

УДК 581.824

АНАТОМИЯ КОРЫ ВИДОВ РОДА *LONICERA* L.

Л.И.Лотова, М.В.Нилова

Работа служит продолжением начатых нами исследований строения коры жимолостных (сем. *Caprifoliaceae* s.l.) в целях выяснения возможности использования ее анатомических признаков для разработки оптимального варианта системы этой группы растений. Результаты изучения коры видов *Sambucus* и *Viburnum* (Нилова, 1996; Лотова, Нилова, 1997) подтвердили перспективность этих исследований, показавших нецелесообразность объединения каждого из этих родов в таксоны надродовых рангов. Предстояло выяснить их взаимоотношения с третьим, самым крупным родом *Caprifoliaceae* s.l. — родом *Lonicera* L., который включает более 200 видов, не считая разновидностей и форм.

Жимолости распространены по всему северному полушарию, главным образом, в областях с умеренным и субтропическим (редко тропическим) климатом. Все представители рода — кустарники, от низких или распростертых до крупных (высотой до 5 м), вьющиеся или прямостоячие; некоторые виды имеют древовидную форму (*L. nummulariifolia*, *L. maackii*); чаще листопадные, иногда вечнозеленые или полувечнозеленые (Рябова, 1980). Более 100 видов культивируют как декоративные растения (Schneider, 1912; Rehder, 1949; Krüssmann, 1962; Деревья и кустарники СССР, 1962; Зайцев, 1962, 1965; Булыгин, 1991); жимолости — хорошие медоносы, плоды некоторых видов съедобны (Вульф, Малеева, 1969; Рябова, 1980).

Приведенные в литературе (Мерклин, 1857; Vesque, 1875; Moeller, 1882; Douliot, 1889; Linsbauer, 1896; Solereder, 1899; Mayberry, 1935; Раздорский, 1949; Metcalfe, Chalk, 1950; Fahn, 1967; Эзау, 1980; Крамер, Козловский, 1983) морфолого-анатомические особенности жимолости, в том числе строение ее стеблей, фрагментарны и не дают полного представления о микроструктуре коры разных видов этого рода.

Нами исследованы 39 видов, из двух подродов (таблица). Материал для исследования был собран в Главном ботаническом саду РАН (ГБС), ботаническом саду Московского государственного университета им. М.В.Ломоносова (МГУ), Никитском ботаническом саду (НБС), дендрологическом саду Архангельского института леса и лесохимии (АИЛиЛх), дендрарии "Белые ночи" (Сочи). Основу принятого нами внутривидового подразделения составляет схема, предложенная Rehder (1903), с некоторыми изменениями, внесенными в нее дру-

гими авторами (Пояркова, 1958; Зайцев, 1962; Рябова, 1980).

Строение однолетних и многолетних стеблей у всех исследованных видов довольно сходно. Однолетние стебли в поперечном сечении округлые (рис. 1, А) или ребристые, у большинства видов в разной степени опушенные. Чаще встречаются простые, одноклеточные, цилиндрические, заостренные волоски длиной от 0,06 (*L.iberica*) до 2,55 мм (*L.turczaninowii*), при этом у одного и того же вида могут быть как мелкие, так и крупные волоски. Некоторые виды наряду с простыми одноклеточными имеют и головчатые волоски, состоящие из 2—4-клеточной ножки и головки (*L.caerulea*, *L.edulis*, *L.involucrata*, *L.kamishatica*, *L.ledebourii*, *L.pileata*,

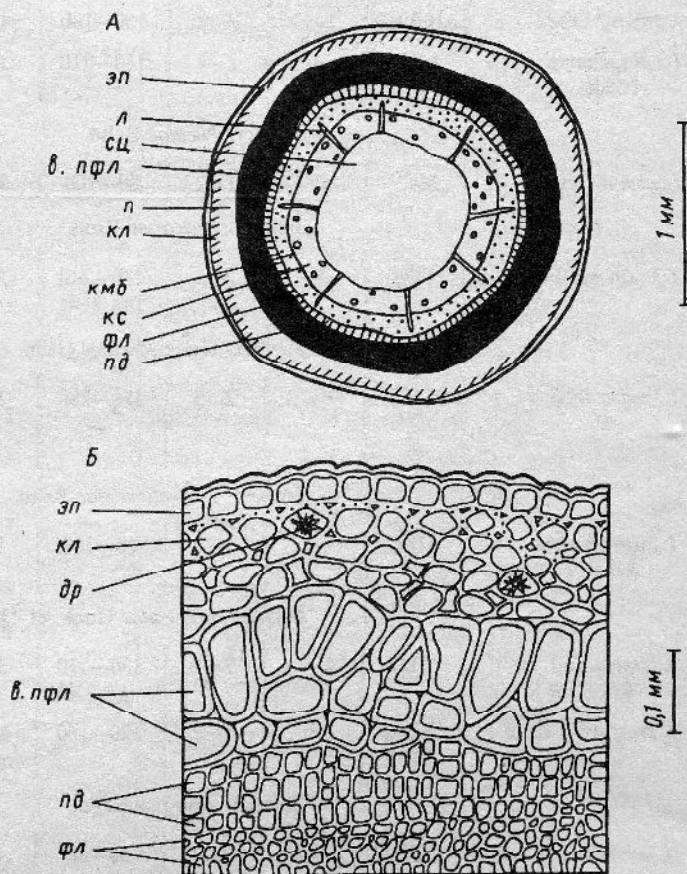


Рис. 1. Строение однолетних стеблей видов рода *Lonicera*. А — схема строения поперечного среза, Б — первичная кора и наружная часть центрального цилиндра *L. xylostem*. Обозначения: в.пфл — волокна протофлоэмы, др — друзы оксалата кальция, кл — колленхима, кмб — камбий, кс — ксилема, л — луч, п — паренхима, пд — перидерма, сц — сердцевина, фл — флоэма, эп — эпидерма

Некоторые особенности строения коры видов рода *Lonicera* L.

Вид	Место сбора материала	Однолетний стебель					Многолетний стебель				
		перв. кора разруш. в 1 год	кольцо протофлоэмных волокон		первая перидерма		тяжи вторичных волокон			строение перидермы	
			число слоев	толщина, мкм	число слоев пробки	наличие таннинов	очертания на поперечных срезах	число слоев	толщина, мкм	число слоев пробки	наличие таннинов
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12

Subgen. I. *Lonicera*Sect. *Lonicera*Subsect. *Caeruleae* Rehd.

<i>L. altaica</i> Pall.	ГБС	—+	2(1)	120—190	3	—+	прямоугол.	2—3	50—65	4—6	—
<i>L. baltica</i> Pojark.	ГБС	—	2—3	200—250	2—3	—	- " -	3—7	55—140	4—5	—
<i>L. caerulea</i> L.	ГБС	—	4—5	110—210	4—8	+	- " -	5—7	80—150	4—7	+
<i>L. edulis</i> Turcz. ex Freyn	ГБС, ТСХА	—	2—4	100—230	2—5	+	- " -	2—4	35—70	3—6	+
<i>L. iliensis</i> Pojark.	МГУ	—	1—3	60—100	2—4	—	- " -	3—7	80—150	2—5	—
<i>L. kamtschatica</i> (Sevast.) Pojark.	ГБС	—	2—4 (5)	130—240 (до 350)	4—5	+	- " -	2—4	35—70	4—7	+
<i>L. pallasi</i> Lebed.	АИЛиЛх	—+	2—3	150—180	4—5	+	- " -	5—8	120—190	3—6	+
<i>L. turczaninowii</i> Pojark.	МГУ	—	2—4	180—210	3—5	—	- " -	5—7	120—190	3—6	—

Subsect. *Pileatae* Rehd.

<i>L. pileata</i> Oliv.	МГУ	—	1—2	80—100	5—6	—	квадратные	1—3	40—60	5—6	—
-------------------------	-----	---	-----	--------	-----	---	------------	-----	-------	-----	---

Subsect. *Vesicariae* Kom.

<i>L. ferdinandi</i> Franch.	ГБС	—	2—3	130—210 (до 310)	2—4	—	прямоугол.	4—6	70—105	3—5	—
------------------------------	-----	---	-----	------------------	-----	---	------------	-----	--------	-----	---

Subsect. *Chlamydocapri* (Jaub. et Spach) Rehd.

<i>L. iberica</i> Bieb.	ГБС	—	2—5	170—280	2—3	—	вытянуты в радиал. напр.	4—7	80—120	3—5	—
-------------------------	-----	---	-----	---------	-----	---	--------------------------	-----	--------	-----	---

Subsect. *Fragrantissimae* Rehd.

<i>L. fragrantissima</i> Lindl. et Paxt.	НБС	—	2(3)	65—160	3—4	—	квадратные	2—3	60—90	3—4	—
------------------------------------------	-----	---	------	--------	-----	---	------------	-----	-------	-----	---

Subsect. *Bracteatae* Hook. et Thoms.

<i>L. hispida</i> Pall. ex Roem. et Schult.	ГБС	—	3—5	130—210 (до 320)	3—4		нет многолетних стеблей				
<i>L. praeflorens</i> Batal.	ГБС, МГУ	+	1—2	120—160	4—10 (до 14)	—	прямоугол.	1—3	40—75	10—12	—

Subsect. *Distegiae* Rehd.

<i>L. involucrata</i> Banks. ex Spreng.	МГУ, ГБС, АИЛиЛх	—	1(2)	50—80	2—3	—	прямоугол.	1—2	35—55	2—4	—
<i>L. ledebourii</i> Eschsch.	ГБС	—	1(2)	40—60	2—3	—	- " -	1—3	40—60	2—5	—

Subsect. *Alpigenae* Rehd.

<i>L. alpigena</i> L.	ГБС, АИЛиЛх	—	2(1)	120—150	2—3	—	прямоугол.	2—4	45—105	7—12	—
-----------------------	-------------	---	------	---------	-----	---	------------	-----	--------	------	---

Продолжение таблицы

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>L.glehnii</i> Fr. Schmidt	ТСХА	—	1—2	120—150	1—3	—	- " -	2—3	40—60	6—12	—
Subsect. <i>Rhodanthae</i> Maxim.											
<i>L.caucasica</i> Pall.	ГБС	—	1—2	70—180	4—5	—	квадр. или прямоугол.	2—4	50—90	5—10	—
<i>L.chamissoi</i> Bunge	МГУ	—	2	90—110	2—3	—	вытянуты в радиал. напр.	7—11	160—215	2—3	—
<i>L.discolor</i> Lindl.	ГБС	+	1—2	70—90	4—6	—	прямоугол.	1—3	30—60	5—6	—
<i>L.maximowiczii</i> (Rupr.) Reg.	ГБС, АИЛиЛх	—+	1—2	70—130	3—4	—	- " -	3—7	70—200	5—6	—
<i>L.nigra</i> L.	ГБС, АИЛиЛх	+	1—2	40—70	5—6	—	- " -	2—3	55—65	3—5	—
<i>L.orientalis</i> Lam.	ГБС	—+	1—2	70—105	3—4	—	- " -	2—3	60—100	4—5	—
Subsect. <i>Adenostegiae</i>											
<i>L.toimatchevii</i> Pojark.	МГУ	—+	1(2)	70—90	4—6	—	квадр. или прямоугол.	3—4	75—85	9—12	—
Sect. <i>Coeloxylosteum</i> Rehd.											
Subsect. <i>Tataricae</i> Rehd.											
<i>L.korolkowii</i> Stapf	ГБС, МГУ	+	1—2	80—140	2—3	—	квадратные	2—3	35—55	2—3	—
<i>L.sovetskinae</i> V.Tkatschenko	МГУ	+	1—2	50—90	3—4	—	прямоугол.	2—3	45—60	4—6	—
<i>L.tatarica</i> L.	ТСХА, АИЛиЛх	+	1—3	50—60	2—4	—	квадр. или прямоугол.	2—3	50—80	2—3	—
Subsect. <i>Ochranthae</i> Rehd.											
<i>L.chrysantha</i> Turcz.	ГБС, МГУ	+	2—3 (до 5—6)	150—250 (до 530)	2—3	—	квадр. или прямоугол.	2—7	60—160	3—5	—
<i>L.demissa</i> Rehd.	ГБС, МГУ	+	2—3	90—120	2	—	квадратные	1—4	30—85	2—4	—
<i>L.koehneana</i> Rehd.	МГУ	—+	1—2	70—180	2—5	—	прямоугол.	1—2	30—50	2—3	—
<i>L.maackii</i> Rupr.	ГБС, Сочи	+	1—2	50—100	2—3	—	квадр. или прямоугол.	2—4	50—85	4—6	—+
<i>L.nummularifolia</i> Jaub. et Spach	МГУ	+	2—3	140—170	3—5	—	прямоугол.	4—6	90—120	4—5	—
<i>L.ruprechtiana</i> Reg.	ГБС	—	1—2	70—110	2—3	—	квадратные	3—4	60—75	5—6	+
<i>L.xylosteum</i> L.	ТСХА, АИЛиЛх	—	2—3	100—120	2—4	—	- " -	4—6	100—150	3—5	—
Subgen. <i>Perichyllum</i> Rehd.											
Sect. <i>Eucaprifolium</i> (Spach) Pojark.											
<i>L.caprifolium</i> L.	ГБС, МГУ, ТСХА	—	1—2	80—130	2—5	—	нет многолетних стеблей				
<i>L.perichyllum</i> L.	ГБС	—	2	160—190	2—3	—	квадр. или прямоугол.	3—5	70—140	2—3	—
Sect. <i>Cypheolae</i> (Raf.) Rehd.											
<i>L.dioica</i> L.	МГУ	—	2—3	130—210	2—3	—	прямоугол.	3—7	100—210	4—6	—
<i>L.prolifera</i> Rehd.	ГБС	—	1—2	110—180	1—2	—	нет	—	—	1—2	—

L.turczaninowii). Эпидермальные клетки плотно сомкнуты, размеры их у разных видов довольно сильно варьируют, обычно эпидерма покрыта толстым, гладким слоем кутикулы, иногда (*L.edulis*, *L.fragrantissima*, *L.turczaninowii*) ее клетки заполнены таннинами.

Молодые стебли некоторых видов имеют мелкие чечевички. Феллоген чечевичек закладывается в паренхиме первичной коры в виде вогнутой линзы. В зрелых и старых стеблях чечевичек нет, так как образуется кольцевая корка и наружные слои стебля отслаиваются и опадают.

Под эпидермой расположена узкая первичная кора (рис. 1, Б), состоящая из 1—3 слоев уголково-колленхимы, стенки клеток которой обычно слабо утолщены, и 2—4 (редко больше) слоев рыхлой паренхимы, некоторые ее клетки содержат друзы оксалата кальция. Первичная кора рано деформируется, ее клетки сминаются и часто заполняются таннинами. У *L.chrysantha*, *L.demissa*, *L.discolor*, *L.koehneana*, *L.korolkowii*, *L.maackii*, *L.maximowiczii*, *L.nigra*, *L.nummulariifolia*, *L.orientalis*, *L.praeflorens*, *L.sovetskinae*, *L.tatarica*, *L.tolmatchevii* уже в первый вегетационный сезон первичная кора полностью разрушается.

Наружная часть первичной флоэмы, соответствующая протофлоэме, представлена очень крупными (в среднем 0,08 мм в диаметре) волокнами, составляющими на поперечных срезах сплошное кольцо. Его толщина и число слоев волокон в этом кольце, а также толщина их стенок варьирует. Очень узкую 1—2-слойную зону протофлоэмных волокон толщиной до 0,1 мм имеют *L.discolor*, *L.involucrata*, *L.ledebourii*, *L.maackii*, *L.nigra*, *L.pileata*, *L.sovetskinae*, *L.tatarica*, *L.tolmatchevii*; наиболее широкую, насчитывающую до 5—6 слоев толщиной 0,32—0,53 мм, — *L.hispida*, *L.kamtshatica* и *L.chrysantha*. У остальных видов кольцо волокон протофлоэмы 2—4-слойное общей толщиной от 0,1 до 0,25 мм. Оболочки волокон довольно толстые (0,01—0,02 мм), исключение составляют *L.baltica*, *L.demissa*, *L.discolor*, *L.pileata*, имеющие волокна с тонкими оболочками.

Вторичная флоэма мелкоклеточная, в однолетних стеблях она состоит из ситовидных трубок с сопровождающими клетками и запасующей паренхимы. Ситовидные пластинки сложные, с 6—10 ситовидными полями, расположены наклонно к продольной оси членика ситовидной трубки. Паренхимные клетки у всех изученных видов содержат капли жира, часто встречаются друзы оксалата кальция.

Лучи однорядные, иногда в середине двурядные, высотой 5—10 клеток, гетероцеллюлярные, состоящие из стоячих и квадратных в очертании клеток.

Уже в первый вегетационный сезон в первичной флоэме, непосредственно под кольцом протофлоэмных волокон развивается первая перидерма. У большинства видов пробка 2—6-слойная; ее клетки в поперечном сечении либо более или менее квадратные, нередко слегка вытянутые в радиальном направлении, либо уплощенные с тонкими, часто извилистыми радиальными стенками. Очень мощная пробка (до 14 слоев клеток) характерна для *L.praeflorens*. У *L.fragrantissima* и *L.glehnii* клетки соседних слоев первой перидермы смещаются одна относительно другой и приобретают ромбические очертания. Клетки пробки обычно пустые, лишь у *L.altaiка*, *L.caerulea*, *L.edulis*, *L.kamtshatica* и *L.pallasii* в первой перидерме внутренние слои клеток пробки заполнены таннинами. Феллодерма обычно 1—2-слойная, состоит из уплощенных клеток. Слои стебля, расположенные снаружы от перидермы, отмирают и слущиваются либо в первый, либо в последующие годы.

Как и в однолетних стеблях, во вторичной флоэме двух-, многолетних стеблей ситовидные трубки имеют сложные ситовидные пластинки, лучи гетероцеллюлярные, тяжевая паренхима содержит капли жира и часто друзы оксалата кальция, однако в отличие от однолетних стеблей во вторичной флоэме многолетних ветвей ежегодно образуются волокна (у *L.prolifera* они отсутствуют). Волокна в поперечном сечении мелкие, с сильно утолщенными стенками, практически не имеют полостей. Наиболее крупные (до 0,04 мм в поперечном сечении) и широкопросветные (диаметр полости до 0,02 мм) волокна свойственны *L.maximowiczii* и *L.nigra*. Волокна собраны в группы разных очертаний, которые на поперечных срезах составляют непрерывные или прерывистые кольца.

По строению стереома изученные виды можно разделить на три группы:

1) с 6—8-слойными тяжами волокон, вытянутых в радиальном направлении (*L.chamissoi*, *L.iberica*) (рис. 2, А);

2) с 1—3-слойными, мелкими, многочисленными тяжами, квадратными в поперечном сечении (*L.demissa*, *L.fragrantissima*, *L.korolkowii*, *L.pileata*, *L.ruprechtiana*, *L.xylosteum*) (рис. 2, Б);

3) с 2—6-слойными, более или менее квадратными, или прямоугольными тяжами, вытянутыми в тангентальном направлении. Эта группа наиболее гетерогенна. У *L.koehneana*, *L.involucrata* и *L.ledebourii* тяжи волокон редкие, узкие, мелкие, прямоугольных очертаний (рис. 2, Г). У других видов они почти сомкнуты, образуя практически непрерывные кольца на поперечном срезе (рис. 2, В).

Под волокнами закладывается вторая и последующие перидермы, их строение сходно со строением первой перидермы. Пробка обычно 3—7-слой-

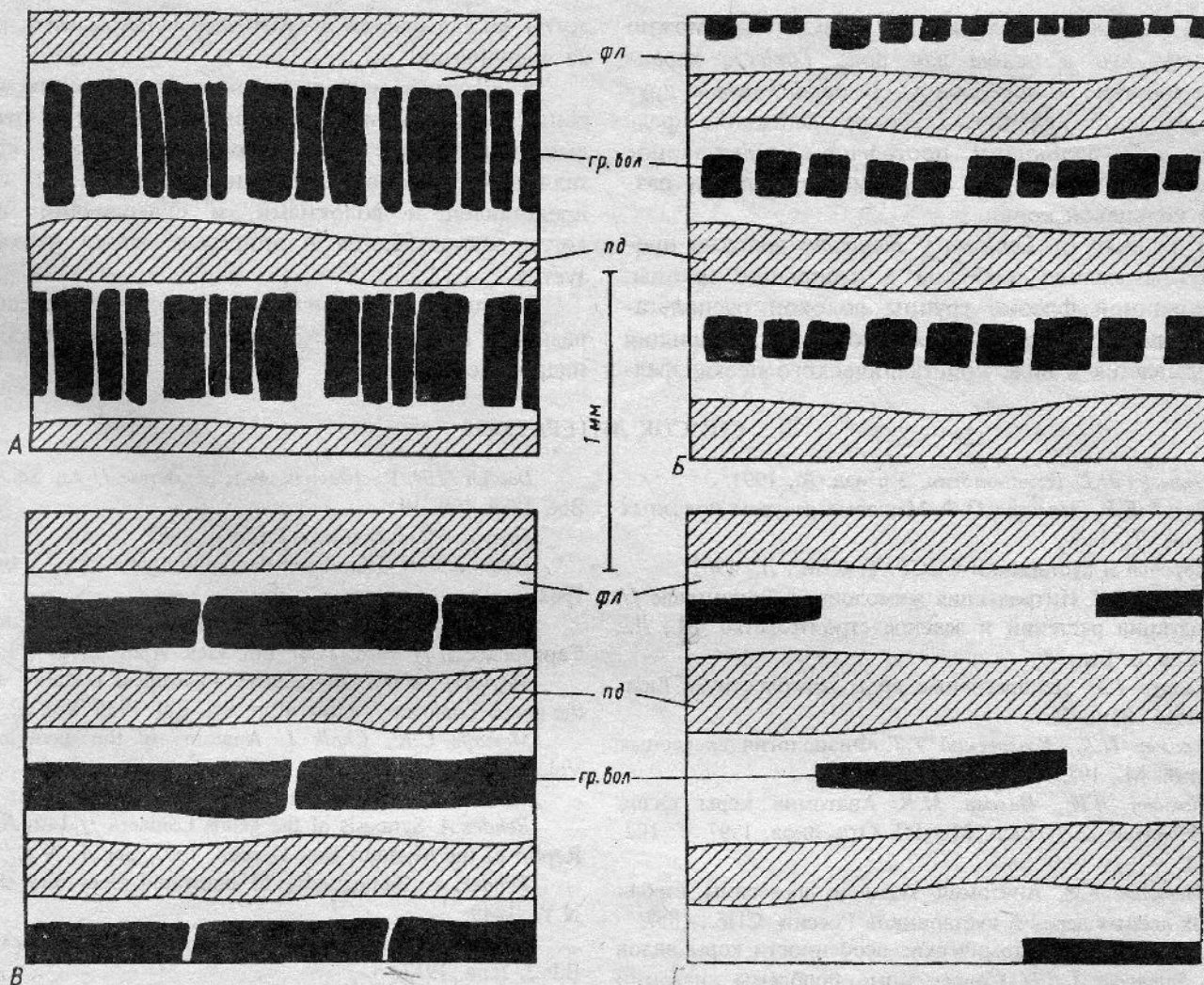


Рис. 2. Типы строения корки. А — *L.chamissoi*, Б — *L.ruprechtiana*, В — *L.ferdinandi*, Г — *L.ledebourii*. Обозначения: гр. вол — группа волокон, пд — перидерма, фл — деформированные участки тонкостенных элементов вторичной флоэмы

ная, у некоторых видов (*L.alpigena*, *L.caucasica*, *L.glehnii*, *L.praeflorens* и *L.tolmatchevii*) — 10–12-слойная. Клетки пробки уплощенные, тонкостенные; у всех видов, кроме *L.caerulea*, *L.edulis*, *L.kamtshatica*, *L.mackii*, *L.pallasii* и *L.ruprechtiana*, они не содержат таннинов.

Таким образом, в двух- и многолетних стеблях формируется кольцевая корка, состоящая из перидерм, чередующихся с участками отмирающей флоэмы, представленной деформированными слоями тонкостенных элементов, часто заполненных таннинами, и волокнами. Наружные слои корки постепенно отслаиваются, разрывы проходят по тонкостенным элементам флоэмы.

Некоторые особенности строения первичной коры, перидерм и стереома вторичной флоэмы приведены в таблице.

Каких-либо существенных различий между представителями разных подродов, секций и под-

секций установить не удалось. Можно отметить только, что представители подсекций *Rhodanthae*, *Distegiae*, *Tataricae* имеют узкие кольца протофлоэмных волокон. Первичная кора в первый год разрушается у всех видов полсекции *Tataricae* и большинства видов подсекций *Rhodanthae* и *Ochranthae*. Только у пяти видов подсекции *Caeruleae* клетки первой перидермы заполнены таннинами, в клетках последующих перидерм таннины обнаружены также у двух видов подсекции *Ochranthae*.

Сопоставление результатов анатомических исследований коры трех наиболее крупных родов *Caprifoliaceae* s.l. (*Lonicera*, *Sambucus* и *Viburnum*) показало наличие между ними как сходства, так и существенных различий.

Сходство проявляется в наличии во флоэме ситовидных трубок со сложными ситовидными пластинками, гетероцеллюлярных лучей, кристаллоносной и запасующей тяжелой паренхимы.

На основании полученных результатов можно отметить, что в целом для рода *Lonicera* характерны наличие кристаллоносной паренхимы с друзами оксалата кальция; глубокое заложение феллогена под волокнами протофлоэмы, регулярное образование волокон во вторичной флоэме и развитее кольцевой корки.

В отличие от *Lonicera* у *Sambucus* волокна протофлоэмы мелкие, собраны в небольшие группы; во вторичной флоэме группы волокон располагаются более или менее диффузно; оксалат кальция откладывается в виде кристаллического песка; фел-

логен закладывается в субэпидермальном слое; корка чешуйчатая.

У *Viburnum* мелкие волокна протофлоэмы собраны в небольшие тяжи; оксалат кальция откладывается в виде друз и ромбоэдрических кристаллов; стереом в многолетних ветвях может быть представлен и волокнами, и склереидами; феллоген закладывается в эпидерме, корка не образуется.

Выявленные различия подтверждают целесообразность отнесения этих родов к разным таксонам надродового ранга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Булыгин Н.Е. Дендрология. 2-е изд. Л., 1991.
 Вульф Е.В., Милеева О.Ф. Мировые ресурсы полезных растений. Л., 1969.
 Деревья и кустарники СССР. Т. 6. М.; Л., 1962.
 Зайцев Г.И. Интродукция жимолости в Ленинграде // Интродукция растений и зеленое строительство. М.; Л., 1962. Сер. 6. Вып. 8.
 Зайцев Г.И. Декоративные виды жимолости // Бюл. ГБС. 1965. Вып. 58.
 Крамер П.Д., Козловский Т.Т. Физиология древесных растений. М., 1983.
 Лотова Л.И., Нилова М.В. Анатомия коры видов рода *Viburnum* L. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102. Вып. 1.
 Мерклин К.Е. Анатомия коры и древесины стебля разных лесных деревьев и кустарников России. СПб., 1857.
 Нилова М.В. Анатомические особенности коры видов рода *Sambucus* L. // Современные проблемы анатомии растений: Тез. докл. междунар. конф. Брест. 1996.
 Пояркова А.И. Семейство жимолостных // Флора СССР. Т. 23. М., 1958.
 Раздорский В.Ф. Анатомия растений. М., 1949.
 Рябова Н.В. Жимолость. М., 1980.
 Эзау К. Анатомия растений. Т. 1. М., 1980.
 Douliot M.H. Recherches sur le periderme // An. Sci. Nat. Bot. 1889. Vol. 10.
 Fahn A. Plant anatomy. London, 1967.
 Krüssmann G. Handbuch der Laubgehölze. Bd. 2. Berlin, 1962.
 Linsbauer L. Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Caprifoliaceen // Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien. 1896. Vol. 45.
 Mayberry M.W. Comparative anatomical research within the genus *Lonicera* // Univ. Kan. Sci. Bul. 1935. Vol. 22, N 2.
 Metcalfe C.R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. Vol. 2. Oxford, 1950.
 Moeller J. Anatomie der Baumrinden. Berlin, 1882.
 Rehder A. Synopsis of the genus *Lonicera* // 14th Annual Report of the Missouri Bot. Garden. 1903. Ser. 1, N 8.
 Rehder A. Bibliography of cultivated trees and shrubs. N.Y., 1949.
 Schneider C.K. Illustrierte Handbuch der Laubholzkunde. Bd. 2. Jena, 1912.
 Solereder H. Systematische anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1899.
 Vesque J. Memoire sur l'anatomie de l'écorce // An. Sci. Nat. Bot. 1875. Ser. 6, t. 2.

Биологический ф-т МГУ

Поступила в редакцию
25.01.97

ANATOMY OF BARK IN *LONICERA* SPECIES

L.I. Lotova, M.V. Nilova

Summary

The stem bark anatomy in 39 species of the genus *Lonicera* was studied. All the species examined were found to be very close to each other in the structure of one-year-old and perennial shoots. The primary bark consists of parenchyma and collenchyma. It becomes deformed at the early stages. The primary phloem is represented by fibers, markedly large in section, forming an entire ring. The secondary phloem in one-year-old shoots consists of sieve tubes with companion cells and storage parenchyma. Sieve plates are compound, with 6–10 sieve areas in each. The secondary phloem in perennial stems also contains fibers, forming diversely shaped groups. At the first vegetation period the first periderm originates directly under the ring of protophloem fibers. The circular rhytidome in perennial stems consists of periderms, alternating with died sites of secondary phloem. The outer cork layers gradually exfoliate.