

тканей. В результате, в стволе формируются менее лигнифицированные клетки ксилемы по сравнению с березой повислой.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ № 09-04-01643-а

ЛИТЕРАТУРА

1. Антонова Г.Ф., Шебеко В.В. Использование кризилового прочного фиолетового при изучении образования древесины // Химия древесины. 1981. № 4. С. 102–105.
2. Викторов С.В., Востокова Е.А. Основы индикационной геоботаники. М.: Изд-во Госгеолтехиздат. 1961. 86 с.
3. Гляд В.М. Определение моно- и олигосахаридов в растениях методом нормально-фазовой высокоэффективной хроматографии. Сыктывкар: Коми научный центр УрО РАН, 1999. 16 с.
4. Кретович В.Л. Биохимия растений. М.: Высш. шк., 1986. 503 с.
5. Новицкая Л.Л. Карельская береза: механизмы роста и развития структурных аномалий. Рос. акад. наук, Карел. науч. центр, Ин-т леса. Петрозаводск: Verso, 2008. 144 с.
6. Плотникова И.В., Живухина Е.А., Михалевская О.Б. Практикум по физиологии растений. Изд-во Academia. 2001. 144 с.
7. Расулов Б.Х., Карпушкин Л.Т., Каспарова И.С. Изучение взаимосвязи фотосинтетической и ростовой функции целого куста хлопчатника // Тез. Межд. конф. «Физиология растений – наука III тысячелетия». IV-съезд Общества физ. раст. России, Москва, 1999. Т.1. С.24.
8. Kozłowski T.T., Clausen J.J. Shoot growth characteristics of heterophyllous woody plants // Can. J. Bot. 1966. V. 44 P.827–843.

THE ORIGIN OF TRANSPORT SYSTEM IN VASCULAR PLANTS. ONTOGENETIC CONTROL OF THEIR DEVELOPMENT

Gamalei Yu.V.

Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, 197376 St-Petersburg, Prof. Popov St. 2,
E-mail: ygamalei@mail.ru

Abstract. Historically, transport networks are derivatives of buffer zones for symbiotic exchange of prokaryotic pro-cursors. Two symbiogenetic acts (prochlorophytes + protists → algae; marine algae + fungi → land vascular plants) are presented in plant body by two networks for water transport. Descending phloem arises in phylogenesis from membrane capsule of prochlorophytes. Rising xylem is the special part of the apoplast. It starts from mycelium channels of fungi. Conducting elements of phloem and xylem are formed by transport fluxes which are not homologous. Cyanobacteria photosynthesis is the source of phloem flux, fungal proteolysis is the same for xylem flux. In spite of similar form of the conducting elements of phloem and xylem, they are differed by the cell compartments and topics of movement, pH, ^{+}K and ^{+}Na concentration. These differences are rising to ancestral environments and buffer zones of symbiogenesis. Ontogenetic development of phloem and xylem under the control of environmental factors is discussed on this theoretical base.

ПРИРОДА ТРАНСПОРТНЫХ СЕТЕЙ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ. КОНТРОЛЬ ИХ РАЗВИТИЯ В ОНТОГЕНЕЗЕ

Гамалей Ю.В.

Ботанический институт им. В.Л.Комарова Российской академии наук, 197376 Санкт-Петербург,
ул. Проф. Попова, 2, E-mail: ygamalei@mail.ru

Исторически транспортные сети сосудистых растений – производные буферных зон симбиотического обмена прокариотных предшественников. Их число соответствует числу актов симбиогенеза, имевших место в ходе эволюции. Одна транспортная сеть высших водорослей – флоэма (лептом) ассоциируется с освоением морской литорали. У высших (сосудистых) растений, колонизировавших сушу, их две, и им предшествовали два симбиогенетических акта: цианеи + протисты →

высшие водоросли; водоросли + грибы → сосудистые растения. Нисходящая флоэма – производная эндоплазматической сети, берущей начало от мембранной камеры хлоропластов (цианей). Восходящая ксилема – специализированная часть апопластной сети, стартующей от мицелиарных каналов грибов. Сформировавшие флоэму и ксилему транспортные потоки не гомологичны: источник одного – фотосинтез цианей, другого – протеолиз микоризных грибов. Обсуждаются факторы, контролирующие развитие каждой из тканей в онтогенезе.

Происхождение. Структура проводящих тканей и транспортных потоков отражает основные вехи эволюции сосудистых растений. Предшественницами транспортных сетей растений (и эукариотов вообще) были буферные зоны метаболического обмена организмов, вступивших на путь симбиотического партнерства. Идея симбиогенетического происхождения растений возникла более ста лет назад [8, 11], сегодня она общепризнанна.

Симбиогенез различных форм жизни обычно свидетельствует о появлении новой среды обитания и освоении ее живыми организмами. Его причина – неспособность ни одной из групп организмов-предшественников освоить вновь возникающую и потому экстремальную среду самостоятельно. Ниша, недоступная для обитания, осваивается коллективными усилиями нескольких участников, организацией ими геномных взаимодействий и коллективного метаболизма [13, 14]. Функционально роль симбиогенеза сводится к обеспечению выживания за счет объединенного ресурса нескольких геномов и метаболизм. Его сходство с процессом формирования экосистем очевидно. Но в отличие от экосистем, результатом становится новый таксон, поэтому процесс правильнее называть симбиогенезом, уподобляя таксоногенезу [7, 8]. Смена сред – столь кардинальное событие, что изменения не могут ограничиваться только сменой таксонов низкого уровня, радикально меняется и форма, и внутренняя организация. В результате возникает новая форма жизни, адаптированная к новой среде.

В случае симбиогенеза цианей и протистов новой таксономической группой и биоморфой стали морские (высшие) водоросли. Цианей и протисты, вступившие в симбиогенез, вероятно, существовали в пресноводных водоемах («лужах») до появления в докембрии Мирового океана (3,0–3,5 млрд лет [10]). В ходе формирования океана вновь появившаяся соленоводная среда могла быть экстремальной, недоступной для самостоятельного освоения каждой из групп организмов. Для большинства современных цианей и протистов оптимальный уровень солености находится в диапазоне 5–10 промилей. Современная соленость океана – выше 20. Результатом симбиогенеза стали высшие водоросли, освоившие литораль на глубину нескольких десятков метров. Их транспортная сеть – аналог нисходящей флоэмы (лептома) наземных растений.

Переселение в обратном направлении, из моря на сушу, началось в девоне (0,5 млрд лет) с симбиогенеза морских водорослей и грибов [5, 6]. Суша тоже была непригодной средой для обеих групп организмов. В результате симбиогенеза она стала обитаемой. Симбиогенезу морских водорослей и грибов биосфера обязана происхождением сосудистых растений, колонизацией ими суши, развитием на их базе наземных экосистем, подаривших биосфере огромное разнообразие форм жизни не только растительной, но и животной. Наземные сосудистые растения имеют проводящую систему, составленную из двух транспортных сетей – нисходящей флоэмы и восходящей ксилемы. Они устроены аналогично. Структурообразующая роль транспортной функции проявляется в сходной форме клеток и наборе клеточных элементов. При значительном сходстве, флоэма и ксилема наземных растений сохранили в ходе эволюции радикальные различия не только мембранных сетей и направлений движения экссудатов по ним, но и различия pH, содержания ионов калия и натрия, восходящие к средам происхождения и буферным зонам симбиогенеза. На основании этих уже достаточно твердо установленных исторических событий, акты симбиогенеза можно использовать в качестве индикатора смены сред обитания, а число проводящих тканей – для определения числа таких переходов в эволюции таксонов [2, 3].

Флоэма. Специализированная часть пищевого тракта, возникающего как буферная зона симбиогенеза, представлена ситовидными клетками или составленными из них ситовидными трубками флоэмы. Исследования полости ситовидных трубок методами электронной и флуоресцентной конфокальной микроскопии подтвердили их идентичность полостям эндоплазматического ретикула и вакуолям соседних паренхимных клеток [1]. С помощью GFP-маркера показана структурная непрерывность и функциональная преемственность вакуолей клеток-спутников и полостей ситовидных трубок. Вызывавший острые споры специалистов вопрос о локализации органелл (пластид и

митохондрий) внутри транспортной (буферной) зоны на материале ситовидных трубок разрешается сам собой. В отличие от паренхимных клеток эндоплазматическая мембрана (тонопласт) в этих клетках ограничивает не вакуоль, а клеточную полость. Пластиды и митохондрии лежат внутри нее и имеют одну собственную ограничивающую мембрану. Это означает, что внешняя мембрана их оболочек в других клетках тоже является частью эндоплазматической сети.

Все локусы стартового от хлоропластов пищевого тракта – эндоплазматическая сеть, вакуоли, плазмодесмы, полости ситовидных трубок – при всем многообразии их форм представляют собой последовательный ряд структурных модификаций единой распределительной сети [1]. Все эти структуры идентично окрашиваются флуоресцентным белком (GFP) после того, как ответственный за его синтез ген вводится в хлоропластный геном. Приведенные эксперименты свидетельствуют в пользу того, что пищевой тракт (вакуоль), возникший в ходе эволюции как буферная зона симбиогенетических отношений, стержнем проходит внутри цитоплазмы паренхимных клеток и остается единственным клеточным компонентом в зрелых ситовидных трубках после завершения их дифференциации в качестве проводящих элементов флоэмы [1]. Основная функция пищевого тракта – обеспечение донорно-акцепторных трофических отношений органов. Доказанная методами конфокальной микроскопии производительность эндоплазматической сети, плазмодесм, вакуолей и ситовидных трубок флоэмы от фотосинтетической активности хлоропластов позволяет вернуться к ряду нерешенных или неправильно решенных в прошлом вопросов.

Для многоклеточных систем, в том числе и растительных, тип питания является признаком ключевым. Мир растений автотрофен, но автотрофия – тип питания прокариотов [9]. Раздел между автотрофными и гетеротрофными организмами проходит по границе царств прокариотов и эукариотов. Растения – не исключение из правила. К автотрофии способны не растения, а включенные в них цианей-хлоропласты. Сходства свободно живущих цианей и цианей-симбионтов по мере развития исследований все очевиднее. Фотосинтез, вытекающая из него автотрофия, флоэма в качестве ткани, распределяющей фотосинтаты, привнесены в мир растений создавшими и населившими их распределительную систему цианобактериями [1–3]. Есть и существенные различия. Например, для свободно живущих цианобактерий главным фактором, контролирующим функционирование, является свет. Для несвободно живущих таковым может быть любой фактор, контролирующий развитие внешнего партнера. Большинство факторов, контролирующих фотосинтез растений в естественных условиях, относится к тем, которые лимитируют не сам фотосинтез, а состояние системы распределения фотосинтатов. К таким, в первую очередь, относится фактор температуры [1].

В филогенезе растений набор структур буферной зоны развивается по мере ее специализации в качестве пищевого тракта. Первые плазмодесмы зарегистрированы в колониях вольвоксовых. Первые растения, обладающие ситовидными клетками, – ламинариевые (бурые водоросли). Настоящая флоэма в виде проводящей ткани со всеми присущими ей структурами свойственна наземным сосудистым растениям.

Ксилема. В доказательствах непрерывности (но, конечно, не одинаковой природы) мицелярных каналов гриба и ксилемных каналов растения нет недостатка. Публикуется множество снимков, иллюстрирующих мицелярные сети, связующие корневые системы растений [5, 16]. В 80–90-е годы проводились интенсивные исследования распространения изотопов и меченых флуоресцентных красителей в теле растения, которые показали, что границами распространения метки оказываются не индивидуальные растения, а их сообщество. Роль межорганизменных каналов перемещения меток выполняют мицелии грибов. В контролируемых условиях эксперимента на проростках табака часть проростков методами молекулярной биологии может быть модифицирована в бесхлорофилльные мутанты, которые должны гибнуть. При заражении субстрата грибным компонентом этого не происходит [15]. Бесхлорофилльные проростки не только не гибнут, но обнаруживают способность к росту. Грибной партнер обеспечивает функцию перераспределения фотосинтатов в общей для всей группы проростков осмотической системе их передвижения.

Интенсивность ксилемного транспорта, диаметр и длина трахеальных элементов ксилемы коррелируют с оводненностью среды обитания: влажностью почвы, количеством осадков, уровнем грунтовых вод. Пики ксилемного транспорта, устанавливаемые по величине клеток ксилемы, точно отражают периоды наиболее интенсивного водного насыщения почвы, наиболее высокого уреза во-

ды в озерах и наибольшего речного стока. Минимальный размер клеток совпадает с годами минимальных горизонтов стояния воды. Эти же годы по вполне понятным причинам оказываются и периодами максимального или минимального развития грибных партнеров растений. Ксилохронология (дендрохронология) основана на метеозависимости признаков структуры ксилемы в период формирования, ее консервации в ходе дальнейшей жизни и после смерти растений. Косвенно по ксилотомическим параметрам растений можно оценивать цикличность развития грибного мицелия.

Факторы развития. Опыт сравнительных исследований и экспериментальных наблюдений концентрирует внимание на двух ведущих факторах управления развитием проводящих сетей: температурном режиме – для флоэмы, и водном – для ксилемы. С их неблагоприятностью связаны наиболее часто встречающиеся отклонения от нормального развития и этих тканей, и всего растения [4].

Вершиной эволюции сосудистых растений были древесные формы, сформировавшие в «оранжерейном» климате палеогена многоярусные лесные экосистемы (мегатермальные тропические и муссонные леса дождевого типа). К концу эоцена они покрывали все материки, достигая полюсов. Их экониши наиболее благоприятны, а сами растения наиболее эффективны по функциональным показателям (фотосинтез и рост). Структура их водных сетей наиболее совершенна и специализирована для нисходящего (флоэма) и восходящего (ксилема) транспорта [4].

Альтернативой древесным формам палеогена стали появившиеся в неогене вторичные погружено-водные (обитание в пресных водоемах), древесные растения сезонного климата (периодически прерываемая вегетация), многолетние поликарпические травы (погружение многолетних органов в почву, ежегодная смена надземных). В отличие от древесных сосудистых растений гумидных территорий они имеют в той или иной степени редуцированные проводящие ткани. Их появление в ходе эволюции было связано с частичной редукцией растительного покрова материков.

Один из вариантов деколонизации суши связан с возвратом растений в водную среду. В процессе развития сравнительных исследований микоризы список наземных растений, обеспеченных ею, постепенно расширялся, и, в конце концов, выяснилось, что единственной группой, которой не свойственен симбиотический контакт с грибами, являются погруженно-водные растения [6, 16]. Их корневая система обычно редуцирована до ризоидов, сохраняющих механическую функцию, но теряющих функцию корневого питания. Для них же характерна и та, или иная степень потери атрибутов апопластной системы: сосудов ксилемы, устьичного аппарата, кутикулярного покрова, транспирации. Минеральное и азотное питание у этой группы растений осуществляется из водной среды всей поверхностью тела. Об этом свидетельствуют появляющиеся на поверхности эпидермальных клеток лабиринты клеточной оболочки, многократно увеличивающие площадь обмена с водной средой. Кутикулы вдоль этой поверхности нет, ее наличие препятствовало бы поглощению воды и ионов. Эксперименты с введением через ксилему флуоресцентного красителя НРТС (для световой микроскопии) или лантана (для трансмиссионной электронной) у наземных растений фиксируют их выход в апопласт листа (диагностика наличия восходящего транспорта). Аналогичные эксперименты с погруженно-водными растениями не обнаруживают движения растворов в восходящем направлении. Ксилемного транспорта у них нет, так же как корневого питания и транспирации. По этим признакам, так же как и по отсутствию грибного партнера, погруженно-водные сосудистые растения демонстрируют сходство с морскими водными обитателями (бурыми водорослями). Возврат части сосудистых растений к водной среде можно рассматривать как откат назад к предковым формам жизни. Для исследователя эта группа растений дает редкую возможность наблюдать последовательность эволюционных преобразований структуры тела в ходе освоения суши, но в обратном порядке. Есть примеры, когда такие преобразования осуществляются в онтогенезе (затопляемые в раннем возрасте растения водной мяты, водного лютика).

Адаптогенез к сезонному климату с явно выраженной амплитудой колебания климатических параметров привел к появлению среди наземных растений групп с отчетливой периодичностью вегетации: периоды активного функционирования и роста чередуются с периодами покоя разной степени глубины. Показательно, что в периоды покоя агглютинирована клеточная популяция хлоропластов, нет фотосинтеза и экспорта фотосинтатов, соответственно, временно не формируются эн-

доплазматическая сеть, плазмодесмы, вакуом, флоэма. Новый сезон начинается с дробления пластид, активации фотосинтеза, вслед за этим сетевые структуры, распределяющие фотосинтаты, формируются вновь. Периодичность функционирования растений выражена предельно четко сезонным ритмом формирования структур распределительных сетей, и, в конечном счете, годичными кольцами флоэмы и ксилемы.

Еще один сценарий адаптогенеза сосудистых растений: переход от теплой «оранжерейной» биосферы палеогена к холодной «ледниковой» неогена, начало которого датируется олигоценом. Он ознаменован сменой лесных сообществ травяными на более чем половине территории материков [4, 12]. Первыми показателями некомфортности суши для растений стали сезонная вегетация и увяд многолетних органов под землю. Далее последовал отказ от эндоплазматического распределения фотосинтатов в ходе вегетационного сезона. Экспериментально показано, что понижение температуры и водный дефицит ведут к изменению пластичности цитоскелета и снижению ритма пульсации плазмодесм [1]. Элиминация плазмодесм начинается с наиболее чувствительных к холоду тканей листа (транспирация вызывает дополнительное охлаждение листьев). Непроходимость эндоплазматического канала в плазмодесмах становится причиной избыточного накопления сахаров и осмотического давления в вакуолях клеток мезофилла. Проблемы с оттоком фотосинтатов вызывают повышение уровня пloidности клеток [4, 12]. Тонoplast теряет способность быть барьером для сахаров. Их выход в апопласт знаменует переход на апопластную загрузку флоэмы. Это легко диагностируется и по величине ядерного генома, и по появлению апопластных лабиринтов в спутниках ситовидных элементов (их модификации в «transfer cells» [4]). Передвижение сахаров по апопласту ассоциируется с большими энергетическими потерями на трансмембранный их перенос. Но этот вариант распределения сахаров менее зависим от влияния холода, водного и минерального дефицита. Для трав, обитающих именно в таких условиях, это выход (вероятно, единственно возможный). Энергетические проблемы, вызванные фрагментацией эндоплазматического пищевого тракта, привели к редукции биоморф и клеточных систем сосудистых растений [4, 12].

Рост содержания ДНК в ядерном геноме может рассматриваться в качестве одной из вынужденных антистрессовых стратегий [12]. Цена адаптогенеза по этому пути зависит от глубины климатического стресса, зависимость может быть нелинейной. На порядок больший геном и значительно более широкий экологический диапазон трав неогена относительно древесных форм палеогена не вызывают удивления. Травы и кустарники оказались менее специализированными, чем деревья. Они способны обитать в тех климатических условиях, где деревьям нет места. Их более крупный геном требует большей продолжительности клеточного цикла и, соответственно, ассоциируется с меньшим потенциалом роста. Если общую тенденцию климатических изменений на остывающей планете определить как ступенчатое похолодание, то на каждой ступени можно прогнозировать рост генома и частичный сброс структурно-функциональной специализации.

Фрагментация транспортной системы с частичной заменой эндопласта апопластом ведет к травяным и кустарниковым формам аркто-альпийских и аридных зон [4, 12]. Травы и кустарники неогеновой генерации могли формироваться в молодых горных системах в условиях их подъема в миоцене и затем распространяться по долинам на равнины. Травяные биомы вытеснили в неогене лесные на значительных территориях по причине большей устойчивости их представителей не только к холоду и водному дефициту, но и большей требовательности к наличию интенсивного света. Совокупность этих требований к среде вполне соответствует горным условиям формирования таксонов. Вероятность такого происхождения и экспансии трав подтверждена сравнительными исследованиями их генезиса и радиации в горных системах Средней и Центральной Азии, в Альпах, Андах [4]. Миоценом и плиоценом датируются появлением и быстрым распространением лугово-степной растительности на месте лесной в Евразии, саванн в Африке, прерий и памп в Америке. Дальнейшее охлаждение или аридизация климата по этому сценарию может вести к развитию опустынивания континентов. Освоение суши появившимися в девоне сосудистыми растениями происходило от береговой линии вглубь континентов. Обратный процесс в самом общем виде начинается с глубинных районов и движется к побережьям в колебательном режиме, задаваемом колебательным характером климатических изменений.

ЛИТЕРАТУРА

1. Гамалей Ю.В. Природа пищевого тракта сосудистых растений // Цитология. 2009. Т. 51. № 5. С. 375–387.
2. Гамалей Ю.В. Роль симбиогенеза в происхождении сосудистых растений и колонизации ими суши // Ранняя колонизация суши. М.: ПИН РАН. 2011, в печати.
3. Гамалей Ю.В. Происхождение сосудов и сосудистых растений // Бот. журн. 2011. Т. 96. № 7.
4. Гамалей Ю.В., Шереметьев С.Н. Филогения биоморф двудольных в кайнозойе // Бот. журн. 2010. Т. 95. № 6. С.777–800.
5. Дьяков Ю.Т. Грибы и растения // Природа. 2003. № 5. С. 73–78.
6. Каратыгин И.В. Козволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеоздат, 1993. 116 с.
7. Козо-Полянский В.М. Новый принцип биологии. Очерк теории симбиогенеза. Л., М.: Пучина, 1924. 84 с.
8. Мережковский К.С. Теория двух плазм как основа симбиогенеза и нового учения о происхождении организмов. Казань, 1909. 102 с.
9. Пиневиц А.В., Аверина С.Г. Кислородная фототрофия. СПб.: Изд-во СПбГУ, 2002. 250 с.
10. Розанов А.Ю. Когда появилась жизнь на Земле? // Вестник РАН. 2010. Т. 80. № 5–6. С. 533–541.
11. Фаминцын А.С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Тр. Имп. Акад. наук, физ.-мат. отд. 1907. Т.20. С.3–35.
12. Gamalei Yu.V. Evolution of cell systems and plant life forms // Paleontol. J. 2010. Vol. 44. № 12. P. 1540–1551.
13. Margulis L. Symbiosis in cell evolution. San Francisco: Freeman, 1981. 328 p.
14. Margulis L. Serial endosymbiotic theory (SET) and composite individuality. Transition from bacterial to eukaryotic genomes // Microbiol. Today. 2004. Vol. 31. P. 172–174.
15. Müller J., Dulieu H. Enhanced growth of non-photosynthesizing tobacco mutants in the presence of a mycorrhizal inoculum // J. Exper. Bot. 1998. Vol. 49. P. 707–711.
16. Smith S.E., Read D.J. Mycorrhizal symbiosis. London: Acad. Press. 1997. 240 p.

THE THICKENED UNDERGROUND SYSTEM OF *JACARANDA OXYPHYLLA* AND THE MAINTENANCE OF GENETIC DIVERSITY IN PRESERVED AND DISTURBED HABITATS IN BRAZILIAN SAVANNA

Guimarães, E¹., Bortolotto, T²., Marino C. L²., Machado S. R¹., Marina Aparecida de Moraes Dallaqua¹, Rita de Cássia Sindrônia Maimoni-Rodella¹

¹Departament of Botany and ²Departament of Genetics, Institute of Biosciences, UNESP - Univ Estadual Paulista, Botucatu 18618-970, SP, Brazil,.

Introduction. Global changes, specially the landscape human modifications, have transformed continuous habitats into small and isolated remnants that can show a decrease of population size and disruptions in mating system and gene flow, resulting in a reduction in genetic diversity within populations [11, 1].

The Brazilian savanna is an important centre of vegetal diversity [15] and is included among the 25 hotspots considered a priority for the conservation of global biodiversity [14]. This has been one of Brazil's most threatened ecosystems during the last few decades [5] due to deforestation, introduction of monocultures and pastures, and fire. However, several disturbed areas of Brazilian savanna show an intense and rapid regeneration when the causative agents of disturbance are removed or minimized.

This is particularly due to the strong bud-forming potential of many plants that provides the ability to re-sprout after unfavourable or disturbed periods [16, 6] and to spread by vegetative propagation [10, 2], which is a characteristic of several herbs, subshrubs and trees of Brazilian savanna. These capabilities can lead to important long-term effects on population genetic diversity, including preventing local extinction of several species.

Based on this, we selected *Jacaranda oxyphylla*, a non-arboreal heliophyte, with developed underground system, which occurs in preserved [9] and in disturbed savanna habitats, as a model. We hypothesize that the thickened underground system may have an important role in maintaining the genetic process in a repeatedly and intensely disturbed habitat. So, here we investigated the morphology of underground system and the occurrence of vegetative propagation and compared the genetic structure of populations occurring in two distinctive habitats.