8	6090	56,4
<i>Glycyrrhiza pallidiflora</i>	147,6	269	20	20	1,7	1,3	956	19,3	65	7,3
<i>Aristolochia manshuriensis</i>	148,3	102	—	48	—	1,8	727	34,7	37	5,3
<i>Dioscorea nipponica</i>	100,2	131	20	40	0,8	2,1	1006	25,9	52	6,7
<i>Symplocarpus renifolius</i>	202,4	400	—	30	—	8,2	310	9,3	273	6,1
<i>Arisaema japonicum</i>	110,2	285	—	56	—	18,3	87	4,9	326	2,8
<i>Bergenia pacifica</i>	66,5	370	—	45	—	5,2	408	18,4	115	6,7
<i>Pentaphylloides mandshurica</i>	3,7	300	18	16	0,56	0,2	1823	31,6	13	7,2
<i>Thymus mandshuricus</i>	0,9	300	31	36	1,4	1,8	1108	36,8	49	8,1
<i>Scutellaria baicalensis</i>	2,9	450	45	39	6,2	2,9	906	38,7	74	13,6

по изменению признаков мезоструктуры листа в сторону мезоморфности *Arisaema japonicum*. Низкое число клеток (87 тыс.) и хлоропластов (4,9 млн) в единице площади листа характеризуют данный вид как типичное растение затененных мест обитания. Остальные виды характеризуются разной степенью требовательности к влаге и освещению. Следует, однако, заметить, что вопреки ожидаемому гигромезофит *Symplocarpus renifolius*, растение лесных сообществ, предпочитающее сырые затененные местообитания, занимает в этом

ряду не последнее место. В сравнении с *Arisaema japonicum*, его лист имеет менее выраженные сциоморфные черты структуры: значительно большую толщину (400 мкм), клетки мезофилла в два раза меньше по объему, их число в единице площади листа в три раза выше. Если *Arisaema japonicum* не встречается за пределами лесных ценозов, характеризующихся смягченным режимом освещенности, температур и влажности, то *Symplocarpus renifolius* способен длительное время существовать в луговых ценозах, образовавшихся на месте уничтоженного леса, в условиях снизившейся влажности и значительного увеличения инсоляции. По-видимому, выявленные особенности мезоструктуры листа *Symplocarpus renifolius* отражают более широкий диапазон экологической выносливости вида, обеспечивающий возможность произрастания в большем числе экотопов, что, в свою очередь, сказывается на широте его распространения и частоте встречаемости, то есть характеризует состояние вида в природе.

Признаки, использованные нами для характеристики репродуктивной функции, представлены в данной статье некоторыми морфометрическими (табл. 4) и функциональными (табл. 5) показателями семян. Размеры семян видоспецифичны и, как показывают результаты (табл. 4), различаются у исследованных видов значительно - от мелких до крупных (длина 0,4-9,8 мм; ширина 0,4-15,0 мм; масса 1000 семян 0,12-663 г).

Выяснение функциональных характеристик семян, в частности их прорастания, сопряжено с определенными трудностями. Определение температурных границ прорастания по полной схеме (Николаева и др., 1992) требует большого количества семян, что лимитируется редкостью видов. Поэтому было изучено ограниченное число режимов, рассчитанных из наличия семян (табл.5). При температуре 20-24° С имели достаточно высокую всхожесть семена *Bergenia pacifica*, *Scutellaria baicalensis*, *Arisaema japonicum*. Прорастание семян первых двух видов начиналось на 4-6-й день, а у последнего - только через 20-25 дней. Высокая всхожесть семян *Bergenia pacifica* (табл.5), а также высокая способность к вегетативному размножению (Фисенко и др., 1989) указывает на то, что в благоприятных экотопах процесс размножения не является критическим моментом в стратегии выживания вида. По-видимому, ог-

Таблица 4

Морфометрические показатели семян некоторых редких видов растений юга Дальнего Востока

Виды	Размеры семян, мм		Масса 1000 семян, г
	длина	ширина	
Epimedium koreanum	3,71±0,03 (3,6-3,8)	1,18±0,02 (1,1-1,3)	—
Smilax maximowiczii	4,29±0,07 Γ^{\pm} (3,9-4,7)	3,89±0,10 (3,4-4,3)	37,7±10,81 (36,09-38,65)
Aralia continentalis	2,91±0,05 (2,7-3,1)	1,47±0,06 (1,2-1,7)	2,72±0,03 (2,67-2,78)
Schisandra chinensis	4,68±0,05 (4,5-5,0)	4,03±0,06 (3,9-4,4)	22,11±0,48 (21,18-22,77)
Rhodiola rosea	2,14±0,05 (2,0-2,5)	0,52±0,03 (0,4-0,6)	0,183
Glycyrrhiza pallidiflora	3,48±0,04 (3,3-3,7)	2,85±0,05 (2,5-3,0)	14,70±0,60 (14,10-15,30)
Aristolochia manshuriensis	9,24±0,13 (8,9-9,8)	9,44±0,26 (8,0-10,9)	30,30±0,36 (29,60-30,80)
Dioscorea nipponica	6,65±0,18 (6,0-7,4)	4,49±0,17 (4,0-5,0)	12,01±0,05 (11,91-12,08)
Symplocarpus renifolius	6,00±3,09 (3,0-9,0)	9,70±4,90 (5,0-15,0)	662,9
Arisaema japonicum	4,10±0,40 (3,7-4,5)	4,05±0,85 (3,2-5,0)	52,66
Bergenia pacifica	1,72±0,05 (1,5-2,0)	0,54±0,05 (0,4-0,7)	0,14±0,02 (0,12-0,15)
Thymus mandshuricus	0,45±0,05 (0,4-0,5)	0,45±0,05 (0,4-0,5)	0,11±0,00 (0,11-0,11)
Scutellaria baicalensis	1,71±0,05 (1,5-1,9)	1,28±0,09 (1,2-1,4)	1,48±0,23 (1,03-1,71)

Примечание. Прочерк здесь и в табл. 5 - отсутствие данных.

раниченность его ареала объясняется особенностями экологии, а угроза его существованию в Приморье - антропогенным воздействием. Не связана с нарушением репродукции и редкость вида *Scutellaria baicalensis*, поскольку его семена также имеют незатрудненное прорастание. Но *Scutellaria baicalensis* - растение сухих степей, поэтому вполне возможно, что высокая влажность приморских районов создает дискомфорт, нарушающий норму развития данного вида.

Таблица 5

Всхожесть семян некоторых редких видов растений юга Дальнего Востока

Виды	Год сбора и проращивания	Предпосевная влажность, %	Всхожесть, %
<i>Bergenia pacifica</i>	1992	5,47±0,2	95,00,58
<i>Scutellaria baicalensis</i>	1992	6,78±0,2	75,11,88
<i>Arisaema japonicum</i>	1986	37,96±0,3	75,05,00
<i>Symplocarpus renifolius</i>	1986-1987	больше 40	75,0-80,0 Γ^{\pm}
<i>Aristolochia manshuriensis</i>	1989	6,43±0,2	85,05,67
<i>Glycyrrhiza pallidiflora</i>	1992	5,27±0,3	74,98,81
<i>Dioscorea nipponica</i>	1992	7,83±0,3	2,00,00
<i>Aralia continentalis</i> *	1968-1970	5,63±0,9	75,0
<i>Schisandra chinensis</i> *	—	—	80,0-90,0
<i>Rhodiola rosea</i>	1987	—	8,67±1
<i>Smilax maximowiczii</i>	1991	—	40,0

Примечание.* - По данным М.Г. Николаевой с соавторами (1972), Г.К. Колотовой и М.Г. Николаевой (1981).

Остальные виды в этих условиях либо не прорастали, либо имели низкую всхожесть и растянутый период прорастания, что свидетельствует о наличии различных типов покоя. Эти виды требовали предпосевной подготовки, режим которой индивидуален. Так, семена *Glycyrrhiza pallidiflora* имели высокую всхожесть (74,9%) только после их обработки концентрированной серной кислотой. Семена этого вида обладают физическим типом покоя, связанным с непроницаемостью семенной оболочки, что вызывает затрудненность прорастания. Однако это нельзя считать основной причиной редкости, поскольку прорастание массовых видов *G.uralensis* и *G. glabra* также требует скарификации семян, но в то же время нельзя исключать из общей оценки и отрицательных моментов жизненной стратегии вида.

При проращивании в лабораторных условиях семена *Dioscorea nipponica* прорастали всего на 2%. Но при изучении всхожести семян этого вида в условиях интродукции (г. Москва) после стратификации при температуре 4° С в течение 65 дней или при переменной температуре 4° С (17 ч)-20° С (7 ч) в течение 36 дней проросло около 90% семян (Герасименко, Тропова, 1966). Семена

Aristolochia manshuriensis в лабораторных условиях не прорастали, хотя наблюдалось их открывание. Высокую (85%) всхожесть они имели как при осеннем, так и при весеннем грунтовом посеве. Возможно, последнее связано с устранением в почве ингибиторов семян (Baron, Binet, 1964) или взаимодействием с микроорганизмами почвы.

Прорастание семян *Symplocarpus renifolius* (выход почки из семени, значительное увеличение ее размеров, образование корней) при осеннем посеве в грунт происходит в первую весну. Однако раскрытие почки и появление всходов наблюдалось только во вторую весну. Такую же последовательность событий наблюдала И.В. Шибнева (1991) при изучении прорастания семян *Smilax maximowiczii*. Для семян *Symplocarpus renifolius*, кроме того, необходима высокая посевная влажность, снижение ее сопряжено с потерей жизнеспособности. Таким образом, взрослые растения этого вида удовлетворительно переносят условия открытых ландшафтов, но их размножение сталкивается с трудностями.

Прорастание семян *Aralia continentalis* и *Schisandra chinensis* достаточно хорошо изучено (Николаева и др., 1972; Колотова, Николаева, 1981). Для прорастания семян *Aralia continentalis* необходима холодная стратификация при температуре +9-10° С, при этом прорастало 75% семян. Получение 80-90% всхожести семян *Schisandra chinensis* достигалось после трехэтапной стратификации: 1-й месяц +18-20° С; 2-й месяц +3-5° С; 3-й месяц +8-10° С. Семена *Rhodiola rosea* в наших опытах без предпосевной подготовки имели растянутый период прорастания и невысокую всхожесть (8,7%). При осеннем грунтовом посеве всхожесть весной была достаточно высокой 70-87% (Рабинович, 1989). Семена *Epimedium koreanum* не способны прорасти сразу после созревания, так как для них характерен органический покой, связанный с недоразвитостью зародыша.

Семена исследованных видов имеют различную степень морфологической и физиологической готовности зародыша к прорастанию, наличие и объем запасующих тканей и тип запасных веществ, наличие и мощность семенных покровов, что определяет продолжительность сохранения жизнеспособности и различные типы по-

коя, свойственные данным видам, а следовательно, и необходимость разных условий для преодоления покоя и индуцирования прорастания (Николаева и др., 1985).

Значительная вариабельность морфологических признаков семян и различная степень затрудненности прорастания не позволяют пока связать редкий статус растений с процессом прорастания. Безусловно, причины редкости видов растений скрыты в их жизненной стратегии. С этой точки зрения необходимо указать на наличие слабых мест в системе семенного размножения исследуемых нами видов. Размер и масса семян определяют плотность контакта с почвой, поэтому, например, плоские семена, попадая на лесную подстилку (*Aristolochia manshuriensis*, *Dioscorea nipponica*), будут иметь меньшую вероятность набухания, что повлияет на успешность прорастания. Затрудненность прорастания вызывается недоразвитостью зародыша (*Aralia continentalis*, *Epimedium koreanum*), плотностью семенной кожуры (*Glycyrrhiza pallidiflora*), строгой зависимостью прорастания от влажности семян и среды (*Symplocarpus renifolius*).

Таким образом, полученные данные отражают значительную вариабельность признаков, характеризующих фотосинтетическую и репродуктивную функции. Большой объем варьирующей цифровой информации довольно сложен для ее оценки. Метод факторного анализа позволяет преобразовать отдельные признаки в небольшое число комплексов, представляя результаты в удобной для рассмотрения форме.

В нашем случае факторная структура признаков показывает (табл.6), что 53% общей дисперсии 8 исследованных признаков мезоструктуры листа определяются первой главной компонентой (фактором). Самые высокие нагрузки по этой компоненте у следующих признаков: объем клеток, хлоропластов и их плотность в единице площади листа. Вторая главная компонента, охватывающая 22% дисперсии, коррелирует с площадью листа. Третья определяет 17% дисперсии, ее ведущий признак - толщина листа. Относительная доля накопленной суммы факторной дисперсии для включенных в компоненты признаков составляет 92% общей дисперсии. Поэтому нецелесообразно увеличивать число компонент, так как охват общей дисперсии будет возрастать незначительно.

Таблица 6

Факторная структура изменчивости признаков,
характеризующих фотосинтетическую функцию

Признаки	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Сл	-0,10	-0,95	-0,04
Тл	0,04	-0,01	0,99
Нгк	-0,72	0,41	-0,47
Вгк	-0,92	0,21	-0,28
Чкл	0,92	0,09	0,14
Нхл	0,88	0,33	0,13
КОХ	-0,95	-0,19	0,05
ИМК	0,58	0,29	0,66
Факторная дисперсия, %	53	22	17

На рис.1 представлено распределение видов в пространстве главных компонент по результатам факторного анализа с использованием структурно-функциональных характеристик листа. Ряд точек, соответствующих определенным видам, сформировали скопления-кластеры, объединяющие виды по сходству признаков, характеризующих структурно-функциональную организацию фотосинтетического аппарата. Можно выделить, по крайней мере, три кластера.

Первый кластер объединяет виды *Pentaphylloides mandshurica*, *Thymus mandshuricus*, *Scutellaria baicalensis* (№ 12,13,14). Они отличаются наименьшими значениями площади листьев (0,9-3,7 см²), большой толщиной листа (300-450 мкм) и плотностью клеток (906-1823 тыс. см²) и пластид в единице площади листа (31,6-38,7 млн см²). Это признаки гелио- и ксероморфной структуры листа. Подобная структура листа вполне соответствует условиям произрастания видов. Так, *Pentaphylloides mandshurica* обитает на сухих известняковых скалах, *Thymus mandshuricus* на сухих прибрежных скалах, *Scutellaria baicalensis* на прибрежных песках.

Виды второго кластера *Glycyrrhiza pallidiflora*, *Aristolochia manshuriensis*, *Dioscorea nipponica* (№ 6, 7, 8), также как и первого, имеют малые размеры клеток (объем клеток 0,8-2,1 тыс. мкм³), довольно широкую плотность в единице площади листа (727-1006 тыс. см²), малые величины КОХ (37-65 мкм³), но отличаются

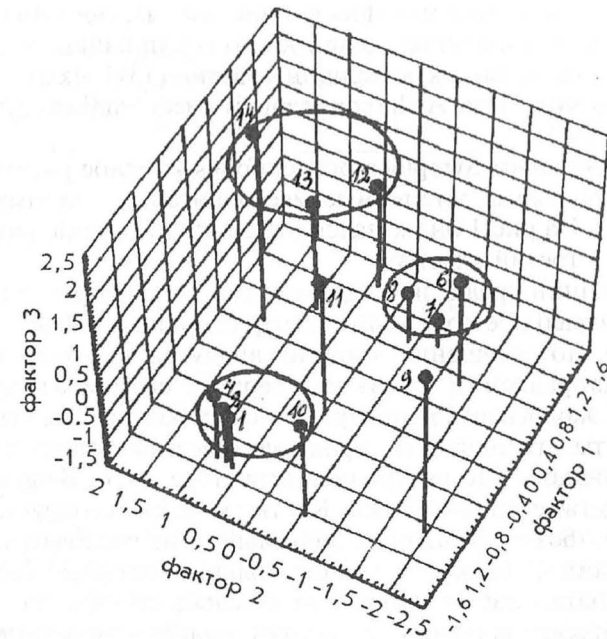


Рис.1. Распределение видов в факторном пространстве на основе анализа методом главных компонент по основным структурно-функциональным характеристикам листа

крупными размерами листьев (100,2-148,3 см²) и меньшей толщиной листа (102-269 мкм). Эти признаки определяют структуру листа мезофита, но предпочитающего хорошее освещение.

Третья группа видов *Epimedium koreanum*, *Smilax maximowiczii*, *Schisandra chinensis*, *Arisaema japonicum* (№ 1, 2, 4, 10) отличается крупными размерами клеток (объем 18,3-20,1 тыс. мкм³), их малым количеством в единице площади листа (87-168 тыс. см²), низкими значениями ИМК (2,8-4,9) и высокими - КОХ (238-326 мкм³). Подобные признаки характерны для растений затененных мест обитания.

Rhodiola rosea и *Aralia continentalis* по ряду признаков очень сильно отличаются от всей совокупности исследуемых видов, поэтому в факторный анализ не были включены. *Rhodiola rosea* имеет

самые крупные клетки мезофилла с числом пластид в них (210), значительно превышающим величины этого признака у остальных видов, и самую высокую толщину листа (1311 мкм), поскольку является суккулентом. *Alalia continentalis* имеет наибольшую площадь листа (900 см²).

Гигромезофит *Symplocarpus renifolius* - лесное растение, предпочитает сырые затененные местообитания, занимает особое положение. На рис.1 он оказался отдаленным от сциофитов, объединенных в третий кластер.

Последний среди исследуемых вид *Bergenia pacifica* занимает как бы центральное положение (центр координат в факторном пространстве). По отношению к другим видам он расположен на пересечении направлений между кластерами, объединяющими виды различной экологической приуроченности (ксерофиты - гигрофиты) и (сциофиты - гелиофиты), проявляя «средние» значения исследуемых признаков. По внутренней структуре листа *Bergenia pacifica* имеет сходство с *Rhodiola rosea*. Клетки мезофилла округлые, слегка вытянутые, без строгой дифференциации на столбчатую и губчатую паренхиму, упаковка клеток довольно плотная, без крупных межклетников, насчитывается до 10 слоев мезофилла. Оба вида имеют близкие значения плотности пластид в единице площади листа (табл. 3), но *Bergenia pacifica* отличается значительно меньшей толщиной листа, меньшим объемом клеток и числом пластид в них. Отмеченные черты сходства *Rhodiola rosea* и *Bergenia pacifica* связаны с температурным фактором. Эти виды, в отличие от остальных исследуемых, обитают в условиях более низкого температурного фона. В отношении света и влагообеспеченности *Bergenia pacifica* по структурно-функциональным характеристикам листа является мезофитом, что соответствует его местообитанию на влажных скалах в верхнем поясе гор.

Анализу связи структуры ассимиляционного аппарата с условиями среды посвящена обширная литература (Мокроносков, Шмакова, 1978; Горышина, 1989; Пьянков, 1993; и др.). В то же время экологическому аспекту в изучении репродуктивной функции уделялось явно недостаточное внимание. Хотя ясно, что репродуктивная функция также должна быть адаптирована к экологическим условиям среды. Поэтому далее в факторный анализ были дополнительно включены морфометрические показатели семян.

Факторная структура изменчивости признаков, характеризующих фотосинтетическую и репродуктивную функции

Признаки	Фактор 1	Фактор 2	Фактор 3
Sl	0,11	0,94	-0,16
Tл	-0,07	-0,18	-0,95
Nгк	0,69	-0,20	0,59
Vгк	0,92	-0,15	0,31
Чкл	-0,90	-0,17	-0,14
Nхл	-0,91	-0,21	0,01
KOX	0,93	0,19	-0,08
ИМК	-0,67	-0,27	-0,47
Lc	0,08	0,83	0,50
LHc	0,08	0,92	0,15
Wc	0,58	0,22	-0,10
Факторная дисперсия, %	42	25	17

Анализ новой совокупности исследуемых нами признаков, характеризующих фотосинтетическую и репродуктивную системы, показал, что первые три главные компоненты определяют 84% общей дисперсии (табл. 7), следовательно так же, как и в первом анализе (табл.6), увеличение числа компонент нецелесообразно. 42% общей дисперсии 11 исследуемых признаков определяется первой главной компонентой (табл.7). Наибольшая нагрузка в этом варианте анализа принадлежит тем же признакам (табл.6). Среди признаков репродуктивной функции наиболее высокая нагрузка падает на признак "масса 1000 семян". 25% общей дисперсии охватывает вторая главная компонента, включающая в себя с наиболее высокими нагрузками площадь листа и линейные размеры семян. Ведущие признаки третьей компоненты остались прежними. В системе трехмерных координат (рис.2) виды по сходству и различию всех признаков сформировали аналогичные кластеры, наблюдаемые в ходе исследования показателей мезоструктуры листа.

По морфометрическим признакам, характеризующим обе функции (фотосинтетическую и репродуктивную), первый кластер объединил виды *Pentaphylloides mandshurica*, *Thymus mandshuricus*, *Scutellaria baicalensis* (№ 12, 13, 14), обладающие гелио- и ксероморфной структурой листа и самыми низкими значениями размер-

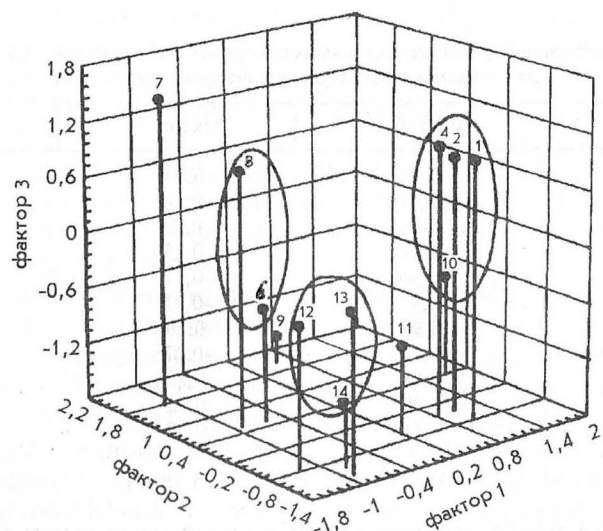


Рис.2. Распределение видов в факторном пространстве на основе анализа методом главных компонент по основным структурно-функциональным характеристикам листа и семян

но-весовых характеристик семян (длина 0,4-1,9 мм, ширина 0,4-1,4 мм, масса 1000 семян 0,11-1,71 г). Виды второго кластера *Glucyrrhiza pallidiflora*, *Dioscorea nipponica* (№ 6, 8) имеют структуру листа мезофита, но предпочитают хорошее освещение. Эти виды имеют значительно более высокие морфометрические показатели семян (длина 3,3-7,4 мм, ширина 2,5-5,0, масса 1000 семян 11,91-15,30 г). В сравнении с рис.1 точка (№ 7), соответствующая положению вида *Aristolochia manshuriensis*, оказалась за пределами второго кластера, что по-видимому, связано со значительной разницей в линейных размерах семян данного вида (длина 8,9-9,8 мм, ширина 8,8-10,9 мм) в отличие от других видов этого кластера. Третья группа видов *Epimedium koreanum*, *Smilax maximowiczii*, *Schisandra chinensis*, *Arisaema japonicum* (№ 1, 2; 4, 10), имеющая признаки, характерные для растений затененных мест обитания, отличается еще более высокой массой 1000 семян (21,18-52,66 г).

На данном этапе исследований мы привели лишь некоторые параметры структурно-функциональных особенностей семян. Даже

на основании анализа только этих признаков позволительно заметить, что репродуктивная стратегия может оцениваться по количественным характеристикам семенного размножения, которое обеспечивается на базе фотосинтеза и уровень которого определяют структурно-функциональные особенности листового аппарата.

Таким образом, результаты показывают, что среди исследуемых нами признаков, характеризующих фотосинтетическую функцию, ведущими являются площадь и толщина листа, число клеток и хлоропластов в единице площади листа и их объем. Безусловно, изученное число признаков остается недостаточным для полной характеристики фотосинтетической функции и должно быть дополнено морфологическими, анатомическими, биохимическими и функциональными признаками. Среди последних можно назвать морфологические признаки листьев и стебля, полный набор мезоструктурных характеристик, тип и интенсивность фотосинтеза, биохимический механизм фиксации углекислоты, активность ключевых ферментов фотосинтеза и т.д.

Исследуемые нами признаки репродуктивной функции обнаруживают корреляции с площадью листа, числом клеток и хлоропластов в единице площади листа и их объемом. Однако это требует дальнейших исследований. Многие признаки, имеющие принципиальное значение для функции, остались неисследованными. Для характеристики репродуктивной функции необходим анализ признаков, характеризующих цветение, опыление, формирование плодов и семян и их продуктивность.

В целом полученные результаты свидетельствуют о существовании сложных и пока невыясненных взаимосвязей в структурной организации двух важнейших систем растения - фотосинтетической и репродуктивной, которые в наибольшей степени ответственны за положение вида в естественных фитоценозах.

Литература

- Герасименко И.И., Тропова Е.Ф. О прорастании семян некоторых видов диоскореи // Растительн. ресурсы. 1966. Т. 11, вып. 3. С. 346-353.
Горышина Т.К. Фотосинтетический аппарат растений и условия среды. Л.: Изд-во ЛГУ, 1989. 201 с.

- Иберла К.* Факторный анализ. М., 1980. 398 с.
- Колотова Г.К., Николаева М.Г.* Влияние условий стратификации и фитогормонов на прорастание семян лимонника китайского и актинидии коломикта // Растительн. ресурсы, 1981. Т. 17, вып.4. С. 544-550.
- Комаров В.Л.* Учение о виде у растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944. 246 с.
- Куренцова Г.Э.* Реликтовые растения Приморья. Л.: Наука, 1968. 71 с.
- Мокроносов А.Т., Борзенкова Р.А.* Методика количественной оценки структуры и функциональной активности фотосинтезирующих тканей и органов // Тр. по прикл. бот., ген. и селекции ВНИИ растениеводства. Л., 1978. Т. 61, вып. 3. С.119-133.
- Мокроносов А.Т., Шмакова Т.В.* Сравнительный анализ мезоструктуры фотосинтетического аппарата у мезофитных и ксерофитных растений // Мезоструктура и функциональная активность фотосинтетического аппарата. Свердловск, 1978. 152 с.
- Николаева М.Г., Грушвицкий И.В., Богданова В.М.* Условия прорастания семян дальневосточных видов сем. аралиевых и роль гиббереллина в нарушении их покоя // Ботан. ж. 1972. Т. 57, № 9. С. 1082-1096.
- Николаева М.Г., Разумова М.В., Гладкова В.Н.* Справочник по проращиванию покоящихся семян. Л.: Наука, 1985. 348 с.
- Николаева М.Г., Тихонова В.Л., Далеккая Т.В.* Долговременное хранение семян дикорастущих видов растений. Биологические свойства семян. Пушино, 1992. 37 с.
- Окунь Я.* Факторный анализ. М.: Статистика, 1974. 200 с.
- Пьянков В.И.* Роль фотосинтетической функции в адаптации растений к условиям среды // Автореф. дис. ... д-ра биол.наук. Москва, 1993. 103 с.
- Рабинович А.М.* Лекарственные растения на приусадебном участке. М.: Росагропромиздат, 1989. 207 с.
- Тихонова В.Л.* Ресурсы внутривидовой изменчивости дикорастущих травянистых растений, их изучение, сохранение и использование // Автореф. дис. ... д-ра биол.наук. СПб., 1992. 40 с.
- Фисенко С.М., Михалин М.В., Фролов В.Д., Резинкина Г.А.* К вопросу о выращивании бадана тихоокеанского и актинидий // Биологические исследования на Горно-таежной станции. Владивосток, 1989. С. 56-68.
- Харкевич С.С., Качура Н.Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. Л.: Наука, 1981. 232 с.
- Шибнева И.В.* Сассапариль Максимовича *Smilax maximowiczii* Koidz // Биологические особенности сосудистых растений советского Дальнего Востока. Владивосток, 1991. С. 58-69.
- Baron M., Binet P.* Quelques aspects physiologiques de la germination des semences de *Crambe maritime* L. // Bull. Soc. franc. physiol. veget. 1964. Vol. 10, № 4. P. 263-267.