

УКРАИНСКАЯ АКАДЕМИЯ АГРАРНЫХ НАУК
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НИКИТСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

На правах рукописи

МИЛИН ДМИТРИЙ НИКОЛАЕВИЧ

SIMONDSIA CHINENSIS (Link)

С.К. Schneider - ХОХОБА.

ИССЛЕДОВАНИЕ БИОЭКОЛОГИИ
НА ЮЖНОМ БЕРЕГУ КРЫМА

03.00.05 - ботаника

Автореферат диссертации
на соискание учёной степени
кандидата биологических наук

Ялта 1994



00756326 (T)

робота виконана в відділі мобілізації і інтродукції Нікитсько-го Ботанічного Сада (1990-1993 гг.).

Научний керівник:

доктор біологічних наук Куликов Г.В.

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук
Корженевський Владислав Вячеславович
кандидат біологічних наук
Ена Андрей Васильевич

Ведуща організація: Ботанічний Інститут ім.Комарова РАН.

Захист состоится "18" февраля 1995 г. в 10 час.
на засіданні Спеціалізованого ученого совета Нікитського бота-
нічного Сада по адресу: 334267 Крым, Ялта, п/о Ботанічне, ГНЕС

Автореферат розослан "18" января 1995 г.

Учений секретар Спеціалізованого
ученого совета

кандидат біологічних наук

Т.П.Кучерова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ .

Актуальность. Потребности современного производства в необычных источниках высокоэффективных липидных соединений всё чаще удовлетворяются за счет внедрения в культуру не известных ранее растений. К числу таких феноменов природы относится ценное высоко-масличное и высокобелковое растение симмондзия китайская (*Simmondsia chinensis* (Link) C.K.Schneider), или хохоба, - единственный в мире высших растений продуцент особого жидкого воска, не выходящего на поверхность эпидермальных клеток, как обычные воски, а в качестве запасного вещества находящегося в массивных семядолях (до 60 % веса семени). По своему химическому составу этот воск гомологичен содержанию фиброзного мешка черепа кашалота - спермацету, который уже давно вышел из употребления по экологическим соображениям. Необычные физико-химические свойства воска семян хохобы обусловлены содержанием жидких эфиров с двумя непредельными связями и углеродной цепью до 40-48 единиц. Чрезвычайная коммерческая ценность определяет незаменимость использования воска в ряде отраслей производства: аэрокосмической, технической, химической, фармацевтической.

Промышленные плантации хохобы сосредоточены более чем в 40 странах. Основными производителями семян являются США, Мексика, Израиль, Австралия, а в последние годы - Индия, Перу, Аргентина, Судан и другие страны. Первые попытки интродуцировать хохобу на Южном берегу Крыма (МБК) были осуществлены в Никитском ботаническом Саду ещё в 1977 году. До сих пор в условиях оранжереи развиваются растения, полученные из Аризонского Университета (г.Тусон). Однако углублённых исследований биологии термофильной симмондзии и возможных способов её возделывания в полуаридных условиях МБК до настоящего времени не проводилось. Широкий потенциал использования воска, ценных биологически активных веществ листьев и жмыха

семян, богатство генетического материала хохобы на фоне определённой гомологии климатических условий ЮБК и районов её естественного распространения определяют важность проведения комплексных исследований биологии и экологии хохобы в связи с её возможной акклиматизацией в экстремальных условиях среды Южного бережья и создания в будущем коммерческих плантаций как в закрытом, так и в открытом грунте.

Цель исследований. Комплексное изучение биологии и экологии хохобы при первичном интродукционном испытании на ЮБК.

Задачи исследований:

- изучение морфолого-анатомических особенностей листа и тонкой структуры хлоренхимы вечнозелёной двудомной хохобы;
- познание жизненного цикла аридного растения ("от семени до семени") на основе изучения биоритмики и её влияния на структуру биоморфы;
- изучение амплитуды проявлений двудомности, в т.ч. явлений сексуализации и репродукции, формирования генеративной сферы, особенностей развития и строения мужского гаметофита; познание полового диморфизма на уровне метаболических процессов у мужских и женских растений (углеводный обмен, аспекты электрофизиологии);
- оценка возможности более широкого культивирования хохобы в открытом и закрытом грунте.

Научная новизна. Впервые проведено аналитическое обобщение адаптивных свойств на разных уровнях организации двудомного аридного растения.

Впервые исследована биология роста и развития хохобы в различных условиях культивирования; описаны адаптивные аспекты типа прорастания, особенности развития сеянца и биоморфы.

Впервые проведено исследование листовой пластинки на световом уровне, описана её поверхность при помощи СКАН, представлены ори-

гинальные данные по особенностям тонкой структуры хлоропластов и её возрастных изменений у растений обоих полов.

Впервые изучены особенности прохождения репродуктивного цикла в условиях КБК.

Впервые описаны морфологические особенности генеративных органов; изучены процессы микроспоро- и микрогаметогенеза, дано описание зрелого пыльцевого зерна и скульптуры экзины; рассмотрены отдельные вопросы антекологии.

С использованием электрофизиологических методов впервые предложена диагностика пола на ранних стадиях онтогенеза, что может служить моделью для изучения других двудомных растений.

Представлены оригинальные данные по физиологии пола в связи с особенностями обмена углеводов и другими характеристиками у мужских и женских растений.

Практическая значимость. Изучение биологических и экологических особенностей хохоба как полиморфного вида, имеющего холодоустойкие формы, представляет обнадёживающую основу для дальнейшей успешной акклиматизации с привлечением современных достижений генетики, селекции, биотехнологии, агротехники.

Полученные данные могут быть использованы в качестве демонстрационного материала при чтении лекций и составлении учебных пособий по интродукции, физиологии растений, палинологии, анатомии.

Хохоба в условиях КБК хорошо развивается в закрытом грунте; используемая комплексно, она может служить в качестве источника ценных БАВ из вегетативной массы; очевидна необходимость тщательного фармакологического тестирования листьев и плодов.

Собранная коллекция, насчитывающая до 400 разновозрастных растений 19 форм и 2 сортов, является основой для дальнейших опытов по интродукции.

Как вечнозелёное засухоустойчивое растение хохоба может быть использована в качестве ценного растения для фитоинтерьеров.

Апробация работы. Основные положения диссертации доложены на IV Молодёжной Конференции ботаников г.Санкт-Петербурга (1992), на III Украинской Конференции по медицинской ботанике (Крым, 1992), на III съезде Всероссийского общества физиологов растений (г.Санкт-Петербург, 1993), на производственных совещаниях группы мобилизации, интродукции и внедрения растительных ресурсов Государственного Никитского ботанического Сада (г.Ялта).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 6 работ.

Структура и объём диссертации. Диссертация состоит из введения, шести глав, предложений, выводов, списка литературы. Работа изложена на 234 страницах машинописного текста, в том числе 173 страниц содержания, 16 таблиц, 71 рисунок. Список литературы включает 269 наименования, 200 из которых на иностранных языках.

Автор выражает искреннюю признательность Бармичевой Е.М. за исключительно содержательное сотрудничество и всестороннюю помощь в проведении комплексных анатомических исследований листа и пыльцевого анализа (СЭМ) в доброжелательной атмосфере лаборатории морфологии и анатомии растений БИН РАН, обсуждение результатов и ценные рекомендации; Рубцовой М.С. – за совместное проведение физиологических экспериментов и прежде всего – обширные многолетние тесты растений хохобы по полу с использованием "Измерителя разности потенциалов", стабильный интерес к работе и важные замечания; Ретивину В.Г. – за высокопрофессиональную постановку экспериментов с радиоактивными сахарозой и кальцием. Автор благодарен сотрудникам ГНБС, оказавшим значительную помощь в работе – Шафферт Е.Э., Мазиной И.Г., Новиковой В.М. Особая благодарность – коллегам из группы интродукции – Ерыгиной Г.А. – за совместное проведение экспериментов и последующее обсуждение их результатов; Андриюшенко-вой З.П. – за большую техническую помощь.

I. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ХОХОБЫ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)

Хохоба, симмондзия китайская (*Simmondsia chinensis* (Link) C.K.Schneider) - представитель монотипного рода и семейства Simmondsiaceae (Van Tieghem, 1897), выделенный в систематически обособленный порядок Simmondsiales в п/кл Hamamelidae - аридофитный густоветвистый вечнозелёный кустарник ($2n = 26$) с ложнодихотомическим ветвлением, аномальным вторичным ростом концентрического типа, запасающий в семенах уникальные для высших растений жидкие восковые эфиры ($C_{40} - C_{48}$), синтезируемые серией энзимов, характерных для одноклеточных организмов (типа *Euglena gracilis*) и локализуемые в особых органеллах (восковых тельцах), близких сферосомам (Тахтаджян, 1981; Гудвин, Мерсер, 1986).

Обширный реликтовый ареал хохобы располагается на юго-западных окраинах внетропического пояса Северной Америки (Мадреанское подцарство Голарктического царства), между $21^{\circ}-34^{\circ}$ с.ш. и $109^{\circ}-117^{\circ}$ з.д., преимущественно в опустыненных саванновых формациях, распадаясь на множество локальных популяций, в т.ч. островных (Gentry, 1958).

Хохоба - высокоспециализированный таксон, представитель тропического фонда субсерофильной мадро-третичной геофлоры (Axelrod, 1958), палеоэндемик (Stebbins, Major, 1965) без видимых черт угасания в современных условиях.

Действие принципа гетеробатмии определяет заметное своеобразие хохобы как биологического объекта с систематической обособленностью. В системе Cronquist (1988) она включена в порядок Euphorbiales, вероятно, благодаря серологическим исследованиям Scogin, (1980), обнаружившим определённое родство с Euphorbiaceae.

У индейцев региона Соноры хохоба издревле использовалась при лечении незаживающих ран, рака кожи и лёгких, укреплении волос, употреблялась в пищу.

Впервые хохоба описана как лечебное растение в 1701 году аббатом Э.Кино, впоследствии - как ботанический объект под названием самшита китайского (Link, 1822) и симмондзии калифорнийской, представителя монотипного рода (Nuttall, 1844).

Коммерческий интерес к хохобе как возобновляемому источнику жидкого воска, способного заменить спермацет исчезающих кашалотов, возник после 1935 года.

Своеобразие биологии ксерофитного обитателя полупустынь, двудомность, особенности сезонной ритмики развития и репродукции, низкая природная урожайность обусловили многоступенчатый характер интродукции хохобы. Первый, предварительный этап в одомашнивании дикого растения длился около 30 лет и завершился в начале 70-х: закладывались первые коммерческие плантации, хохоба успешно распространялась из США и Мексики в другие страны - Израиль, Австралию, Индию, Перу, Аргентину.

Проведённая в США I Международная конференция (г.Тусон, 1972) а затем и последующие конференции (через 2-3 года) интегрировали усилия по внедрению хохобы в культуру, определяя высокий уровень современных знаний и благоприятные перспективы её дальнейшего распространения в аридных регионах обоих полушарий. В настоящее время культивируемый ареал хохобы насчитывает десятки тысяч гектаров в более чем 40 странах.

В 1983 году посеvy хохобы были сделаны на Туркменской опытной станции ВИР; с 1987 года в отделе технических культур проводилось изучение биологии развития, успешно осваивалось микроразмножение в культуре *in vitro*. В результате экспедиционных сборов в Калифорнии были завезены образцы различных популяций, послуживших основой накопления теоретических и практических знаний об этом новом для нас растении.

Первые попытки адаптации хохобы на ЮБК были проведены в ГНБС Куликовым Г.В. в 1977 году. Накоплен определённый опыт по выращиванию этой культуры, получены семена собственной репродукции. Обнадёживающие результаты получены по культуре тканей хохобы *in vitro* (Новикова В.М.).

Воски хохобы являются суммой сложных восковых эфиров C_{40} , C_{42} , C_{44} высших мононенасыщенных жирных кислот с двойной связью в цис-конфигурации (преобладают эйкозеновая 20:1 и докозеновая 22:1) и соответствующих им спиртов жирного ряда (преимущественно 22:1 докозенола и 20:1 эйкозенола). Количество восков составляет 45-60 % веса семени. Химизм длинноцепного соединения с двумя непредельными связями обуславливает уникальность физико-технических характеристик и необходимость его применения в качестве прекрасной смазки в технике, особенно высокоскоростной; косметике, фармацевтике и многих других производствах. Последние десятилетия в изучении восков отмечены поиском нетрадиционных форм использования; создание новейших классов дериватов восковых эфиров хохобы заметно расширило спектр их применения, особенно в технике и косметике.

II. УСЛОВИЯ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

На основании концепций фитоклиматических "аналогов" и "гомологов" (Достойнова, 1931; Куликов, 1988) рассмотрены возможности адаптации хохобы на ЮБК. Редкая встречаемость растений мадренской флоры на Черноморском побережье обусловлена их южным происхождением (30-35° с.ш.) и значительной термофильностью. Климат ЮБК однозначно характеризуется как теплоумеренный (Вальтер, 1974), однако имеет определённое сходство с климатическими особенностями Южной Калифорнии и других районов распространения хохобы.

Погодные условия в период исследований (1990-1993) были типичными для ЮБК, за исключением длительного периода с отрицательной температурой зимой 1991-1992 года.

Объектом экспериментов служили растения хохобы, выращенные преимущественно из семян, полученных из экспедиций (Мексика, Калифорния, Кипр) и по обмену, - девятнадцати форм и двух сортов.

Для изучения нативной морозостойкости однолетние саженцы были высажены в открытый грунт на интродукционном питомнике. Часть экспериментальной работы осуществлялась в условиях Никитского ботанического Сада; радиоавтографы обработаны на кафедре биофизики Нижегородского Университета. Комплексное изучение листовой пластинки (СЭМ, ТЭМ), сканирование поверхности пыльцевого зерна проводилось в лаборатории морфологии и анатомии БИН РАН (г.Санкт-Петербург).

Ритмика развития растений в разных условиях изучалась с помощью общепринятых методик (Бейдеман, 1954). Скорость роста листовой пластинки исследовалась по методике Куликова, Гельберга (1974). Описание проростка проводилось по Васильченко (1960), ключом к идентификации типа проростка служила классификация, изложенная в работе Michel (1987). Общее анатомо-морфологическое описание листа проводилось по Фёдорову и др. (1956), Гзыряну (1959). При гистохимическом тестировании листа для выделения танинов использовалась обработка гематоксилином (по Прозиной, 1960). При описании ультраструктуры поверхности листа была использована оригинальная комплексная методика, разработанная в группе интродукции ГНБС с использованием методических указаний Захаревича (1954), Мирославова (1974) Анели (1975), Кочетовой, Кочетова (1982), Джунипера, Джеффри (1986). Устьичный аппарат был описан по Барановой (1985). Для исследования листовых пластинок и пыльцевых зёрен на сканирующем электронном микроскопе материал фиксировали по стандартной методике в глутаровом альдегиде, постфиксировали в осмиевой кислоте, высушивали, напыляли слоем золота в вакууме и исследовали на сканирующем микроскопе JEOLJSM-35C. Подготовка материала для микроскопии на ТЭМ проводилась по стандартным методикам, принятым в лаборатории мор-

фологии и анатомии БИИ. В качестве заливочной среды использовалась смесь эпон-аралдит. Съёмка проводилась на трансмиссионном электронном микроскопе Хитачи Н-600. Описание тонкой структуры хлоропластов листа проводилось по Гамалею, Куликову (1978). При светооптическом исследовании пыльцы для изучения последовательности развития мужского гаметофита фиксировали бутоны на разных стадиях развития и пыльники из раскрывшихся цветков. Применяли фиксатор Карнуа; после промывки в спиртах и мацерации в уксусной кислоте материал окрашивали метилгрюнпиранином, ацетокармином, готовили временные давленные препараты в смеси Гойера. Гистохимическое определение крахмала проводили обработкой материала раствором Люголя (Паушева, 1980). Микроскопирование проводилось на микроскопах "PZO" и "МБИ-П"; микрометрические измерения - при помощи окуляр-микрометра и окулярной сетки. Рисунки выполнены рисовальным аппаратом РА-4.

Морфологические особенности цветка описаны по Фёдорову, Артюшенко (1975), Cronquist (1988). Описание пыльцевого зерна и его скульптуры проводилось по Эрдтману (1956); изложение отдельных аспектов антологии - по Фегри (1982), Голубеву, Волокитину (1986).

При исследовании транспорта ^{14}C -сахарозы побеги радиоавтографировали и определяли их радиоактивность на радиометре "Волна" торцевым счетчиком МСТ-17. Выход радиоактивной метки в воду определяли на сцинтилляционном радиометре жидкостей РКС-08П с жидким сцинтиллятором ЖС-102 в качестве детектора. При изучении скорости передвижения кальция радиоактивность побегов определяли так же, как и в случае с ^{14}C -сахарозой. Определение интенсивности фотосинтеза проводили, используя объёмный метод Иванова-Коссович. Интенсивность дыхания определяли объёмным методом по количеству выделенного углекислого газа в закрытом сосуде. Интенсивность транспирации листьев - весовым способом, степень открытости устьиц - по методу инфльтрации Молиша. Жаростойкость листьев определяли по Мацкову. Со-

держание воднорастворимых сахаров и количество хлорофилла - с помощью фотоэлектроколориметра. Активность каталазы определяли газометрическим методом. Процент сухого вещества - по разнице веса бюкса и листа до и после высушивания в термостате в течение 4-х часов. Разность потенциалов (РП) регистрировали с помощью "Измерителя разности биоэлектрических потенциалов", разработанного на кафедре ботаники и физиологии растений НСХИ. Датчиками служили неполяризуемые хлорсеребряные электроды ЭВЛ-1-ЗМЗ. Статистические расчёты проводились на микрокалькуляторе МК-61 по программам, разработанным в ГНБС (Корженевский и др., 1987).

III. ОСОБЕННОСТИ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ЛИСТА ХОХОБЫ

Морфология поверхности и анатомические особенности листовой пластинки

При исследовании растения, имеющего сложный экологический статус, важен комплексный анализ морфолого-анатомических характеристик листовой пластинки, что было осуществлено нами с привлечением данных световой и электронной микроскопии (СЭМ, ТЭМ).

Листовая пластинка имеет плитчатый рельеф поверхности с однослойным мелкоклеточным эпидермисом, прямыми, утолщёнными стенками, особенно наружными. Складчатая кутикула - ретикулярного типа с развита сетью дендритов. Плотность опушения умеренная (иногда значительная, особенно у женских растений); простой однорядный волосок состоит из 6-10 мертвых клеток с толстыми стенками, длиной 250-300 мкм. Ориентация и плотность волосков играют определённую роль в отражении света и регуляции температуры листа хохобы.

Отмечены значительные скопления воска и различия в его строении и толщине на обеих поверхностях листа, обусловленные своеобразием их функций и степенью освещённости. Основные формы отложений эпикутикулярных восков - пластинки (продолговатые, чешуевидные, за-

острѣнные). Рассмотрен вопрос о происхождении, химизме эпикутикулярных кристаллов и их функциях (отражательной, рассеивающей и др.). Морфология отложений в значительной степени определяется химическим составом восков; пластинчатую форму, характерную для хохобы, могут определять первичные спирты, альдегиды, кетоны, алкилафиры (Джунпер, Джеффри, 1986).

Изложены аспекты строения устьиц (у.) и некоторые механизмы устьичных движений (у.д.). Амфистоматический лист имеет мелкие, заметно погруженные у., в среднем от 80 до 110 на 1 мм^2 . У.аппарат является модификацией аномотного типа с непостоянным числом побочных клеток (3-5), нередко их кольцо разорвано на одном из полюсов (латероцитный тип). Внешние кутикулярные выросты - гребни - иногда смыкаются в кутикулярный купол; развитые зубцы гребешка закрывают вход в задний дворик. Целлюлозный каркас замыкающей клетки (з.к.) переходит в пектиновую прослойку, с которой непрерывны дендриты, теряющиеся в толще кутикулярного гребня. С возрастом увеличивается погруженность у. и количество их игловидных восковых "обрамлений", в т.ч. на выростах з.к. - особенно на нижней стороне листа.

Ультраструктура з.к. заметно отличается от эпидермальных клеток; они бобовидной формы с мощными, неравномерно утолщенными стенками, содержат крупное ядро, пластоглобулы, крахмальные гранулы. Расположение микрофибрилл - преимущественно по радиусам с центрами схождения в области у.щели. Механизм регуляции у.д. сложный: открывание кутикулярных гребней и выростов у.щели может происходить в несколько стадий и независимо друг от друга. В целом характер движения з.к., вероятно, типичен для двудольных растений.

Листовая пластинка очень плотная и толстая, с многослойным (10-11 слоёв), изоморфным, чаще изопалисадным мезофиллом, т.к. губчатая паренхима практически отсутствует (что не является у хохобы строго зафиксированным признаком). Рассмотрены некоторые модифика-

ции мезофилла, отражающие особенности экологии представителей разных популяций, а также влияние культивирования в разных условиях. Отмечаются факторы, влияющие на усиление ксероморфности листовой пластинки (свет, высокая температура, недостаток увлажнения, засоление).

Описаны особенности жилкования. Жилки нескольких порядков ветвления (4-5) погружены в мезофилл и образуют довольно беспорядочную сетку. По мнению ряда исследователей (Bailey, 1980), у хохобы чисто ксилемные окончания жилок.

Центральная жилка содержит биколлатеральный проводящий пучок; водопроводящий комплекс окружён футляром из склеренхимных волокон и почти не выдаётся с адаксиальной и абаксиальной сторон.

Представлен краткий анализ зарубежной литературы по некоторым аспектам анатомии листа, в т.ч. действии различных условий на механику у.реакций. Отмечается, что высокое тургорное давление, аккумуляция осмотически активных ионов и пролина, способность существовать в широком спектре водных потенциалов, глубина корневой системы и др. являются существенными факторами адаптации хохобы в экстремальных условиях. Лист хохобы обладает особой устойчивостью к водному и высокотемпературному стрессу при экономном расходовании воды и способности переносить значительное обезвоживание.

Обсуждается вопрос о происхождении хохобы в условиях засушливого климата океанического побережья с особым солевым режимом, предопределившим своеобразие листовой пластинки.

Рассмотрены также отдельные аспекты водного режима в связи с транспортом сахарозы и биопотенциалами (БП) в условиях с нормальной и ограниченной транспирацией. Показано, что устьичные реакции, контролируемые изменениями воздушной влажности, имеют для хохобы определённый экологический смысл, однако при повышении влажности снижаются энергетические возможности листа, уменьшается поступле-

ние сахарозы в область положительных значений БП. Передвижение транспортной формы углеводов - сахарозы - тесно связано с водным обменом листьев, отражается на энергетике листа, градиентах БП.

Возрастные изменения тонкой структуры хлоренхимы

Особенности ФС аппарата хохобы как светолюбя проявляются в вариациях гранальности; ассимиляционная ёмкость хлоропластов неоднородна - отмечается чередование гранальной структуры с ламеллярной или парными тилакоидами. Система гран наиболее развита в хлоропластах 2 и 3-го года; обычно небольшие (3-7 тилакоидов), одинаково ориентированные грани в пластидах смешанного крахмально-липидного типа. Длительность старения ассимиляционного аппарата объединяет хохобу с другими вечнозелёными растениями; его признаки наблюдаются уже в хлоропластах листа текущей генерации. Отмечены многочисленные проявления возрастной деградации пластидного аппарата (разбухание межгранных тилакоидов, разрыхление пограничного слоя между ними, развитие пластидного периферического ретикулума и др.). Резкое увеличение накопления пластоглобул разной плотности (светлых, тёмных) наблюдается на последних стадиях старения листа (3-4 год жизни); количество просветлённых пластоглобул может достигать огромных величин. В хлоренхиме листа женского растения заметнее выражена функция крахмалонакопления и признаки возрастной деградации. Стадия старения листовой пластинки женского растения характеризуется чрезвычайным развитием комплекса пластоглобул, занимающих нередко практически весь объём хлоропласта. Отмечается крахмалозапасающая роль мезофилла листьев предшествующих генераций и в целом высокое содержание крахмала (нередко до 90 % и более объёма хлоропласта).

На основании анализа зарубежных и отечественных литературных источников обсуждается вопрос об особой роли запасного крахмала у растения аридных местообитаний. Показано, что своеобразие сезон-

ной ритмики резервных и мобильных форм углеводов отличает хохобу от обычных субтропических растений.

IV. ФОРМИРОВАНИЕ БИОМОРФЫ И ОСОБЕННОСТИ ФЕНЭКОЛОГИИ ХОХОБЫ

Морфология проростка и сеянца

Рассмотрены вопросы адаптивной эволюции типа прорастания; описано развитие проростка и сеянца от начала прорастания до первого года жизни. Проросток хохобы - особого морфологического класса с полуподземным прорастанием при подземном положении открытых свободных мясистых семядолей и недоразвитии утолщённого гипокотыля, что представляет своеобразную адаптацию к длительным засухам, пожарам, повреждениям вредителями и вне тропической саванновой зоны практически не встречается. Появление подобного класса происходило, очевидно, конвергентно в разных ответвлениях филогенетического древа (Грушвицкий, 1963). Накопление необычных резервных веществ заметно повышает энергетiku прорастания.

Семена в лабораторных условиях отличались высокой всхожестью (80-90 %) и способностью прорасти в течение нескольких лет после сбора (до 4-х). При оптимальных гидротермических условиях (+25... +27 °C) прорастание начинается немедленно, и уже на 2-3 день из семени появляется пограничная часть гипокотыля, т.н. "футляр", выполняющий роль протектора корешка, который участвует также в растяжении черешков семядолей и проталкивании оси зародыша вглубь почвы. На 5-6 день из "футляра" выходит корешок (скорость его роста 12-15 мм в сутки). Опережающий рост корневых меристем характерен для всех стадий жизненного цикла хохобы. До появления проростка над поверхностью почвы корень углубляется на 35-50(70) см, 3-4 первых междоузлия дифференцируются ещё под землёй. Высота 5-дневного проростка - 20-45 мм; 3-месячного сеянца - 150-200 мм, однолетнего - 420-490 мм (с 15-25 узлами). Корень в благоприятных условиях проникает на глубину 1,5-3,5 м (отношение корень-стебель 5:1-8:1).

Рассмотрены представленные в зарубежных литературных источниках особенности прорастания хохобы в естественных условиях, участие растений-защитников, индикаторов её присутствия в сообществах, вопросы гистохимии прорастающего семени.

Формирование структуры кустарника

Изложены особенности формирования густоветвистой структуры кустарника, где особая роль принадлежит системе побегов ветвления. В возрасте 4-8 лет образуется крона с множеством скелетных осей-стволиков нескольких порядков. Побеги ветвления, отрастающие от первичного побега, служат основой, на которой развиваются стволики - главные скелетные оси.

Формы роста хохобы определяются как генетическими факторами, так и экзогенными (зависят от количества осадков).

В условиях ИБК у кустарников в возрасте 5-6 лет имеется 15-20 главных скелетных осей-стволиков (побеги формирования) и множество латеральных побегов; высота растений - до 1,7 метра.

Описаны отдельные приёмы формирования кроны кустарника на коммерческих плантациях, в частности, "одноствольной" структуры (Canales, 1981).

Динамика ростовых процессов и некоторые проблемы термофильности

Формирование структуры кустарника определяется своеобразием ритмики вегетации (сезонность, скорость и длительность роста оси побегов), которая, как показывает анализ состояния растений в разных условиях (вегетационный домик, оранжерея, интродукционный питомник), заметно корректируется экзогенно, что отличает хохобу от растений с выраженным периодом покоя.

В целом рост побегов имеет волнообразный характер (2-3 и более волн роста) и обычно приурочен к наиболее благоприятным периодам года. При длительности периода роста побега и нередко наложении

одной волны на другую в любое время можно наблюдать растущие побеги, ежемесячно фиксируя определённый прирост вегетативной массы, особенно в условиях оранжереи, при равномерном увлажнении и высокой температуре.

Хохоба - медленно растущий кустарник с низкой скоростью роста оси побегов и листовых пластинок, однако внешние факторы непосредственно влияют на его структуру (общую высоту, густоту кроны, длину побегов) и в определённой степени - на толерантность к отрицательной температуре. Холодостойкость хохобы определяется как генетическими особенностями (происхождением, сезонной динамикой воднорастворимых углеводов и крахмала, содержанием пролина), так и условиями культивирования и возрастом растений (Yermanos, 1983; Khalafalla, Palzkill, 1990). Анализ литературных источников свидетельствует, что для большинства популяций температура $-6...-8^{\circ}\text{C}$ является критической. В районах, где температура часто опускается ниже $-5...-7^{\circ}\text{C}$, по мнению экспертов, коммерческие плантации закладывать нецелесообразно. В некоторых районах естественного распространения хохобы температура может кратковременно опускаться до $-8...-10^{\circ}\text{C}$ (восточная Аризона), однако как термофильное растение, хохоба негативно реагирует на воздействие заморозков; особенно уязвимы проростки, молодые саженцы, не закончившие рост побеги и листья. Изучение нативной холодостойкости хохобы в условиях ГНБС показало, что взрослые растения в состоянии относительного покоя, сформировавшиеся побеги и листья способны без видимых повреждений переносить кратковременно заморозки до $-4...-6^{\circ}\text{C}$, не закончившие рост побеги и листья повреждались при $-1...-4^{\circ}\text{C}$.

Рациональная обрезка и формирование кроны кустарника, оптимизация поливов, выбор нестандартных способов зимних укрытий, привлечение морозостойких линий способны повысить толерантность хохобы к холоду.

У. БИОЛОГИЯ ГЕНЕРАТИВНОЙ СФЕРЫ ХОХОБЫ
В СВЯЗИ С ПОЛОВЫМ ДИМОРФИЗМОМ
Половая дифференциация

Для хохобы как строго двудомного растения перераспределение половых функций - важный фактор выживания в экстремальных условиях существования. Гермафродитные растения изредка встречаются в прибрежных популяциях, исходных для этого вида, в количестве 0,01-0,05 % (Kadish, 1985); в условиях КБК интерсексуальные, гермафродитные и другие отклонения не обнаружены.

Последовательная цепь событий, активирующих цветение, трактуется как эколого-гормонально-генетическая регуляция проявления пола у двудомного растения (Чайлахян, 1982); Дубинин, 1986). У фотопериодически нейтральной хохобы деблокировка генетической программы цветения осуществляется в результате возрастных изменений с накоплением гормонов цветения (Dunstone, 1980). Наиболее ранние фазы сексуализации в условиях КБК отмечены единично уже у 5-6-месячных сеянцев. У мужских растений признаки сексуализации проявлялись в возрасте 2-3 лет, у женских - 2-4 лет. Из 200 растений в возрасте 2-х лет генеративные органы имели 16,5 % экземпляров - 24 мужских и 9 женских. В возрасте 4-х лет сексуализация отмечена у 90 % растений, у пятилетних растений - до 100 %, при соотношении мужских и женских 11:7. В естественных условиях эти сочетания варьируют от 1:1 до 4:1, выражая различную степень "прилаженности" к условиям среды (Yermanos, 1983; Buchmann, 1987).

Репродуктивный цикл (РЦ)

Представления о механизмах индукции цветения изложены в концепции РЦ хохобы (Dunstone, 1988; Ferriere et al., 1989).

Контроль цветения, определяемый комбинацией факторов внешней среды, обуславливает "покой" цветочных почек (ЦП); их пробуждение, цветение и плодоношение смещаются в наиболее благоприятные условия

(при отсутствии органического покоя, свойственного многим субтропическим растениям). Особенности РЦ в условиях КБК представлены в табл. I. Отмечены факторы, влияющие на сроки прохождения РЦ (гидротермический, генетический и др.); растения в зависимости от условий культивирования (оранжерея, вегетационный домик, интродукционный питомник), уровня популяций и половой принадлежности отличались своеобразием реакций на воздействия экзогенных факторов. Время от заложения ЦП (в периоды роста побегов) до цветения и плодоношения измерялось 3-4(7) месяцами. Мужские растения зацветали быстрее, у женских пробуждалось не более 20-30 % ЦП. В условиях закрытого грунта выделены ритмы сезонного цветения: среднеосенне-раннезимний (слабо, умеренно), позднезимне-средневесенний (умеренно, обильно). Созревание плодов проходило в течение 3-5 месяцев и отмечалось преимущественно в июле-августе.

Морфология генеративных органов

Признаки специализации в направлении двудомности и ветроопыления отмечены в строении невзрачных пестичных и тычиночных цветков - более крупных одиночных у женских экземпляров и мелких, собранных в головчатые пазушные пучки у мужских - лишённых лепестков, с зелёными листовидными чашелистиками, определённым числом элементов андроеца и гинецея, в строении и расположении столбиков и рылец, характере выхода пыльцы из пыльников и др.

Сидячие опадающие столбики собраны в пучок на верхушке завязи в количестве трёх и заметно вынесены над поверхностью цветка, со значительным количеством эксудата на рыльцах в период воспринимающей способности (в течение 5-7 дней). Завязь верхняя, трёхгнёздная, с осевой плацентацией и тремя висячими анатропными семязачатками, из которых развивается обычно один.

Андроец состоит из 10-12 свободных тычинок; тычиночные нити короткие, прямые, равные, связник без придатков. Зрелый пыльник

Таблица I

Репродукция в условиях Южного берега Крыма. Растения аризонской популяции. Данные 1990-1993 гг. (оранжерея)

Зима	Весна	Лето	Осень
Цветение. XII-I. Заложение ЦП.	Заложение ЦП III-IV.	Частичное пробуждение ЦП. УШ	Пробуждение, развитие ЦП (активно) X-XI.
Пробуждение, Рост ЦП. II-III.	Созревание плодов (У). Цветение - обильно, пик цветения. Активное пробуждение ЦП III-IV.	Заложение ЦП. Созревание плодов. УП-УШ.	Начало цветения - умеренно. XI. Заложение ЦП на побегах осеннего прироста

Растения мексиканской и калифорнийской популяций в грунте
Вегетационного Домика. Данные 1990-1993 гг.

Зима	Весна	Лето	Осень
Цветение при высокой температуре (выше 15 °С). Низкая температура сдвигает цветение на весенние месяцы. Развитие ЦП при высокой температуре. II-III.	Активное пробуждение ЦП, пик цветения IV. Частичное заложение ЦП. У.	Созревание плодов. УП-УШ. Заложение ЦП (УП-УШ).	Развитие ЦП, цветение отдельных экземпляров. Развитие остальных ЦП, заложившихся весной-летом. Заложение ЦП на побегах осеннего прироста. X. Развитие мужских (более активно) и женских (медленнее) ЦП. X-XI. XI - низкая температура препятствует развитию ЦП. У женских экземпляров ЦП остаются на разных стадиях развития (заложились на побегах весенне-летнего и осеннего прироста).

двухгнездный, неподвижный, вскрывается продольными щелями. Характер выхода ПЗ из пыльников - парциальный; соцветия отличаются продолжительным цветением (более 10 дней) с постепенным функционированием цветков; пыление цветка отмечается в течение 3-5 дней, ежедневно вскрывается 2-3 новых пыльника.

Эволюционное совершенствование функций цветка у хохобы как двудомного растения (согласно Сидорскому, 1991) проявляется: упрощении строения цветков, усилении производства пыльцы, полной ликвидации засорения рылец цветков собственной пыльцой, увеличении рыльцевой стадии, улучшения строения сосочковой поверхности рылец, способствующей удержанию пыльцы, и др. признаках.

Морфолого-биохимические особенности ПЗ, скульптура экзины
и некоторые аспекты развития мужского гаметофита

Зрелое ПЗ диаметром 23-30 мкм, трёхклеточное, округлое, трёхбороздноапертурное, борозды апертур округлой формы, интина над бороздами образует прозрачные вздутя. Перфорированный шероховатый тектум образован извилинами и выступами с равномерно распределёнными на их поверхности мелкими шипиками.

Изложены отдельные вопросы сравнительно-палинологических исследований, представленных в литературе, в связи с неопределённым положением хохобы в системе. По мнению немецких исследователей (Köhler, Brückner, 1983), признаки тонкой структуры экзины свидетельствуют о некоторой связи с примитивными представителями порядка *Namamelidales*.

По данным Buchmann (1987), ПЗ отличаются высокой энергетической ценностью, содержат большое количество азотистых веществ, что не свойственно пыльце ветроопыляемых растений; в качестве запасных веществ представлены липиды. ПЗ устойчивы к УФ-излучению и высокотемпературному стрессу.

Наши исследования показали, что все процессы микроспоро- и микрогаметогенеза у хохобы хорошо синхронизированы в пределах одного пыльника, но в разных тычинках одного цветка происходят неодновременно.

Мужской археспорий многорядный, мейоз протекает в основном нормально, тетрады образуются по симультанному типу, тетраэдраль-

ные или крестообразные; аномалий и нарушений в процессе микроспорогенеза не выявлено. Тапетум клеточный 4-5-ядерный, накапливает большое количество крахмала, в зрелом пыльнике не сохраняется; стенка зрелого пыльника состоит из эпидермиса и эндотеция.

Второе деление образования гаметобита протекает в ПЗ. Спермии мелкие, округлые или овальные. Основные морфологические особенности экзины определяются на стадии молодых микроспор (рис. I). Степень выполненности пыльцы растений с раннезимним цветением невелика (10-16 %); абортирование начинается на постлейотической стадии и сопровождается нарушением накопления запасного крахмала в ПЗ. Очевидно, среднесуточная температура +10...+12 °С определяет минимум, необходимый для формирования пыльцы с нормальной оплодотворяющей способностью.

Комплексный анализ структурно-функциональных антропологических признаков, по литературным данным (Buchmann, 1967), выявляет строгую специализацию хохобы в направлении абиотического вектора опыления, что во многом определяется особенностями строения ПЗ и механизмами их распространения (огромное количество пыльцы, ПЗ легкие, нелипкие, сухие, летучие и т.д.). Пластичный репродуктивный аппарат приспособливает механизм опыления к экстремальным условиям существования, где, очевидно, анемофилия имеет определённые преимущества перед энтомофилией.

У1. НЕКОТОРЫЕ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ДРУДОМНОСТИ ХОХОБЫ

Физиолого-биохимический аспект друдомности хохобы, как уникального биологического объекта, почти не изучен, несмотря на важность познания этого феномена в теоретическом и практическом отношении. Существование половое диморфизма создаёт определённые трудности при интродукции и закладке промышленных плантаций хохобы, т.к. отсутствуют явные морфологические отличия между растения-

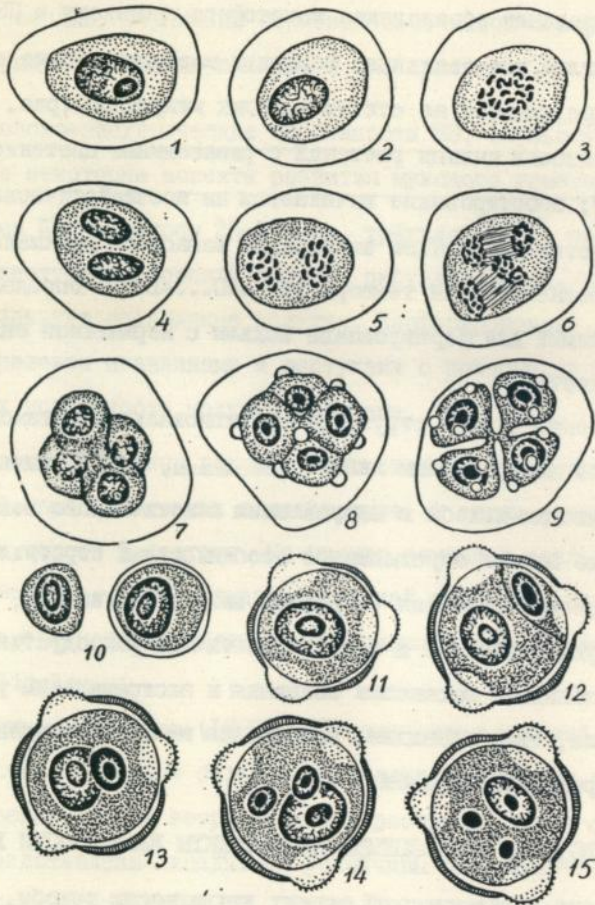


Рис. I. Развитие мужского гаметофита хохобы

ми до внешних проявлений пола при довольно длительных сроках сексуализации (2-5 лет). Потому направленность наших экспериментов определил поиск критериев, позволяющих диагностировать пол хохобн на ранних стадиях онтогенеза - быстро и без повреждения поверхностных тканей (с использованием показателя разности биопотенциалов (РП) как интегральной характеристики состояния растения (Опритов и др., 199Г). Также был проведён сравнительный анализ отдельных физиологических характеристик в связи с полом. Предполагалось, что особенности метаболизма определяют диморфизм в распределении пластических веществ в побегах, и, в частности, различия градиентов растворимых сахаров (РС), водных потенциалов (ВП) и др. показателей.

Обнаружено преобладание базипетального транспорта ^{14}C -сахарозы в латеральных побегах женских растений при более слабом акропетальном. Мужские растения характеризовались доминантой акропетального транспорта сахарозы.

Женские и мужские растения также существенно отличались как по градиенту РС, так и их общим уровнем: в женских содержании РС понижалось снизу вверх, и наибольшим уровнем отличались нижние листья; в мужских самые низкие значения РС в растениях обеих полов. Серьёзные отличия между ними также обнаружены в уровне активности ферментов (каталаза), содержании хлорофилла, особенностях поглощения радиоактивного кальция.

Как показали исследования электрофизиологии пола, существует понижающийся градиент РП по побегу у женских растений и повышающийся у мужских: обнаруженная нами зависимость на основе трёхлетних тестов растений разного возраста (цветущих, не определившихся по полу с последующей дифференциацией) может быть использована в диагностике пола хохобн на ранних стадиях онтогенеза с помощью "Измерителя разности биопотенциалов", что важно в методологическом плане при изучении других двудомных растений. Обнаружены также

отличия РП участков побега между узлами и РП листа мужского и женского растений хохобы.

По литературным данным, половой диморфизм у хохобы проявляется в уровне содержания высокомолекулярных соединений (НК, белки) в активности ферментных комплексов, динамике аминокислот, транспортных и запасных форм углеводов, повышении ксероморфности листа, эффективности использования воды и увеличении уровня нетто-фотосинтеза у женских растений (Prasad, Yengar, 1985; Benzioni, Dunstone, 1986).

Согласно литературным источникам (Wardlaw et al., 1983), хохоба характеризуется т.н. реликтовым типом фотосинтеза с низкой интенсивностью (ИФС) в оптимальных условиях, относительной стабильностью и вялостью физиологических процессов в широком спектре температур, что является важным аспектом стратегии адаптации в экстремальных условиях.

Рассмотрены особенности сезонного и суточного хода ФС, температурные лимиты (Al-Ani et al., 1972). Несмотря на относительно не высокую эффективность ФС, уникальное положение хохобы среди растений C_3 -типа определяется чрезвычайно высокими значениями эффективности использования воды (Benzioni, Dunstone, 1986).

ВЫВОДЫ

1. Среди новых полезных растений хохобе принадлежит особое место как уникальному в мире высших растений источнику жидких восковых эфиров ($C_{40} - C_{44}$), имеющих многообразные формы использования в различных областях деятельности: технике, микробиологии, медицине, косметике, а также продуценту ценных биологически активных веществ различной природы.

2. Хохоба, или симмондзия китайская (*Simmondsia chinensis* (Link) S.K.Schneider) как реликт мадро-третичной геофлоры, пред-

ставляет не только практический, но и теоретический интерес для сравнительной систематики, филологии, исторической географии растений, цитозембриологии, экологической анатомии.

Симмондзия - узкоспециализированное вечнозелёное двудомное ветроопыляемое растение с неопределённым положением в филогенетической системе, представитель монотипного семейства *Simmondsiaceae*

3. Своеобразие биологии и экологии хохобы как вечнозелёного древесного растения определяется сочетанием в строении листа комплекса галофитно-ксерофитных и ксероморфных признаков (развитая палисадная ткань, плотное расположение слоёв клеток, толстая кутикула, вакуализация и др.), что, очевидно, обусловлено её происхождением в прибрежных формациях на юго-западных окраинах Мадрагского подцарства с последующей миграцией в направлении аридных областей.

4. Хохоба - типичный гелиофит, что подтверждают данные изучения тонкой структуры ассимиляционной ткани. В хлоропластах клеток мезофилла листа всех генераций гранальная система представлена преимущественно небольшими (4-10 тилакоидов), одинаково ориентированными гранами, чередующимися с ламеллярной структурой или парными тилакоидами. Нередки заметные вариации гранальности (максимальное количество тилакоидов в гранях - до 30). Для хлоренхимы листа всех генераций характерны хлоропласты смешанного крахмально-липидного типа; содержание крахмала составляет до 90 % парциального объема пластиды. Осмиофильные пластоглобулы имеют различную электронную плотность (просветлённые, тёмные); одним из показателей старения листа является заметное накопление последних (до 100 и более на хлоропласт).

Период старения листовой пластинки хохобы отличается продолжительностью; его признаки активнее проявляются в хлоренхиме листа кенского растения.

5. Каждая стадия жизненного цикла хохобы характеризуется тесной прилаженностью комплекса адаптивных механизмов аридного растения к внешним условиям, что определяется особенностями прорастания и формирования биоморфы. У семян отсутствует период покоя; морфологический тип прорастания — полуподземный, с преобладающей активностью корневых меристем (отношение корень — стебель 6:1), недоразвитым мясистым гипокотилем, свободными открытыми семядолями под землей. Сеянец относительно быстро (в возрасте 5–9 месяцев) переходит к формированию структуры взрослого кустарника, что в значительной степени корректируется экзогенными факторами (температура, увлажнение), как и сроки сексуализации молодого растения — в возрастных границах от 0,5 до 6 лет.

6. Видимые проявления разных стадий репродуктивного цикла (заложение цветочных почек, цветение) определяются у хохобы конкретными гидротермическими условиями как растения с отсутствием органического покоя. Эндогенные механизмы регуляции сезонной ритмики вегетации и репродукции обеспечивают прямую реакцию на воздействие благоприятных факторов (высокая температура, равномерные поливы) и быстрый выход из состояния покоя, что свойственно термофильным растениям тропического происхождения.

7. Волнообразный, длительный характер роста оси побегов, своеобразие репродукции с продолжительным периодом от заложения цветочных почек до цветения и созревания плодов, растянутым на многие месяцы (до 4–5 и более) определяют степень холодостойкости, зависящей также от происхождения популяций, возраста растений, условий культивирования (открытый и закрытый грунт, режим поливов).

8. При изучении полового диморфизма обнаруживается широкая амплитуда его проявлений от уровня организма в целом до характеристик специализированных пестичных и тычиночных цветков, тонкой структуры ассимиляционной ткани и своеобразия метаболических про-

цессов у мужских и женских растений. Выявлены отличия в сроках сексуализации и реакциях на воздействия гидротермических факторов у растений обоих полов.

9. Черты специализации двудомного ветроопыляемого растения проявляются в упрощении строения цветков - мелких, собранных в соцветия (тычиночные), с простым пятичленным околоцветником, безлепестных, с фиксированным числом элементов андроеца (10-12) и гинецея (3), редукции семезачатков до 3-х, усилении факторов, удерживающих пыльцу (строение сосочковой поверхности рылец), ускоренном органогенезе (тычиночные цветки), производстве большого количества пыльцы.

10. В развитии мужского гаметофита аномалий не обнаружено: археспорий многорядный, тетрадогенез симультанный, тетрады тетраэдральные или крестообразные. Тапетум клеточный, 4-5-ядерный, в зрелом пыльнике не сохраняется. В торое деление образования гаметофита протекает в пыльцевом зерне; спермии мелкие, округлые. Зрелое пыльцевое зерно трехклеточное, трехбороздноапертурное; перфорированный тектум сложен из островков и глыбок с шипиками. В условиях раннезимнего цветения отмечается низкая фертильность пыльцы; начало абортирования на постмейотической стадии сопровождается нарушением накопления запасного крахмала.

11. Среди особенностей полового диморфизма на физиологическом уровне при переходе к цветению отмечены различия в углеводном обмене (общий уровень растворимых сахаров - РС), градиентах РС, водных потенциалов, интенсивности дыхания, активности ферментов (каталаза). Базипетальное направление транспорта сахарозы преобладало в побегах женских растений, акропетальное - мужских.

12. Строго двудомная хохоба - редкая биологическая модель для изучения различных аспектов полового диморфизма, что имеет определенную практическую значимость.

Обнаруженные различия в градиентах потенциалов побегов мужских и женских растений представляют возможность для использования оригинальной методики определения пола хохобы на ранних стадиях онтогенеза с помощью "Измерителя разности биопотенциалов".

Список опубликованных работ по теме диссертации

1. Мишин Д.Н., Рубцова М.С. Биоэлектрические потенциалы листьев и стеблей симмондзии в связи с ярусностью и репродукцией // Вопросы физиологии и биохимии растений: Сб. науч. тр. / Нижегородск. с.-х. ин-т. - Н.Новгород, 1992. - С. 62-65.

2. Мишин Д.Н., Шафферт Е.Э. Развитие пыльцы у хохобы на ЮБК Тр. IV Молодежн. конф. ботаников. С.-Петербурга, май 1992 / БИН РА С.-Петербург, 1992. - ч.2. - С. 100-107. (Рукопись деп. в ВИНТИ 10.06.92 № 1622-В-93).

3. Мишин Д.Н. Использование воска хохобы (*Simmondsia chinensis* Link) в медицине // Тез. докл. III Республ. конф. по мед. ботанике Киев, 1992. - ч. 2. - С. 29.

4. Мишин Д.Н. Транспорт I^4C -сахарозы, градиенты дыхания, водного потенциала и биоэлектрических потенциалов симмондзии китайской в связи с полом и переходом к репродукции // Тез. докл. III съезда ВОФР. - С.-Петербург, 1993. - ч.4. - С. 373.

5. Мишин Д.Н. Адаптационные особенности анатомии листа и физиологические процессы у симмондзии китайской *Simmondsia chinensis* (Link) Schneider при интродукции // Вопросы физиологии и биохимии культурных растений: Сб. науч. тр. / Нижегородск. с.-х. ин-т. - Н.Новгород, 1993. - С.

6. Мишин Д.Н., Рубцова М.С., Ретивин В.Г., Королёва Е.А. Углеродный обмен, физиологические процессы и биопотенциалы симмондзии китайской в связи с полом // Вопросы физиологии и биохимии культурных растений: Сб. науч. тр. / Нижегородск. с.-х. ин-т. - Н.Новгород 1993. - С.

Мішин Д.М. Хохоба (*Simmondsia chinensis* (Link) Schneider).

Дослідження біоекології на Південному березі Криму.

Дисертація на здобуття вченого ступеня кандидата біологічних наук зі спеціальності 03.00.05 - ботаніка. Рукопис. Нікітський Ботанічний Сад. УААН. Ялта, 1995.

Викладені питання росту і розвідку вічнозеленого аридного куща хохоби при первинному дослідженні на Південному березі Криму.

Представлена оцінка морфолого-анатомічних особливостей листя та тонкої структури хлоренхіми.

Комплексно розглянуто феномен двудомності, в т.ч. сексуалізація і репродуктивні цикли, особливості розвитку і будови чоловічого гаметофіту.

Представлені експериментальні дані з фізіології статі у зв'язку з обміном вуглеводів та іншими характеристиками в чоловічих і жіночих рослинах при переході до стадії репродукції. З використанням електрофізіологічного методу розроблена діагностика статі на ранніх стадіях онтогенезу, що може служити моделлю для вивчення інших двудомних рослин.

Ключові слова: хохоба, рідкий віск, аридсит, статевий диморфізм, репродуктивний цикл, біоелектричні потенціали.

SIMMONDSIA CHINENSIS (Link)

С.К. Schneider - ХОХОБА.

ИССЛЕДОВАНИЕ БИОЭКОЛОГИИ

НА ЮЖНОМ БЕРЕГУ КРЫМА

А в т о р е ф е р а т

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

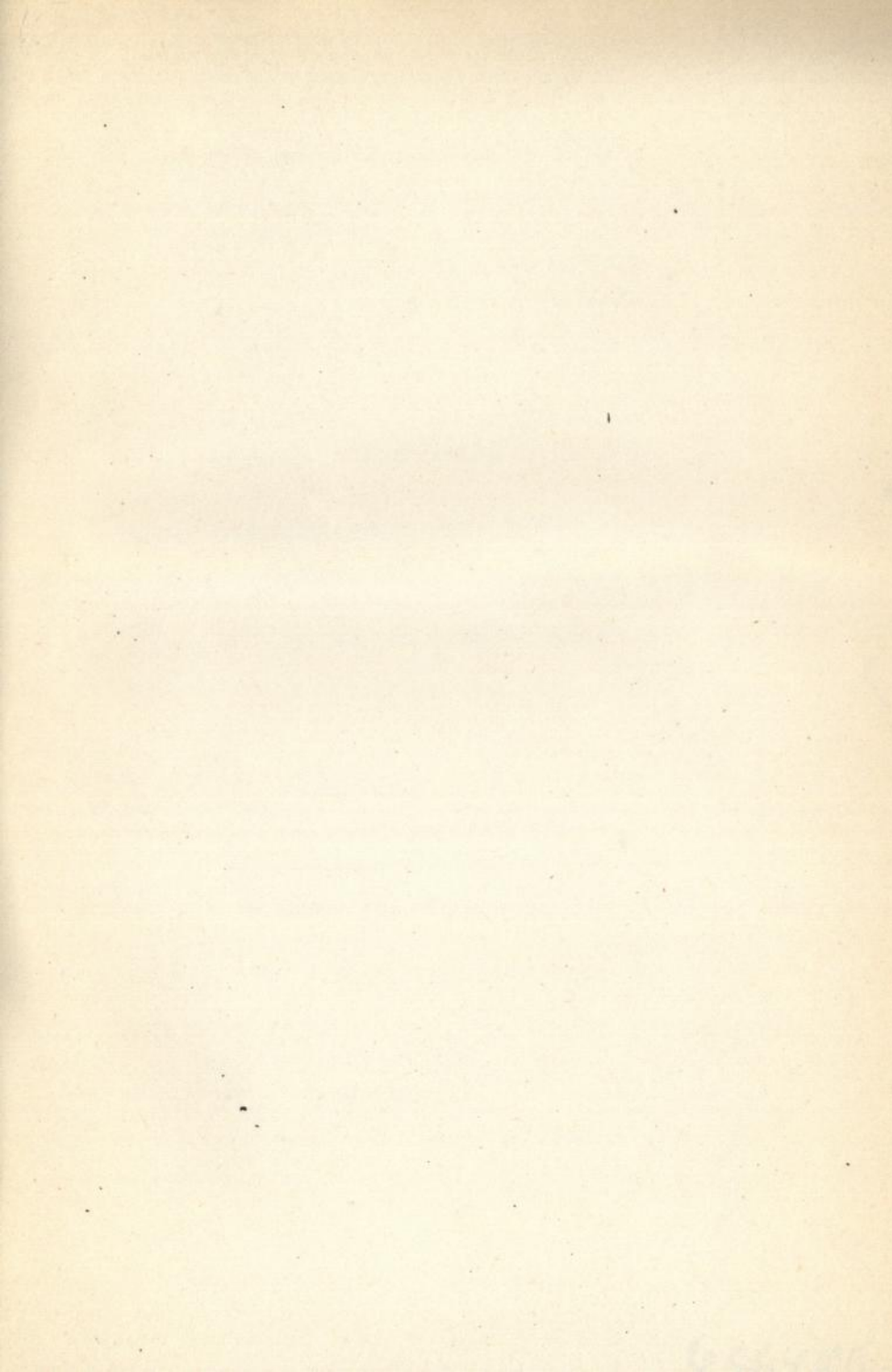
Подписано к печати · 6.12.1994г. Формат бумаги 84 x 108 I/32

Бумага офсетная,

Тираж 100 экз.

Заказ № 3183.

Печатный цех Никитского ботанического сада



RECEIVED
U.S. DEPARTMENT OF THE INTERIOR
BUREAU OF LAND MANAGEMENT
WASHINGTON, D.C.

RECEIVED BY THE DIRECTOR
BUREAU OF LAND MANAGEMENT
WASHINGTON, D.C.

RECEIVED BY THE DIRECTOR
BUREAU OF LAND MANAGEMENT
WASHINGTON, D.C.

RECEIVED BY THE DIRECTOR
BUREAU OF LAND MANAGEMENT
WASHINGTON, D.C.

Ab 31.80

Ab 31.80

1056445

AB 31.833

AB 31.833