

J. ecol., 4. — S a w a m u r a Y. (1967). An anthecological study of the photoperiodic response of the geographic races of *Polygonum thunbergii* Siebold et Zuccarini. Japan. j. bot., 19, 3. — S u l m a T., H. T o k a r z, K. W i e r z c h o v s k a - R e n k e. (1967). Zmianosc morfologiczna marzanki wonnej (*Asperula odorata* L.) pochodzacej z roznych zbiorowisk roslinnych w uprawie ogrodowej. Acta biol. et med., soc. sci. gedan., 11, 2. — T i e s z e n L. L., E. K. B o n d e. (1967). The influence of light intensity on growth and chlorophyll in arctic, subarctic and alpine population of *Deschampsia caespitosa* and *Trisetum spicatum*. Univ. Colo stud., ser. biol., 25. — V a a r t a j a O. (1962). Ecotypic variation in photoperiodism of trees with special reference to *Pinus resinosa* and *Thuja occidentalis*. Canad. j. bot., 40, 6.

Ленинградский  
государственный университет.

(Получено 16 II 1972).

УДК 581.8 : 582.632.1 (211.7)

Р. П. Барыкина и Л. В. Кудряшев

АНАТОМИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ГИПОАРКТИЧЕСКИХ  
КУСТАРНИКОВ *BETULA EXILIS* SUKACZ.  
И *BETULA NANA* L.

С 4 рисунками

R. P. B A R Y K I N A AND L. V. K U D R Y A S H E V. ANATOMICAL STUDY  
OF HYPOARCTIC SHRUBS *BETULA EXILIS* SUKACZ. AND *BETULA NANA* L.

Оба вида карликовых берез обладают мезоморфной структурой с присутствием черт ксероморфной и гигроморфной организации. Анатомическое строение является результатом приспособления к суровым условиям обитания и наряду с морфологической структурой определяет стланиковый характер их роста.

Суровые условия тундр (короткое лето, низкие летние и зимние температуры, сильные и холодные ветры, близкое залегание слоя вечной мерзлоты, бедность почв, особый световой режим) определяют своеобразный внешний облик растений тундры, их физиологию и внутреннюю организацию. Сведений по анатомическому строению тундровых карликовых кустарников очень мало. Из работ, непосредственно относящихся к теме, следует указать статьи В. В. Вихиревой-Васильковой (1966) и Г. И. Поплавской (1935, 1939, 1948). Нами было проведено изучение анатомического строения вегетативных органов *Betula exilis* и *B. nana*.

Стебель

На периферии поперечного среза молодого однолетнего побега *Betula exilis* хорошо выражен однослойный толстостенный эпидермис с небольшим числом простых одноклеточных волосков и многочисленными крупными пельтатными, рано отмирающими железками. Эпидермис сохраняется на поверхности побегов до 5—6-летнего возраста, что можно поставить в связь с очень слабым приростом стебля в толщину. В конце лета на всем протяжении годичного прироста непосредственно под эпидермисом четко выделяется несколько слоев пробки (рис. 1, а). Феллоген возникает субэпидермально, в результате деления наружного слоя колленхимы. Пробка однолетнего побега слагается 7—8 рядами однотипных, таблитчатых, сплюснутых в радиальном направлении клеток со слабо утолщенными и суберинизированными оболочками. Разнородность пробки проявляется лишь со второго года. Перидерму подстилает узкий слой уголково-пластинчатой колленхимы, сменяющейся рыхлой мелкоклетчатой паренхимой первичной коры с хорошо обозначенной системой межклетников и воздушных полостей. Эндодерма и перицикл не выражены.



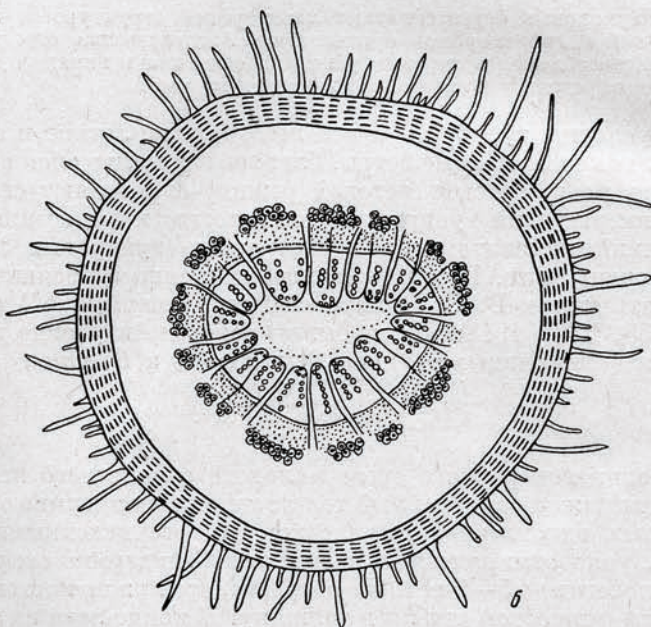
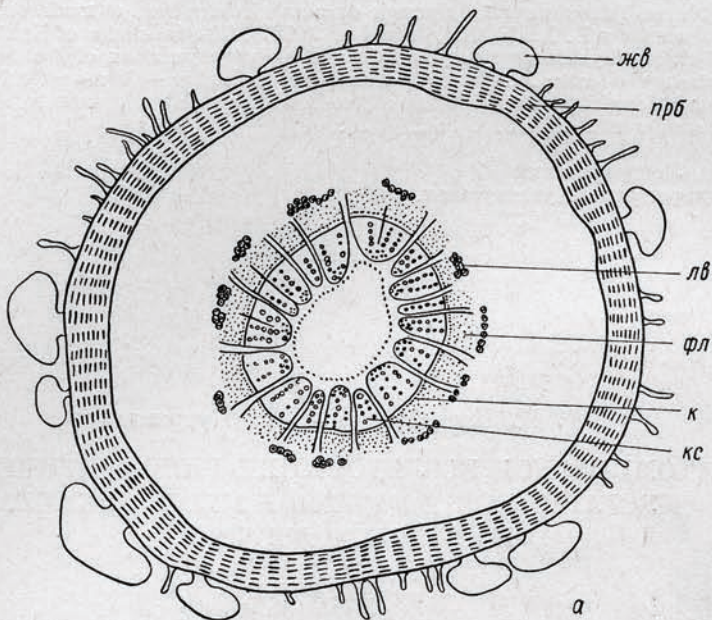
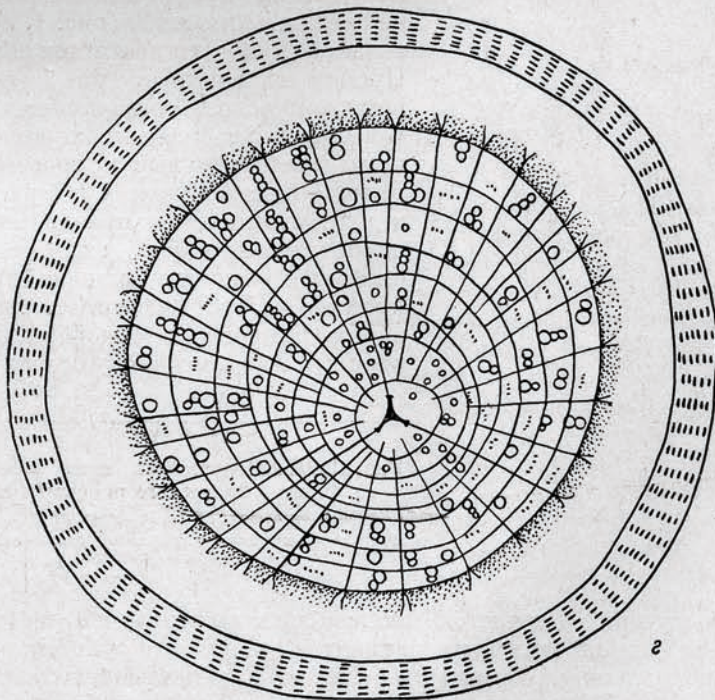
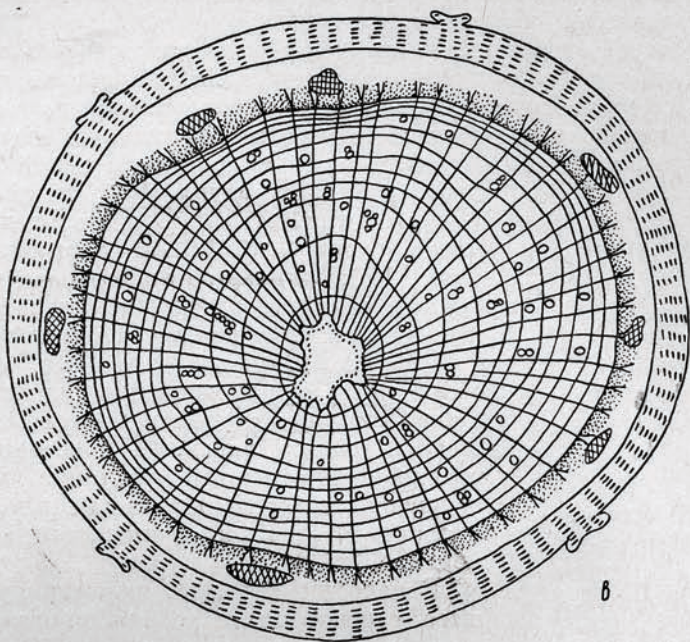


Рис. 1. Схемы поперечных срезов  
 а — однолетний побег *Betula exilis*; б — однолетний побег *Betula pallasiana*  
 жв — кутикула; прб — пробка; лв — лубяные  
 фл — листовые устьица; к — камбий; кс — пробка





егетативных органов *Betula*.

— 12-летняя ветвь *B. exilis*; 2 — 8-летний корень *B. exilis*. жс — желе-  
дковна; фл — флоэма; к — камбий; кс — ксилема.



Флоэма занимает небольшой объем, состоит из ситовидных трубок с сопровождающими клетками, лубяной и лучевой паренхимы, а также небольших групп первичных лубяных волокон с сильно утолщенными, слоистыми, слабо лигнифицированными оболочками.

Камбиальная зона (в августе) 2—4-слойная. Древесина представлена сосудами, трахеидами, волокнами либриформа и древесинной паренхимой; она пронизана, как и луб, многочисленными узкими сердцевинными лучами.

Сердцевина округлолопастной формы, из живых паренхимных клеток с утолщенными одревесневшими оболочками, со слабо выраженной на периферии перимедуллярной зоной.

Однолетний стебель *B. nana* в целом имеет сходное с *B. exilis* строение (рис. 1, б); отличается лишь более густым опушением, отсутствием пельтатных железок, наличием более плотных групп лубяных волокон. Не было обнаружено существенных различий и в анатомическом строении многолетних стеблей обоих видов. Наблюдаются только количественные различия, выражающиеся в степени развития отдельных элементов, в их неодинаковых размерах.

В качестве примера, иллюстрирующего особенности строения многолетнего стебля, приводим описание 12-летней ветки *Betula exilis* (рис. 1, в). Значительной мощности достигает перидерма. Пробка насчитывает до 26 чередующихся прослоек тонкостенных и более толстостенных клеток; хорошо различимы в ней годовичные приросты. За перидермой лежит узкий слой растянутых в тангентальном направлении клеток паренхимной коры, содержащих дубильные вещества и накапливающих крахмал. Луб сохраняет небольшой объем. В периферической части непродвижной флоэмы наряду с облитерацией

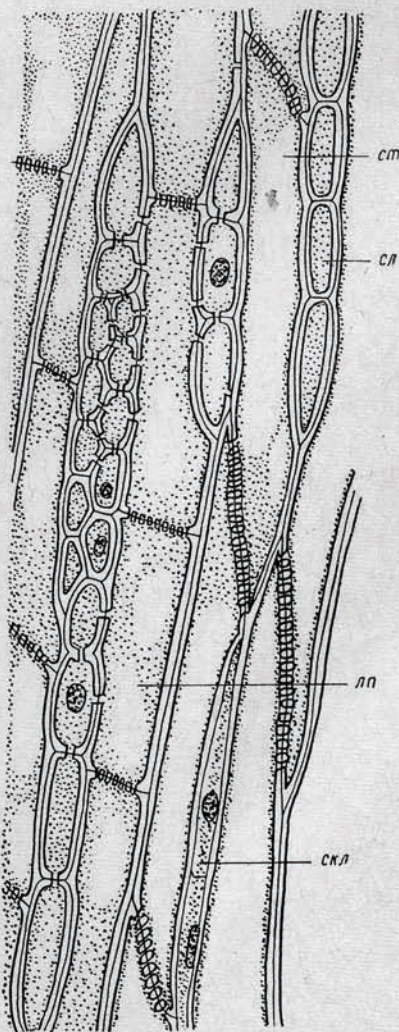


Рис. 2. Тангентальный срез через участок флоэмы 25-летнего побега *B. exilis*.

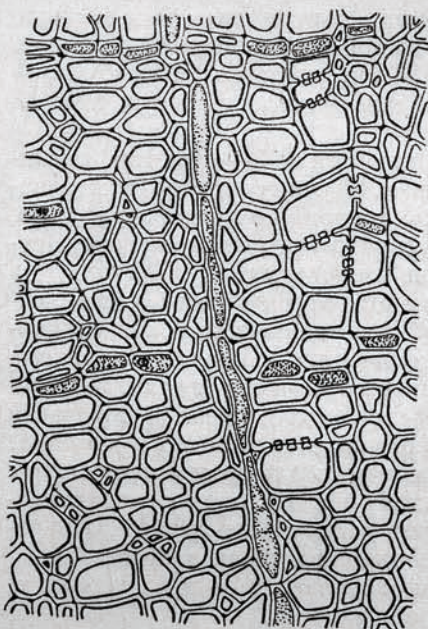
ст — членик ситовидной трубки; сл — сердцевинный луч; лп — лубяная паренхима; skl — сопровождающая клетка.

ситовидных трубок отмечаются процесс дилатации лучей и склерификация отдельных паренхимных элементов (рядом с группами лубяных волокон) с образованием каменистых клеток. Членики ситовидных трубок со сложными ситовидными пластинками. Сопровождающие клетки узкие, вдоль каждого членика они протягиваются в числе 2—3. Лубяная паренхима тяжевая, в тяже 3—4 клетки. Лучи многочисленные, однорядные или двурядные, гомогенные и гетерогенные (рис. 2). Камбиальная зона 3—5-слойная.

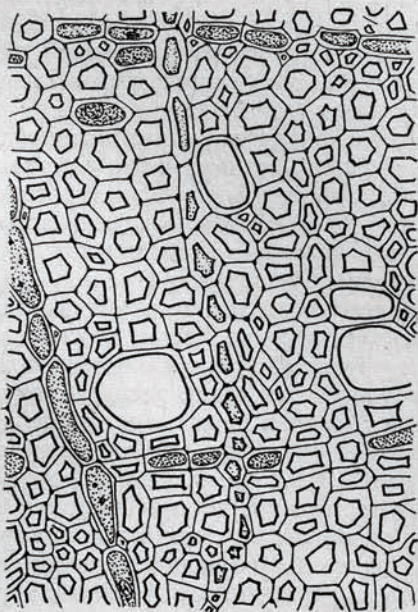
Древесина с довольно четко выраженными годовичными кольцами. Внешняя граница годовичного прироста составлена 1—2-рядной полоской сплюснутых в радиальном направлении клеток, преимущественно древесинной паренхимы (рис. 3, а). Средний годовичный прирост древесины в толщину составляет у *B. exilis* 90 мк и включает от 6 до 12 клеток, у *B. nana* — 100—



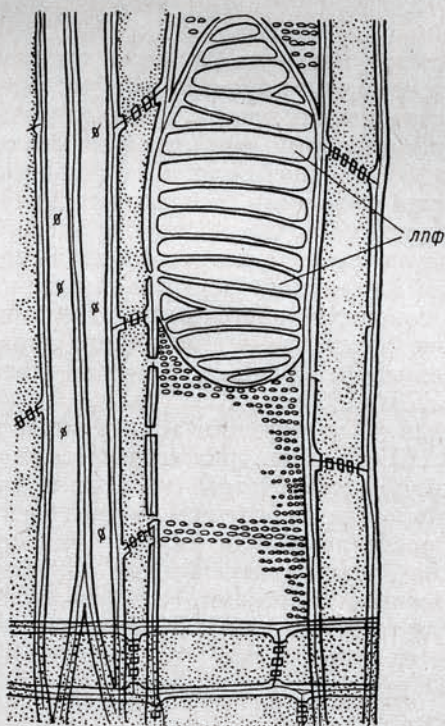
120 мк. Отдельные кольца имеют ширину в 2—3 элемента. Это свидетельствует о слабой камбиальной активности и медленном накоплении органической массы. Древесина рассеянно-сосудистая, переход от ранней дре-



а



б



в

весины к поздней постепенный, сосуды незначительно уменьшаются в диаметре и числе по направлению к внешней границе годичного кольца.

Сосуды преимущественно в группах от 2 до 7. Очертания просветов округлые, овальные или несколько угловатые. Членки средней длины (255 мк) и небольшого диаметра (17 мк); клювики обычно короткие. Перфорации лестничные, из 14—20 перекладин (рис. 3, в). Межсосудистая поровость супротивная и очередная; поры очень мелкие, многочисленные, плотно расположенные. Трахеид сравнительно немного,

Рис. 3. Анатомическое строение древесины 12-летней ветки *Betula exilis*.

а — участок поперечного среза; б — тяжевая древесина; в — радиальный срез древесины; лпф — лестничная перфорация.

на всех стенках они несут хорошо выраженные окаймленные поры; окончания иногда зазубрены, стенки слабо утолщены.

Основная масса древесины представлена волокнистыми элементами. Грегусш (Greguss, 1959) отмечает наличие в древесине *B. pana* волокнис-



тых трахеид со спиральными утолщениями, нами они обнаружены не были. Опыт с погружением в водный раствор эозина веток с распускающимися листьями показал, что большинство механических элементов древесины у *B. nana* и *B. exilis* не участвует в проведении воды. Следовательно, мы вправе называть их волокнами либриформа, хотя иногда можно было видеть в стенках волокнистых элементов слабо выраженное окаймление. Волокна либриформа со средней длиной 450 мк, диаметром 13 мк, тонкостенные (2.2 мк), с простыми щелевидными или крестовидными порами на радиальных стенках.

Древесинная паренхима тяжелая, в каждом тяже 3—4 клетки, терминальная, диффузная, реже метатрахеальная. Лучи умеренно многочисленны, гомогенные или слабо гетерогенные, однорядные, реже двурядные, высотой до 30 клеток. На поперечных срезах все лучи уже диаметров сосудов, при встрече с ними почти или вовсе не изгибаются.

Древесина эксцентрическая. У лежащих веток в месте изгиба наблюдается образование креновой и тяжелой древесины (рис. 3, б). Искривленное положение веток способствует увеличению содержания лигнина в клеточных оболочках элементов древесины в той части ствола, которая подвергается сжатию, здесь образуется креновая древесина. В той части побега, которая испытывает растяжение, формируется тяжелая древесина, характеризующаяся увеличенным содержанием целлюлозы и пектиновых веществ в клеточных стенках, легко набухающих. Волокна с желатинозными слоями вторичной оболочки образуют компактные группы. Древесина растяжения отличается наличием небольшого числа сосудов.

Сердцевина образована паренхимными, запасующими крахмал клетками, с утолщенными одревесневшими оболочками.

### Лист

Листовая пластинка *B. exilis* (спиртовой материал) имеет в среднем толщину, равную 150 мк. У *B. nana* она немного толще (180 мк), что связано не с увеличением числа слоев ее составляющих клеток, а с более крупными размерами их. Четко выражен бифациальный тип строения листа (рис. 4). Эпидермис, составляющий около 18% от общей толщины пластинки, у *B. exilis* с редкими, а у *B. nana* с хорошо развитыми пельтатными железистыми волосками на обеих сторонах листа. Плотны сомкнутые эпидермальные клетки с утолщенной (особенно на морфологически верхней стороне) внешней стенкой, покрытой гладкой кутикулой. Верхний эпидермис с гладкими, нижний с извилистыми боковыми клеточными стенками. Устьица приурочены к нижней стороне листа, ранункулоидного типа; замыкающие клетки их значительно меньше покровных. Среднее число устьиц на 1 мм<sup>2</sup> поверхности у *B. exilis* 170, у *B. nana* 150.

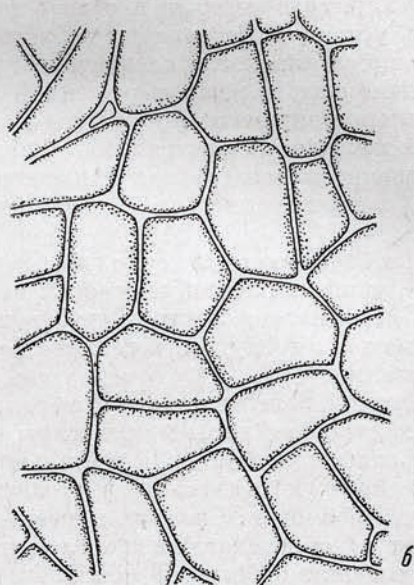
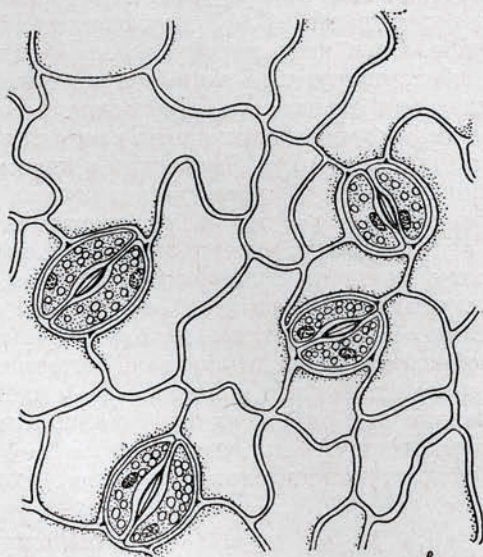
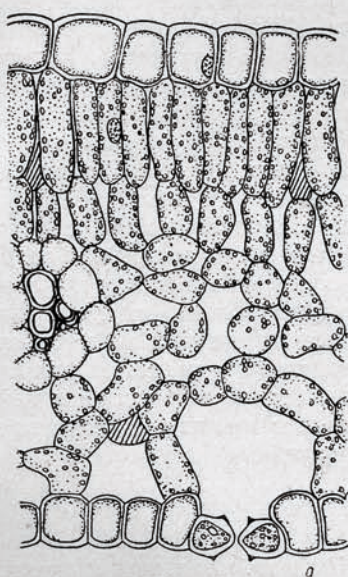
Ассимиляционная ткань 7—8-слойная. Под верхним эпидермисом в 2 ряда расположен столбчатый мезофилл. Узкие цилиндрические клетки наружного слоя плотно сомкнуты, второй ряд столбчатого мезофилла состоит из клеток более коротких, округлой формы. Губчатый мезофилл очень рыхлый, с крупными межклетниками, особенно вблизи нижнего эпидермиса, здесь же против устьиц находятся большие дыхательные полости. Губчатая паренхима представлена лопастными клетками, у *B. exilis* они более или менее одинаковых размеров, в то время как у *B. nana* наряду с крупными встречаются относительно мелкие клетки.

### Изменение строения листа *Betula nana* в зависимости от места произрастания

Место произрастания	Толщина пластинки (в мк)	Число устьиц на 1 мм <sup>2</sup>	Протяженность жилок (в мм) на 1 см <sup>2</sup>
Хибины . . . . .	160	168	755
Полярный Урал . . . . .	180	153	620
Москва (Ботанический сад МГУ)	200	101	720



Протяженность жилок на 1 см<sup>2</sup> площади составляет 550—750 мм. Самые мелкие жилки имеют слепые окончания или смыкаются друг с другом. Средняя жилка рельефно выделяется с нижней стороны листа и, подобно



боковым жилкам, построена по типу коллатерального закрытого пучка со склеренхимным футляром и содержащей дубильные вещества паренхимной обкладкой на периферии. Сосудистые пучки в листе *B. exilis* мельче, с менее развитой склеренхимой, чем у *B. papa*, но число их больше.

Сравнительно-анатомическое изучение листьев *B. papa* из разных мест произрастания (см. таблицу) показало, что структура их

Рис. 4. Анатомическое строение взрослого листа *Betula exilis*.

*a* — поперечный разрез; *б* — верхний эпидермис; *в* — нижний эпидермис с устьицами.

остается без существенных изменений. Отмечается лишь незначительное усиление признаков мезоморфного строения у экземпляров, перенесенных из природных условий (Хибины) с суровым климатическим режимом в более мягкие условия культуры (Москва). Это выражается в относительно небольшом увеличении толщины листовой пластинки, ее крупноклетности, уменьшении плотности столбчатого мезофилла, числа устьиц и протяженности жилок.

### Корень

В тонких корнях при первичном строении выделяется широкая рыхлая кора с однослойной экзодермой. Эпиблема с корневыми волосками отчетливо выражена лишь у проростков. Развитие эндодермы останавливается на первой стадии, ее клетки, несколько вытянутые в тангентальном



направлении, несут на радиальных и поперечных стенках пояска Каспари. Перикл однослойный, тонкостенный. Первичная ксилема обычно диархная, реже три-, тетраархная.

Многолетний корень (рис. 1, 2), как и надземный побег, покрыт толстой перидермой. Слой крупноклеточной паренхимной коры шире, чем в стебле. Зона деятельной флоэмы очень узкая. Механические элементы в лубе отсутствуют. Лубяные лучи гомогенные, одно-двурядные. Камбиальная зона отчетливая. Древесина рассеянно-сосудистая, со слабо выраженными годичными кольцами, средняя ширина которых (80 мк у *B. exilis*) меньше, чем в стебле. Древесина в целом более пориста по сравнению со стеблем. Сосуды в своем расположении не образуют никакого рисунка, преимущественно одиночные; очертания просветов округлые, перфорации лестничные. Трахеид мало. Волокнистые элементы в коре присутствуют в меньшем количестве, чем в стебле. Волокна с относительно слабо утолщенными стенками. Древесинная паренхима обильная, тяжелая (в тяже 2—3 клетки), метатрахеальная, терминальная, скудно-вазичентрическая, реже диффузная. Метатрахеальная паренхима на поперечных срезах имеет вид коротких (5—6 клеток) цепочек, расположенных параллельно границе годичного кольца или под некоторым углом к ней. Лучи многочисленные, разделенные 1—3 трахеальными или волокнистыми элементами, относительно широкие, одно-, двурядные, гомогенные.

### Выводы

В строении вегетативных органов *Betula exilis* и *B. nana*, как и других деревянистых тундровых психрофитов, наряду с чертами в общем мезоморфной структуры (небольшая частота устьиц и протяженность жилок, слабое развитие механической ткани) прослеживаются следующие признаки ксероморфной организации: наличие слоя хорошо выраженной кутикулы, толстостенного эпидермиса, сильное опушение проростков и молодых побегов, присутствие пельтатных железок на листьях обоих видов берез и побегов у *Betula exilis*, образование плотного слоя палисадного мезофилла, многослойной перидермы, развитие листьев с небольшой транспирационной поверхностью.

В то же время в структуре карликовых берез имеются черты гигроморфной организации: развитие крупных воздушных полостей и межклетников в осевых органах, рыхлого губчатого мезофилла в листьях, что можно поставить в связь с бедностью тундровых почв воздухом, а также с большими и резкими температурными скачками.

Бедность минерального субстрата, близкое залегание вечной мерзлоты нашли свое отражение в особенностях строения коры и древесины как надземного побега, так и корня. Весьма слабая камбиальная деятельность обуславливает крайне малый прирост коры и древесины в толщину. Все гистологические элементы небольших размеров. Сильная паренхиматизация и одновременно слабое развитие в коре механических элементов способствуют легкому полеганию и окоренению побегов. В местах изгиба дифференцируется реактивная древесина.

### ЛИТЕРАТУРА

- Вихирева-Василькова В. В. (1966). Морфолого-анатомические особенности растений арктической тундры Якутии. Растительность Крайнего Севера СССР и ее освоение, 8. — Поплавская Г. И. (1935). Очерки по экологии растений. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., бот., 64, 2. — Поплавская Г. И., С. И. Петрова, Е. П. Яшумова. (1939). Материалы по изучению экологии арктических растений. Тр. Ленингр. общ. естествоисп., бот., 67, 3. — Поплавская Г. И. (1848). Экология растений. — Greguss P. (1959). Holzanatomie der Europäischen Laubbölzer und Sträucher.