

Воронежский государственный университет

На правах рукописи

Бойко
Владимир Иванович

Анатомическое строение коры
видов сем. ERICACEAE D.C.

03.00.05 - Ботаника

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Воронеж—1996

04
29 ЯНВ 1996

Работа выполнена на кафедре ботаники Брестского государственного университета.

Научный руководитель - доктор биологических наук,
профессор В.М. Еремин.

Официальные оппоненты - доктор биологических наук,
зав. отд. Ботанический музей БИН РАН Е.С. Чавчавадзе.
- кандидат биологических наук,
доцент Г.М. Камаева.

Ведущая организация - Минский государственный педагогический университет.

Защита состоится "22" февраля 1996 г. в 15⁰⁰ час.
на заседании Специализированного совета К 063.48.05 по защите диссертаций на соискание ученой степени кандидата биологических наук при Воронежском государственном университете.

Адрес: 394693 г. Воронеж, Университетская пл. .1.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Воронежского государственного университета.

Автореферат разослан "18" января 1996 г.

Ученый секретарь
Специализированного совета
кандидат биологических наук,
доцент



Г.И. Барабаш

Введение.

Актуальность темы. В структурном отношении у древесных растений очень детально исследована древесина, поскольку она издавна широко используется человеком. Менее изученной оказалась кора древесно-кустарниковых растений в силу ее меньшего практического применения. Значение же этой системы тканей как для растений (ассимиляционная, защитная, транспортная, синтетическая функции), так и для человека (сырье для получения бумаги, картона, дубильных веществ, строительных материалов, удобрений) очень велико.

С научной точки зрения кора представляет интерес для исследования механизма транспорта ассимилятов, как одной из важнейших физиологических проблем (Курсанов, 1976). Структурные признаки коры могут быть с успехом использованы для решения вопросов филогении и таксономии, научной и криминалистической диагностики, так как ее гистологический состав значительно богаче состава древесины и обладает большим набором диагностических признаков (Дотова, 1982; Еремин, 1984, 1994).

Небольшой круг исследователей и технические трудности не позволили включить в сферу исследования большое количество видов. Кроме того, большая часть работ посвящена не коре в целом, как комплексу тканей, а ее отдельным тканям. Следовательно, основными направлениями в изучении коры следует считать: а) структурный анализ коры как единого комплекса, что позволит осуществить системный подход в ее изучении; б) анализ анатомического строения в онтогенезе, что даст дополнительную информацию для целей систематики и филогении; в) изучение строения коры не только отдельных видов, а крупных таксонов. Вышесказанное и определяет актуальность изучения коры. Работа проводилась в рамках научно-исследовательской темы кафедры ботаники Брестского госуниверситета, включенной в план госбюджетных исследований (Регистрационный номер темы № 1994527 от 11.03.1994 г.).

Цель и задачи исследований вытекают из теоретической и практической значимости коры и современного уровня изученности ее структуры. Цель работы - детальное исследование анатомической структуры коры видов сем. Вересковых. Задачи работы: 1) изучение анатомического строения коры у доступных нам представителей сем. Ericaceae; 2) выявление анатомических признаков, имеющих диаг-

ностическое значение ; 3) составление ключей для определения по микроскопическим признакам ; 4) сравнительно-анатомический анализ коры приподнимающихся и стелющихся стеблей ; 5) анализ возможности использования диагностических признаков для уточнения границ и объемов некоторых таксонов внутри семейства.

Научная новизна результатов исследования заключается в изучении и описании структуры коры значительного числа видов (32) сем. Вересковых как системы тканей, выявлении признаков анатомического строения коры, их диагностического значения и анализе возможностей их применения.

Практическая ценность работы: 1) Реферируемая работа - наиболее полное исследование в области анатомического строения коры Вересковых ; 2) её результаты могут быть использованы в научной и криминалистической экспертизах, для разработки технологии ее переработки ; 3) материалы работы могут быть использованы при изучении ряда научных дисциплин (дендрологии, анатомии и физиологии растений, систематики и т.д.) на биологических факультетах университетов, педагогических, лесотехнических, сельскохозяйственных высших учебных заведений.

Апробация работы. Результаты исследования публиковались в центральной и местной печати и докладывались на Международной конференции (чтения, посвященные памяти А.А.Яценко-Хмелевскому (1994) в г. Санкт-Петербурге), на Межреспубликанской конференции "Биологический музей ВУЗа и его роль в научной и профессиональной подготовке студентов" (Брест, 1995), заседании кафедры Ботаники Брестского госуниверситета в 1993-1995 гг. По материалам исследования опубликовано 7 работ (общим объемом 3 печатных листа), из которых 3 написаны в соавторстве с коллегами.

Объем и структура работы. Диссертация, объемом 237 стр., проиллюстрирована 42 микрофотографиями. Список литературы содержит 220 названий. Цифровой материал сведен в 38 таблиц. Работа состоит из введения, 4-х глав, заключения, списка литературы и приложения.

ГЛАВА 1. СОВРЕМЕННЫЙ УРОВЕНЬ ЗНАНИЙ О СТРУКТУРЕ КОРЫ ДРЕВЕСНО-КУСТАРНИКОВЫХ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Приведен обзор литературных данных по исследованной теме. Многослетнее изучение коры, начиная с наиболее ранних исследова-

телей до современных (Müller, 1882; De Vary, 1884; Linsbauer, 1930; Zimmermann, 1961; Косиченко, 1975; Раскатов, 1979; Еремин, 1994); позволяет говорить о сходстве в топографии и гистологии этого комплекса тканей. Изучению в разное время подвергались как ткани первичного происхождения (эпидерма, колленхима, первичная кора, механическое кольцо, первичная флоэма) (Esau, 1936, 1964; Еремин, Нитченко, 1991) так и вторичного: перидерма, вторичная флоэма (Mohl, 1836; Mader, 1958; Шамбетов, 1960; Косиченко, 1975; Гамалей, 1981; Малыченко, 1986).

Результаты анализа дают представление о структуре тканей, их развитии, возрастных изменениях. Исследователи отмечают диагностическое значение тканей коры. Предложены ключи для определения видов по признакам коры (Еремин, 1984, 1994). Если работы отмеченного плана появились давно, то изучение динамики коры начато лишь в последние годы и результаты весьма немногочисленны (Еремин, Попова, 1987; Еремин, Рой, 1992, 1993). Эволюционные преобразования элементов коры исследованы недостаточно и в большей мере касаются первичной флоэмы (Esau, 1939, 1950, 1964). Для коры в целом и вторичной флоэмы эти данные более подробны для голосеменных (Еремин, 1984, 1994; Лотова, 1987).

Анализ литературных сведений позволяет отметить, что кора древесных покрытосеменных давно и детально изучалась и изучается исследователями, однако исследования не носят систематического характера, т.е. очень мало работ посвящено коре как системе тканей, как у отдельных видов, так и у таксонов более высокого ранга.

ГЛАВА 2. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕМ. ERICACEAE D. C., ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ.

На основе литературных данных приводится характеристика сем. Ericaceae. Образцы коры для исследования брали с растущих деревьев и кустарников, естественно произрастающих на территории бывшего СССР. У интродуцированных видов их отбирали с растений, произрастающих в Минском и Никитском Ботанических садах. Изучалась кора одно-, дву- и многолетних стеблей. Всего проанализировано 32 вида из 12 родов (*Rhododendron canadense*, *R. catawbinse*, *R. dauricum*, *R. fortunei*, *R. indicum*, *R. japonicum*, *R. keleticum*, *R. luteum*, *R. maximum*, *R. occidentale*, *R. orbiculare*, *R. ponticum*,

R.schlippenbachii, *R.sichotense*, *R.smirnowii*, *R.williamsianum*, *R.vaseyi*, *Ledum palustre*, *Erica carnea*, *Calluna vulgaris*, *Arbutus unedo*, *A.andrachne*, *Oxycoccus palustris*, *Vaccinium arctostaphylos*, *V.myrtillus*, *V.uliginosum*, *V.vitis-idaea*, *Andromeda polyfolia*, *Pentapterygium serpens*, *Arctostaphylos uva-ursi*, *Chamaedaphne calyculata*, *Chimaphila umbellata*).

Подготовка образцов, изготовление срезов, препаратов и их анализ проводились по общепринятой в анатомии растений методике (Прозина, 1960).

ГЛАВА 3. АНАТОМИЯ КОРЫ СТЕБЛЕЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ

СЕМ. ERICACEAE D. C.

Род *Rhododendron* - Рододендрон

У представителей рода эпидерма однослойная, и только у р. Вазея - 2-4-слойная. Утолщена наружная стенка, покрытая мощным слоем кутикулы. Часть клеток несет остроконечные одно- и многоклеточные трихомы. Р. даурский имеет наиболее длинные волоски (50-70 мкм), у р. понтийского они почти в 2 раза короче (30-40 мкм). У р. кэтевинского волоски сосочковидные (до 30 мкм), а у р. канадского такие же волоски заполнены бурым содержимым и достигают 18 мкм. У р. сихотинского и японского - волоски двух форм: игольчатые и в виде сосочков. Трихомы р. индийского многоклеточные, напоминают шипы. Колленхима субэпидермальная. Клетки округлые в поперечном сечении, утолщение оболочки равномерное. В коре р. желтого, канадского, Вазея, сихотинского, Шлиппенбаха и западного она не просматривается. Первичная кора сложена рыхло, клетки имеют хлоропласты. У р. Виллиамса, даурского, Смирнова, понтийского привлекательного, круглого, Форчуна, кэтевинского, крупнейшего индийского в ней имеются тонкостенные идиобласты, расположенные группами по 2-4 клетки, реже одиночно. Р. Шлиппенбаха, желтый, Вазея, канадский и западный идиобластов не содержат. Часть клеток первичной коры р. Шлиппенбаха, даурского, привлекательного, круглого, Виллиамса, Форчуна, кэтевинского, японского, канадского, крупнейшего и западного содержит друзы оксалата кальция. Кольцо механических элементов может быть как сплошным (р. Смирнова, привлекательный, круглый, Вазея, кэтевинский), так и прерывистым, представленным группами волокон (р. Шлиппенбаха, даурский, понтийский).

ский, Виллиамса, японский, канадский, сихотинский, крупнейший, западный и индийский). Волокна септированные, протофлоэнного происхождения.

Перидерма типичная. Первый феллоген почти у всех видов закладывается в первичной флоэме. Для р. Форчуна характерно его субэпидермальное формирование. У всех "листопадных" и "полувечно-зеленых" видов, кроме р. даурского, феллоген формируется в первый год жизни стебля, у "вечнозеленых" - на втором году. Только у р. Смирнова эта ткань формируется на третьем году жизни. Феллема р. Виллиамса, канадского, желтого, сихотинского, Смирнова, даурского, японского и Форчуна гомогенная, тонкостенная. У р. кэтевбинского, круглого, привлекательного, западного, Шлиппенбаха и Вазея эта ткань представлена чередующимися слоями деформированных и недеформированных клеток. У р. понтийского и крупнейшего феллема представлена как тонкостенными деформированными и недеформированными, так и толстостенными клетками. Вторичная флоэма дифференцирована на проводящую и непроводящую зоны. Механических элементов она не содержит. Ситовидные трубки имеют поперечное сечение 4-6-угольной формы, тангентальный размер их колеблется в пределах 8,5-19,5 мкм, длина члеников варьирует от 47 до 130 мкм, а длина наклонных стенок - от 20 до 60 мкм. Ситовидные поля эллипсоидной и округлой формы. Лучи однолетних стеблей р. кэтевбинского, даурского, привлекательного, сихотинского, Виллиамса и Вазея однорядны, а у остальных видов помимо однорядных есть 2- и 3-рядные. Р. привлекательный, кэтевбинский, индийский имеют гомогенные лучи, а р. Шлиппенбаха, желтый, понтийский, круглый, сихотинский и западный - гетерогенные. Остальные виды обладают как гомо-, так и гетерогенными лучами. В клетках лучей р. Смирнова обнаружены кристаллы оксалата кальция. Тяжи аксиальной паренхимы состоят из 6-14 клеток. У р. желтого, кэтевбинского и японского ее клетки содержат призматические кристаллы оксалата кальция.

Кора многолетних стеблей представлена перидермой и вторичной флоэмой, наличие корки мы не отметили.

Структура коры у рододендронов обнаруживает большое сходство. Однако каждый вид имеет особенности, которые заключаются или в наличии какого-либо признака, характерного только для него, либо в своеобразном сочетании признаков. В диссертации приведены

таблицы, отражающие количественные и качественные признаки.

Род *Leidum* L. - Багульник

Однослойная эпидерма сложена клетками, прямоугольными на поперечном и продольном срезах. Наружная стенка утолщена и покрыта мощным слоем кутикулы. Трихомы как одно-, так и многоклеточные, простые и железистые, заполнены бурым содержимым. Колленхима 2-3-слойная, сложена овальными в поперечном сечении клетками с равномерно утолщенными стенками. Первичная кора гетерогенная: сложена крупными тонкостенными идиобластами (диаметром до 45 мкм) и мелкими хлорофиллоносными клетками (диаметром 15-20 мкм). Склерейды и кристаллы не обнаружены. Механическое кольцо представлено группами волокон (по 6-15 клеток). Поперечное сечение их 4-6-угольное, диаметр равен 15-35 мкм, а длина - 170-430.

Перидерма типичная, феллема гомогенная, тонкостенная. Феллоген закладывается в первый год в первичной флоэме. Феллодерма однослойная, ее клетки содержат хлоропласты. Вторичная флоэма механических элементов не содержит. Длина члеников ситовидных трубок составляет 110-150 мкм, их поперечные стенки перпендикулярны к продольным, реже они наклонены. Ситовидные поля эллипсоидные. Вертикальная паренхима диффузная, образует тяжи из 10-14 клеток. Лучи в основном однорядные, но встречаются 2- и 3-рядные, гомогенные.

Для коры багульника болотного специфичны признаки: одно- и многоклеточные игловидные трихомы, заполненные бурым содержимым, гетерогенная первичная кора, гомогенное механическое кольцо, наличие колленхимы, заложение феллогена в протофлоэме в первый год, гомогенная феллема, преобладание однорядных гомогенных флоэмных лучей, эллипсоидные ситовидные поля и отсутствие механических волокон во вторичной флоэме.

Род *Erica* L. - Эрика.

Эпидерма однослойная, сложена клетками, овальными в поперечном сечении. Наружные стенки покрыты слоем кутикулы толщиной 2-2,5 мкм. Трихомы игловидные, заполненные содержимым бурого цвета. Колленхима не выражена. Первичная кора гомогенная. На продольном срезе ее клетки овальной формы.

Перидерма типичная, феллема гомогенная, тонкостенная, представлена 2-3 слоями клеток. На поперечном срезе клетки в виде неп-

равильных четырехугольников. Их тангентальный размер равен 14-20 мкм, а радиальный - 10-16 мкм. Феллоген закладывается в протофлоэме в первый год. Вторичная флоэма представлена ситовидными и за- пасными элементами, механические элементы отсутствуют. Тангентальный размер ситовидных трубок от 7 до 12 мкм, а радиальный - от 7 до 10, длина члеников равна 81-90 мкм. Поперечные стенки сильно наклонены, имеют длину 20-25 мкм. Ситовидные поля прямоугольной и округлой формы. Лучи гомогенные, однорядные, сложены стоячими клетками. Слоистость их составляет 3-6 клеток, ширина достигает 7-13 мкм, а высота - 60-131 мкм.

Для эрики характерно: одноклеточные игловидные трихомы в эпидерме, отсутствие колленхимы и кольца механических элементов, гомогенные первичная кора и феллема, заложение феллогена в первый год в протофлоэме, однорядные лучи, ситовидные поля округлой и прямоугольной формы, отсутствие механических волокон во флоэме.

Род *Calluna Salisb.* - Вереск

Однослойная эпидерма снаружи покрыта слоем кутикулы толщиной 3-5 мкм. Трихомы одноклеточные, заполнены воздухом. Длина их равна 70-85 мкм. Колленхима не выражена. Первичная кора - гомогенная. На поперечном срезе клетки овальной формы. Тангентальный размер равен 35-51 мкм, а радиальный - 18-25 мкм. Сложение рыхлое, кристаллы оксалата кальция не обнаружены.

Перидерма формируется в первый год. Феллема гомогенная, тонкостенная. Тангентальный размер клеток составляет 18-24 мкм, радиальный - 14-21 мкм, феллоген формируется в протофлоэме, феллодерма однослойная, содержит хлоропласты. Вторичная флоэма механических элементов не содержит. Радиальный размер ситовидных трубок равен 8-9 мкм, а тангентальный - 9-12 мкм. Длина члеников составляет 85-95 мкм. Поперечные стенки сильно наклонены и достигают длины 25-34 мкм. Ситовидные поля эллиптические, располагаются как на продольных, так и на наклонных стенках. Лучи однорядные, гомогенные, 5-12-слойные. Ширина лучей составляет 9-15 мкм, а высота 110-138 мкм.

Для коры вереска обыкновенного характерны: одноклеточные игловидные трихомы в эпидерме, отсутствие колленхимы и кольца механических элементов, гомогенная первичная кора и феллема, заложение феллогена в первый год из клеток протофлоэмы, эллиптические сито -

видные поля.

Род *Arbutus L.* Арбутус

Эпидерма однослойная. Наиболее утолщенная наружная стенка (ее толщина 4 мкм) покрыта слоем кутикулы толщиной 7-9 мкм. Трихомы не обнаружены. Колленхима субэпидермальная, представлена 4-5 рядами плотно сложенных клеток, оболочки которых утолщены равномерно. На продольном срезе клетки овальной формы, вытянуты вдоль оси органа. Первичная кора гомогенная, клетки тонкостенные. Поперечное сечение клеток - овальное, округлое, эллиптическое. Некоторые клетки у земляничного дерева мелкоплодного склерифицируются, в части клеток содержатся призматические кристаллы оксалата кальция. Механические элементы представлены группами септированных волокон (у з. мелкоплодного - из 3-7, а у з. крупноплодного - 3-14 клеток). Форма волокон на поперечном срезе 4-6-угольная.

Феллема гетерогенная, первые ее клетки (по времени образования) деформированы. Пробка имеет слои клеток с утолщенными оболочками, которые у з. мелкоплодного чередуются со слоями тонкостенных клеток. Феллема у многолетних стеблей з. мелкоплодного 1-2-слойная, а у однолетних з. крупноплодного - 3-4-слойная. Первый феллоген у з. крупноплодного образуется из клеток протофлоэмы, а у з. мелкоплодного как из клеток протофлоэмы, так и из клеток внутреннего слоя первичной коры, причем закладывается участками, которые со временем образуют сплошное кольцо. Вторичная флоэма без механических элементов. Членики ситовидных трубок с сильно наклоненными поперечными стенками, длина которых у з. мелкоплодного - 30-35 мкм. Ситовидные поля у з. крупноплодного округлые, а у з. мелкоплодного - округлые, эллиптические и прямоугольные. Длина члеников достигает 90-120 мкм. Тяжи вертикальной паренхимы из 6-10 клеток, которые у з. мелкоплодного содержат призматические кристаллы. Флоэмные лучи гетерогенные у обоих видов. В однолетних стеблях преобладают однорядные лучи, их высота у з. крупноплодного примерно вдвое больше, чем у з. мелкоплодного. Часть клеток содержат призматические кристаллы оксалата кальция.

Таким образом, исследуемые виды земляничного дерева отличаются комплексом признаков. Важнейшие из них: наличие и форма кристаллов, присутствие склерейд в первичной коре, место заложения

феллогена и форма ситовидных полей.

Род *Oxycoccus* Hill. - Клюква

Эпидерма однослойная, сложена овальными клетками с равномерно утолщенными стенками. Более утолщена наружная стенка - до I,5-2,3 мкм. Кутикула развита хорошо (ее толщина 5 мкм). Трихомы не обнаружены. Колленхима субэпидермальная, представлена 2-3 слоями клеток с равномерно утолщенными оболочками. Первичная кора гетерогенная, сложена крупными тонкостенными идиобластами, содержащими друзы оксалата кальция, и хлорофиллоносными клетками. Кольцо механических элементов сплошное, гетерогенное, состоит из групп септированных волокон, соединенных брахисклереидами. Длина волокон - 42-70 мкм, толщина их стенок равна 3-4,5 мкм.

Перидерма типичная, феллоген протофлоэзного происхождения. Клетки феллемы заполнены бурым содержимым, феллема гомогенная. Вторичная флоэма состоит из тех же элементов, что и у других видов. Ситовидные трубки с наклонными поперечными стенками, на которых расположены ситовидные поля эллиптической формы. Лучи однорядные, гомогенные. Ширина их колеблется от 8 до 11 мкм, а высота 220-450 мкм. Вертикальная паренхима в виде тяжей из 6-8 клеток.

Таким образом, кора клюквы болотной имеет колленхиму, гетерогенную первичную кору, содержащую друзы оксалата кальция, сплошное кольцо механических элементов, гомогенную пробку, эллиптические ситовидные поля, феллоген формируется из клеток протофлоэмы в первый год.

Род *Vaccinium* L. - Вакциниум.

Эпидерма однослойная, ее клетки в поперечном сечении прямоугольные (черника обыкновенная и голубика обыкновенная) и овальные (черника кавказская и брусника обыкновенная). Утолщенная наружная стенка покрыта слоем кутикулы. Трихомы у черники обыкновенной и брусники одноклеточные, неразветвленные, игловидные. У брусники они слегка загнуты у вершины и заполнены бурым содержимым. У голубики развиты слабо и представлены одноклеточными выростами. Колленхима субэпидермальная. У черники обыкновенной и брусники она 2-3-слойная, а у черники кавказской - 3-5, у голубики - не обнаружена. Первичная кора у черники обыкновенной и кавказской, брусники гетерогенная. В более крупных клетках молодых

приподнимающихся стеблей черники обыкновенной и голубики изредка встречаются призматические кристаллы оксалата кальция. Кольцо механических элементов представлено группами септированных волокон (у голубики и брусники по 7-II клеток). У черники обыкновенной в однолетних стеблях группы состоят из 3-10 клеток, и только на третий год они соединяются в сплошное кольцо в результате склерификации паренхимных клеток. У черники кавказской уже в первый год развития стебля образуется сплошное кольцо.

Перидерма у голубики формируется в первый год жизни, а у остальных видов - на 3-4 год. Феллема гомогенная, тонкостенная. Клетки ее у всех видов заполнены бурым содержимым. Феллоген закладывается в периферической части протофлоэмы. Для черники кавказской характерно субэпидермальное заложение первого феллогена. Феллодерма представлена I-3 слоями клеток. Вторичная флоэма механических элементов не содержит. Ситовидные трубки на поперечном срезе квадратные или многоугольные. Самые длинные членики имеет черника кавказская (68-80 мкм), у остальных видов их длина составляет 40-55 мкм. Поперечные стенки члеников наклонные, длина их варьирует в пределах 12-20 мкм, ситовидные поля эллиптической формы. Оболочки ситовидных трубок черники кавказской сильно утолщаются со стороны, обращенной к камбию. Лучи обычно однорядные в однолетних стеблях и 3-4-рядные в многолетних, их высота у черники кавказской колеблется в пределах 550-700 мкм, а у остальных представителей - 98-170 мкм.

Диагностическими признаками являются: форма трихом, наличие колленхимы, структура первичной коры и механического кольца, наличие кристаллов оксалата кальция, время и место заложения феллогена, характер утолщения ситовидных элементов непроводящей флоэмы.

Род *Andromeda* L. - Подбел

Эпидерма однослойная, утолщенные наружные стенки покрыты слоем кутикулы толщиной до 10 мкм. Трихомы не обнаружены. Колленхима 2-3-слойная. Вторичная оболочка в клетках откладывается равномерно. Первичная кора гетерогенная, идиобласты содержат друзы оксалата кальция. Группы первичных волокон (по 13-17 клеток) расположены между перидермой и первичной корой. Волокна толсто-стенные, узкопросветные, септированные и формируются в протофлоэ-

ме.

Перидерма формируется в первый год. Феллоген вычленяется из паренхимных клеток протодермы. Клетки феллодермы содержат хлоропласты. Феллема гетерогенная, сложена клетками трех типов. На поперечном срезе первый по времени образования (внешний) слой представлен деформированными клетками, под которыми располагается 1-2 ряда клеток с утолщенными стенками. Третий слой представлен 2-3 рядами недеформированных клеток (как у р. понтийского и кэтевбинского). Вторичная флоэма структурно не отличается от флоэмы описанных видов. Длина члеников ситовидных трубок составляет 90-103 мкм. Поперечные стенки наклонены по отношению к боковым и их длина достигает 30 мкм. Ситовидные поля округлые и эллиптические. Лучи 1-8-слойные, ширина их колеблется от 13 до 16 мкм. Вертикальная паренхима представлена тяжами из 5-7 клеток.

Итак, в коре подбела есть колленхима, гетерогенная первичная кора, феллоген закладывается в первый год, гетерогенная пробка, однорядные гомогенные лучи, округлые и эллиптические ситовидные поля.

Род *Pentapterygium* L. - Пентаптеригиум

Эпидерма однослойная, утолщение стенок равномерное, хорошо развит слой кутикулы. Трихомы игловидной формы, длиной 46-53 мкм. Кольцо механических элементов сплошное, представлено септированными волокнами и брахисклереидами.

Перидерма типичная, феллема гомогенная, 2-4-слойная. Феллоген закладывается в первый год субэпидермально, феллодерма 1-3-слойная. Вторичная флоэма состоит только из ситовидных и запасных элементов. Длина члеников ситовидных трубок равна 89-107 мкм, длина наклонных стенок - 21-41 мкм. И продольные, и поперечные стенки имеют округлые и овальные ситовидные поля. Лучи гетерогенные, 3-8-слойные, 1-2-рядные. Ширина их варьирует в пределах 11-30 мкм, а высота - 130-140 мкм. Количество на 1 мм тангентального среза достигает 76 шт.

Характерным для пентаптеригиума является: игловидные трихомы, отсутствие колленхимы, субэпидермальное заложение феллогена в первый год, гомогенная феллема и первичная кора, сплошное гетерогенное кольцо механических элементов, гетерогенные лучи, ситовидные поля округлой и эллиптической формы.

Род *Arctostaphylos* Adans. - Толокнянка

Эпидерма однослойная, состоит из клеток овальной, реже прямоугольной формы (в поперечном сечении) с утолщенной наружной стенкой, покрытой слоем кутикулы. Трихомы до 35 мкм длиной, неветвящиеся и заполнены воздухом. Колленхима не отмечена. Первичная кора однородная, сложена рыхло. Очень редко ее клетки содержат призматические кристаллы оксалата кальция. Кольцо механических элементов представлено группами септированных волокон (по 3-10 клеток).

Перидерма типичная. Феллоген закладывается на третьем году жизни стебля в протофлоэме. Феллема тонкостенная, однородная, имеет содержимое буро-коричневого цвета. Вторичная флоэма состоит из ситовидных и запасных элементов. Ситовидные трубки 4-5-угольной формы на поперечном срезе, наклонные стенки длиной 28-36 мкм. На них и на продольных стенках располагаются округлые и эллиптические ситовидные поля. Лучи гомо- и гетерогенные, обычно однорядные и реже 2-3-рядные, высотой 220-340 мкм, 4-10-слойные. Ширина лучей колеблется в пределах 13-17 мкм. Тяжи вертикальной паренхимы включают 4-9 клеток. Иногда они содержат стилоиды оксалата кальция. Различия в строении многолетних приподнимающихся и стелющихся стеблей только количественные (табл. I).

Таким образом, в коре стеблей толокнянки: одноклеточные трихомы, колленхимы нет, однородная первичная кора, содержащая стилоиды оксалата кальция, формирование феллогена происходит на третьем году, гомо- и гетерогенные лучи, округлые и овальные ситовидные поля.

Род *Chamaedaphne* Moench. - Мирт

Эпидерма однослойная. Первичная кора однородная. Утолстка ее клеток сильно утолщается и одревесневает к середине первого вегетационного периода. Часть клеток содержит призматические кристаллы оксалата кальция. Кольцо механических элементов представлено группами волокон из 3-8 клеток.

Перидерма типичная. Феллоген формируется из клеток протофлоэмы в первый год. Феллема однородная, 4-5-слойная. Вторичная флоэма механических элементов не содержит. В поперечном сечении ситовидные трубки 4-6-угольной формы. Длина поперечных стенок составляет 19-28 мкм. Ситовидные поля эллиптические. Лучи гомо-

Таблица I

Сравнительная характеристика флоэмных элементов коры толокнянки обыкновенной.

Показатель	Ед. изм.	Приподнимающийся стебель				Степящийся стебель	
		Однолетний		Многолетний		Многолетний	
		M+m	C, %	M+m	C, %	M+m	C, %
Тангентальный размер ситовидных трубок	мкм.	12,4±0,46	18,4	13,1±0,35	15,9	13,6±0,54	19,9
Радиальный размер ситовидных трубок	мкм.	8,2±0,24	14,6	8,8±0,11	6,3	10,6±0,24	11,5
Длина члеников ситовидных трубок	мкм.	72,6±0,84	6,5	75,5±1,57	12,0	64,6±2,69	20,8
Слойность лучей	шт.	4,8±0,19	20,4	10,6±0,89	42,1	9,9±0,83	41,6
Рядность лучей	шт.	1,0±0,04	18,8	1,0±0,00	0	1,7±0,15	43,6
Ширина лучей	мкм.	14,9±0,11	36,3	16,2±0,29	8,9	22,9±5,15	12,0
Высота лучей	мкм.	303,5±3,67	6,1	520,1±23,79	22,9	509,3±22,91	22,6

генные, однорядные, высотой 240-350 мкм и шириной - 7-16 мкм. Слоистость лучей варьирует от 7 до 19 клеток. Тяжи вертикальной паренхимы состоят из 8-12 клеток.

Род *Chimaphila Pursh.* - Зимолюбка

Эпидерма однослойная, сложена клетками с равномерно утолщенными стенками. Некоторые клетки имеют сосочковидные трихомы (40-60 мкм), заполненные бурым содержимым. Колленхима субэпидермальная, 3-4-слойная, округлая. Первичная кора гетерогенная, идиобласты расположены одиночно. Примерно 50% клеток ее содержат кристаллы оксалата кальция (как идиобласты, так и хлорофиллоносные клетки).

Вторичная флоэма состоит из ситовидных и запасющих элементов. Длина члеников ситовидных трубок колеблется от 75 до 98 мкм, длина поперечных стенок составляет 12-29 мкм, они сильно наклонены. Ситовидные поля округлые и эллиптические. Лучи гомогенные, однорядные, 4-11-слойные, сложены только стоячими клетками. Их ширина варьирует в пределах 14-17 мкм, а высота - 220-270 мкм. Тяжи вертикальной паренхимы состоят из 4-9 клеток.

Для коры зимолюбки характерно: наличие сосочковидных трихом, округлой колленхимы, гетерогенной первичной коры, друз оксалата кальция, гомогенных лучей, округлых и эллиптических ситовидных полей, отсутствие кольца механических элементов, перидермы и волокон во вторичной флоэме.

ГЛАВА 4. О ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ ЦЕННОСТИ ПРИЗНАКОВ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ КОРЫ.

Более сложное строение коры у представителей сем. Вересковых, по сравнению с древесиной, позволяет говорить о ее ценности для целей таксономии. Назовем некоторые диагностические признаки, имеющие таксономическое значение.

Эпидерма: количество слоев клеток; наличие трихом, их тип и форма (игльчатые, сосочковидные, шиповидные); характер утолщения стенок.

Колленхима: диагностическим является только один признак - ее отсутствие или наличие.

Первичная кора: характер ткани (гомогенная или гетерогенная) наличие склерейд или их отсутствие; наличие или отсутствие кристаллов оксалата кальция, их форма и сочетание.

Кольцо механических тканей: его наличие или отсутствие, характер (сплошное или прерывистое), состав (представлено элементами одного или разных типов).

Перидерма: время (1,2,3 год жизни стебля) и место формирования; степень развития феллемы (количество клеток в радиальном ряду); соотношение радиального и тангентального размеров клеток пробки; структура феллемы (гомогенная или гетерогенная).

Вторичная флоэма: форма ситечек; структура лучей (гомогенные, гетерогенные или смешанные); наличие кристаллов оксалата кальция в клетках аксиальной паренхимы и лучей, их форма; утолщение стенок ситовидных элементов во вторичной флоэме и его характер.

Отмеченные нами признаки устойчивы и имеют таксономическую ценность, использованы для составления ключей

Анатомические признаки коры и система сем.

Ericaceae.

Известно, что наиболее разработанной системой, доведенной до вида, является система немецкого ботаника Энглера (Engler, 1897). В ней Брусничные, Рододендровые, Арбутовые и Эриковые выделяются как подсемейства, а сем. Грушанковые — в самостоятельное семейство. В дальнейшем такого подразделения придерживались Vader H. (1960), Hanelt P. (1973), Н.А. Комарницкий и др. (1962), М.В. Культиасов (1955), П.М. Жуковский (1982). Признавая правомочность выделения вышесказанных подсемейств, Буш Н.А. (1959), Стивенс П.Ф. (Stevens, 1971) и А.Л. Тахтаджян (1987) и Грушанковые рассматривают в ранге подсемейства.

В противоположность им Солередер (Solereder, 1899, 1908), Б.М. Козо-Полянский (1965), С.А. Шостаковский (1971) Брусничные рассматривают в ранге семейства.

Поскольку из Грушанковых нами проанализирован только один вид (Зимолюбка зонтичная), мы не имеем возможности говорить о правомерности ранга этой группы. Тем не менее, специфическая форма трихом в виде сосочков присуща только одному этому виду. В коре его не формируется механическое кольцо, что характерно только для вереска и эрики, только у этого вида отсутствует перидерма. Эти признаки вполне достаточны, чтобы рассматривать эту группу (если ее признаки подтвердятся у других видов) в ранге самос-

тоятельного семейства. Это подтверждается и данными цитозембриологии (Поддубная-Арнольди, 1982).

Более сложным представляется нам обоснование *Vaccinaceae* в качестве самостоятельного семейства. У исследованных видов этой группы общим является однослойная эпидерма, форма клеток феллемы, за исключением голубики и пентаптеригиума, наличие колленхимы, отсутствие склерид в первичной коре (за исключением Земляничного дерева мелкоплодного), протофлоэмное заложение феллогена (за исключением пентаптеригиума и черники кавказской), эллиптическая форма ситечек (за исключением земляничного дерева крупноплодного). Однако эти же признаки присущи и видам подсемейства *Rhododendronaceae*, поэтому рассматривать его в качестве самостоятельного семейства признаки анатомического строения коры не дают оснований. Отметим, что по данным цитозембриологии исследователи не находят возможным выделять его в особое семейство (Vencanteswarlu, 1967, цит. по Поддубной-Арнольди, 1982).

Небезинтересным было бы решение вопроса о правомочности признания подсемейства *Arbutoideae*, выделяемого Энглером (Engler, 1897) и Бадером (Bader, 1960), так как в более поздних системах *Arbutus* относят в подсемейство *Vaccinoideae* (Stevens, 1971; Тахтаджян, 1987). Отсутствие достаточного видového представительства в наших исследованиях не дает возможности сделать заключение о правомочности выделения самостоятельного подсемейства *Arbutoideae*. В ранге рода виды *Arbutus* четко отграничиваются по характеру первичной коры (гомогенная), наличием в ее клетках призматических кристаллов, по времени формирования феллогена (на втором году), гетерогенной феллеме и округлой форме ситечек.

Заключая анализ возможности использования анатомических признаков коры в целях систематики, мы должны отметить, что относительно сем. *Ericaceae* они не могут быть положены в основу ревизии системы, как это сделано для сосновых (Еремин, 1984, 1994). Однако они вполне могут быть использованы для этой цели наряду с другими признаками.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Сущность проведенных исследований и полученные результаты в сжатом виде могут быть сведены к следующему:

1. Впервые дано монографическое описание анатомического строения коры 32 видов сем. Вересковых, относящихся к 12 родам.

2. Изучение коры проведено в сравнительно-анатомическом аспекте, что позволило выявить основные закономерности формирования и возрастного развития этой системы тканей, имеющие как частный, так и общебиологический характер. К закономерностям частного характера относятся: изменение длины ситовидных элементов, числа и высоты лучей, количества кристаллоносной паренхимы, степени развития пробки. К закономерностям общебиологического плана мы считаем возможным отнести наличие одинаковых признаков у представителей разных родов как проявление закона гомологических рядов.

3. Установлено большое сходство в строении коры у Вересковых (время и место формирования первой перидермы, структура первичной коры, формирование кольца первичных механических тканей, отсутствие механических элементов во вторичной флоэме), что говорит о монолитности этого семейства. Обнаруженные различия видов подсемейств Брусничных и Рододендровых не столь существенны, чтобы подтвердить правомерность выделения подсемейства Брусничных в самостоятельное семейство.

4. Несмотря на большое сходство в строении коры, которое не дает возможности по одному признаку вычленить практически ни один вид, по совокупности признаков каждый вид очерчивается довольно четко.

5. Диагностическое значение имеют следующие признаки: тип трихом, наличие или отсутствие колленхимы, структура первичной коры, механического кольца и феллема, время и место заложения феллогена, форма ситовидных полей, дилатация лучей, наличие и место локализации кристаллов оксалата кальция. Совокупность этих и других признаков оказались специфичными не только для родов, но и видов.

6. В диагностическом отношении у Вересковых, как и у других древесных покрытосеменных, более показательной является кора молодых стеблей, чем ствольной части.

7. Различия в анатомической структуре стелющихся и приподнимающихся стеблей, которые присущи многим видам Вересковых, обусловлены влиянием экологических факторов и проявляются только в изменении количественных характеристик элементов и находятся в рамках генотипических признаков.

С П И С О К

работ, опубликованных по теме диссертации.

1. Бойко В.И. Анатомия коры некоторых видов Брусничных.- М., 1993.-13 с., - Деп. в ВИНТИ 5.05.93. №1176-В93.
2. Бойко В.И. Анатомия коры однолетнего стебля *Pentapetes serpens* Hook. - М.,1995.-9с.-Деп. в ВИНТИ 27.03.95. № 819-В95.
3. Бойко В.И. Сравнительная анатомия коры видов рода Рододендрон.- М.,1995.-22с.-Деп. в ВИНТИ 27.03.95.№818-В95.
4. Бойко В.И. Анатомическое строение коры стеблей видов рода Рододендрон // Мат-лы межреспубл. конференции : Биологический музей ВУЗа и его роль в научной и профессиональной подготовке студентов: Тез. докл. - Брест, 1995.- С.62.
5. Бойко В.И., Еремин В.М. Анатомия стебля багульника болотного (*Ledum palustre* L. ., сем. Ericaceae D. C.) // Сб. н. т фак-та естествознания. Сер. биология, Вып.1.- Брест,1993. - С. 77-80.
6. Бойко В.И., Еремин В.М. Анатомия коры видов Арбутус.- М., 1994.- 13с.- Деп. в ВИНТИ 29.03.94. №770-В94.
7. Еремин В.М., Бойко В.И., Рой Ю.Ф. Анатомия коры черники обыкновенной и черники кавказской.- М.,1994.-13с.-Деп. в ВИНТИ 29.03.94. № 771-В94.



Подписано в печать 11.12.95., ф. 60 x 84/16, офсетная печать, 1,0 усл.п.л., тираж 100 экз., заказ № 383.
Отпечатано на роталпринте Брестского госуниверситета.
224665, Брест, ул. Советская, 8.
