

УДК 581.821.2 : 674.031.632.122

АНАТОМИЯ КОРЫ *Carpinus betulus* L. И ЕЕ ТАКСОНОМИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ

Л. И. ЛОТОВА

Московский государственный университет

Анатомическое изучение коры, как и древесины, необходимо не только для выяснения структурной организации проводящего аппарата растений, обеспечивающего их жизнедеятельность. Важное значение оно имеет также для уточнения систематики древесных растений, что составляет одну из задач современной дендрологии.

Из лиственных пород в нашей стране большая площадь занимают представители семейства березовых (*Betulaceae*): береза, ольха, лещина. В широколиственных и буковых лесах западных и юго-западных регионов европейской части СССР, в Крыму и на Кавказе встречается граб обыкновенный, или европейский (*Carpinus betulus* L.). Из-за хороших почвозащитных свойств он используется в лесостепном лесоразведении, а также в качестве декоративного растения — в парковом строительстве [1, 3, 5].

Граб обычно относят к семейству *Betulaceae* [1, 4, 8]; по морфологическим особенностям репродуктивных органов граб вместе с *Corylus*, *Ostrya*, *Ostryopsis* некоторые авторы выделяют в самостоятельное семейство лещиновых (*Corylaceae*), оставляя в семействе *Betulaceae sensu stricto* роды *Betula* и *Alnus* [6]. Предлагают также разделить семейство *Betulaceae* на три семейства: *Betulaceae*, *Corylaceae* и *Carpiniaceae* с тремя родами — *Carpinus*, *Ostrya*, *Ostryopsis*; И. А. Корчагина [5] рассматривает *Carpinus* как один из родов подсемейства *Coryloideae*; роды *Betula* и *Alnus* отнесены ею к подсемейству *Betuloideae*.

Проведенные нами [7] исследования показали, что по микроструктуре коры *Corylus* отличается от родов *Betula* и *Alnus*, но не настолько, чтобы можно было подтвердить целесообразность его выделения в самостоятельное семейство. Кора *Carpinus* анатомически мало изучена, в литературе отмечены лишь некоторые ее признаки, не дающие полного представления о строении этого сложного таксономического комплекса [11, 12].

В настоящей работе мы попытались выяснить, какие признаки коры граба могут иметь таксономическое значение.

Приведенное ниже описание составлено по результатам изучения образцов коры однолетних стеблей, многолетних ветвей и стволов граба, собранных в Закарпатье.

Однолетние стебли в очертании округлые. Эпидерма состоит из уплощенных клеток, многие из которых образуют шиловидные волоски длиной 0,1...0,15 мм, не отделенные перегородками от материнских клеток. Феллоген закладывает субэпидермально и к концу вегетационного периода откладывает 5...10 слоев клеток пробки (рис. 1, А, Б) с зеленоватыми оболочками. Клетки внутренних слоев обычно с красновато-бурым содержимым, клетки наружных слоев пустые, прозрачные.

Первичная кора состоит из колленхимы и паренхимы. Колленхима 3—4-слойная, в очень тонких стеблях она уголкообразная, в более толстых — уголково-пластинчатая или пластинчатая со слегка закругленными углами клеток.

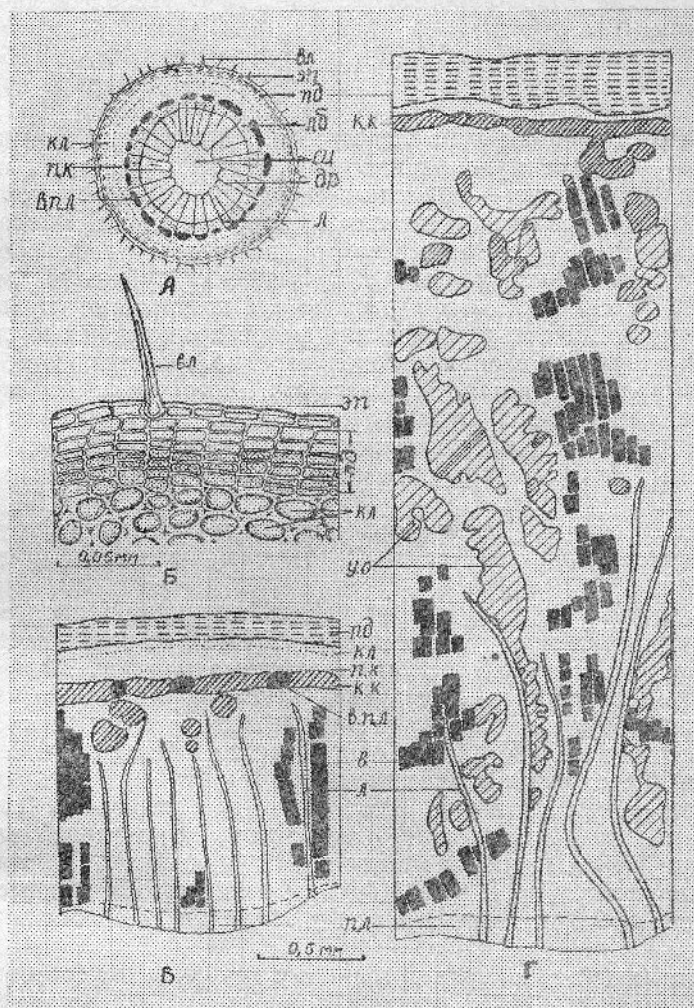


Рис. 1. Строение коры граба на поперечных срезах.

А — схема строения однолетнего стебля; Б — наружная часть однолетнего стебля; В — схема строения коры многолетней ветки; Г — схема строения стволной коры. Обозначения: в — волокна вторичного луба; вл — волоски; в.п.л — волокна гервичного луба; др — древесина; к.к — каменистые клетки; кл — колленхима; л — лучи; лд — луб; пд — перидерма; п.к — первичная кора; п.л — проводящий луб; пк — сердцевина; у.о — участки с одревесневшими, облитерированными и склерифицированными клетками; эп — эпидерма.

Паренхима также 3—4-слойная, состоящая из клеток более крупных, чем клетки колленхимы, и имеющих утолщенные оболочки.

К внутреннему слою паренхимы примыкают волокна первичного луба. Они собраны по 20—30 в группы, которых на поперечных срезах может быть до 25. В поперечном сечении волокна округло-многоугольные с точечными полостями. Оболочки волокон толстые, бловатые, блестящие. Интенсивность флороглюциновой реакции свидетельствует об их сильном одревеснении. Паренхимные клетки, расположенные в промежутках между волокнами, рано склерифицируются, превращаясь в каменистые клетки, с ними обычно ассоциированы клетки с кристаллами щавелевокислого кальция.

Вторичный луб в однолетних стеблях узкий, мелкоклеточный, не обнаруживающий какой-либо закономерности в расположении слагающих его элементов.

В стеблях толщиной 2,5...3 мм во вторичном лубе образуются редкие группы волокон, имеющие таблитчатые очертания поперечных сечений.

Внутренняя граница луба извилистая. В вогнутых местах камбий образует наружу преимущественно проводящие элементы и паренхимные клетки, в выпуклых — волокна и небольшое число клеток мягкого луба. В многолетних ветках, имеющих кору толщиной более 1,5 мм, луб оказывается разделенным на радиальные участки, состоящие только из тонкостенных клеток, и участки с лубяными волокнами (рис. 1, В). Волокна собраны в рыхлые или компактные группы, имеющие на поперечных срезах более или менее прямоугольные очертания, наиболее крупные скопления волокон нередко ориентированы радиально. Группы волокон разделены участками, состоящими из ситовидных трубок и мелкоклеточной лубяной паренхимы. С возрастом волокна появляются и в зонах, сложенных тонкостенными клетками, в их наружных слоях склерифицируются отдельные группы паренхимных клеток (рис. 1, В).

В стволах, как и в ветвях, луб состоит из ситовидных трубок с сопровождающими клетками, тяжелой, лучевой паренхимы, волокон и склерееид.

Проводящая зона луба неравномерной толщины: наиболее широкая она в местах, прилегающих к вогнутому внутрь ствола участкам камбия. Производные этого камбия, отложенные наружу, дифференцируются главным образом в ситовидные элементы и лубяную паренхиму, а отложенные внутрь — в многочисленные сосуды древесины [9]. Поэтому в древесине и в лубе радиальные участки, богатые проводящими элементами, чередуются с участками, в которых преобладают древесинные или лубяные волокна. Однако из-за дилатации паренхимы, смещения клеток, происходящих с возрастом, их частичной или полной облитерации четкие границы между этими участками в старом лубе провести не удается (рис. 1, Г). Группы волокон, сближенные во внутренней части луба, к его периферии нередко всеоразно расходятся.

В проводящей зоне луба ситовидные трубки в поперечном сечении угловатые (рис. 2, А). Их членики длиной 0,3...0,5 мм имеют сложные, обычно радиально ориентированные ситовидные пластинки с 8...23 ситовидными полями, чаще всего их 10...12 (рис. 2, Г). На продольных стенках некоторых ситовидных трубок хорошо развиты боковые ситовидные поля. Сопровождающие клетки заметны только на поперечных срезах.

На второй год многие ситовидные трубки сильно деформируются, оболочки их сдавливаются, в лубе появляются участки рогового луба.

Тяжелая паренхима, окружающая проводящие элементы, состоит из удлиненных клеток с узелковыми утолщениями оболочек между порами. Функционально паренхима может быть запасующей и кристаллоносной. Последняя представлена довольно крупными короткими клетками с утолщенными и слегка одревесневшими пористыми оболочками. В продольном тяже кристаллоносные клетки могут чередоваться с более длинными клетками без кристаллов (рис. 1, Г).

Кристаллы обычно многогранные с размерами граней от 16 до 36 мкм. Как и в молодых стеблях, кристаллоносные клетки ассоциированы с элементами твердого луба — волокнами и склерееидами.

Волокна длиной 0,7...1,5 мм, острые или на концах зазубренные, с толстыми гладкими одревесневшими оболочками. Как и в ветвях,

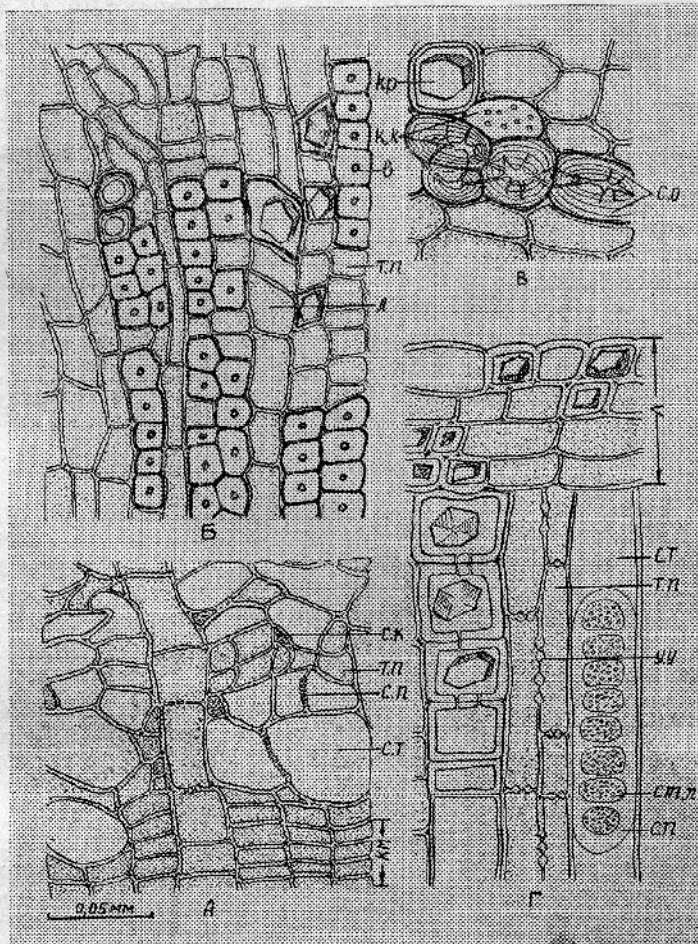


Рис. 2. Гистологические особенности луба граба.

А—В — поперечные срезы вторичного луба в области: А — проводящей зоны; Б — внутренней части непроводящей зоны; В — наружной части непроводящей зоны; Г — строение луба на радиальном срезе. Обозначения: а — полочка; к.к. — каменные клетки; к.р. — камбиальная зона; кр — кристалл щавелевокислого кальция; л — лучи; с.к. — сопровождающая клетка; с.о. — слоистая оболочка; с.п. — ситовидные пластинки; с.т. — ситовидные трубки; с.т.п. — ситовидное поле; т.п. — тяжёвая паренхима; у.у. — узелковые утолщения оболочки.

волокна расположены группами прямоугольных очертаний и радиальной ориентации (рис. 1, Г, 2, Б).

Лучи четко выражены только во внутренней зоне луба. Они строго радиальные или слегка извилистые, 1—5-рядные, чаще всего 18—25-слойные (0,3...0,5 мм). Веретеновидные, 4—5-рядные лучи нередко соединяются концами, составляя очень многослойные лучи неравномерной ширины. Число лучей на 1 мм² тангентального среза варьирует от 60 до 90. В тангентальном сечении клетки лучей округлые, в поперечном и радиальном — удлиненные. Многие клетки имеют кристаллы с размерами граней 10...20 мкм. Оболочки кристаллоносных клеток обычно утолщены (рис. 2, Г)

Возрастные изменения коры сопровождаются процессами дилатации, облитерации и склерификации. Дилатируют только клетки тяжёвой па-

ренхимы. Такой тип дилатации называют диффузной [10]. Облитерации подвергаются преимущественно ситовидные трубки, расположенные в участках, разделяющих скопления волокон. Оболочки паренхимных клеток частично или полностью одревесневают, некоторые клеточки склерифицируются. Диффузно-очаговая склерификация начинается уже во внутренних слоях луба, к периферии она усиливается. В наружной части коры нередко образуются сплошные или прерывистые тангентальные тяжи каменных клеток. В отличие от волокон они имеют многослойные оболочки, пересеченные поровыми каналами. Склерифицируются клетки не только тяжевой, но и лучевой паренхимы.

Крупночешуйчатая корка формируется лишь на очень старых стволах. При наличии 2...3 внутренних перидерм на стволах сохраняется также очень мощная (до 60 слоев) первая наружная перидерма. Внутренние перидермы, разделяющие чешуи корки, включают 10...20 слоев красновато-бурых клеток пробки. Красновато-бурым содержимым заполнены также клетки отмершего луба. Чешуи корки сильно паренхиматизированы, из структурных элементов в них хорошо различимы волокна и кристаллоносные клетки.

Анатомическое сходство коры граба с корой других представителей семейства *Betulaceae sensu amplo* состоит в субэпидермальном заложении феллогена, образующего первую перидерму, позднем формировании корки, наличии сложных ситовидных пластинок и боковых ситовидных полей в стенках проводящих элементов, склерификации клеток тяжевой паренхимы, диффузной дилатации, многогранной форме кристаллов щавелевокислого кальция [7].

К особенностям коры граба, отличающим его от других родов березовых, можно отнести развитие 4—5-рядных, а не только 1—2-рядных лубяных лучей, наличие в них кристаллоносных клеток и отсутствие друз, обычных для ольхи и лещины.

Наибольшее сходство кора граба обнаруживает с корой лещины, луб которой также имеет волокна, неравномерно распределенные по поперечному срезу: в одних местах разновеликие группы волокон составляют короткие тангентальные тяжи, в других местах волокон нет или они расположены поодиночке. У березы и ольхи волокна отсутствуют, во вторичном лубе с возрастом возникают каменные клетки.

Таким образом, из всех рассмотренных признаков только особенности твердого луба имеют таксономическое значение, подтверждая целесообразность объединения родов *Corylus* и *Carpinus* в один таксон, конкретный ранг которого (подсемейство или семейство) зависит от других морфолого-биологических особенностей его представителей. Наличие в лубе лещины и граба волокон несомненно свидетельствует об их эволюционной продвинутости [2] по сравнению с березой и ольхой. Это согласуется и с точкой зрения Н. И. Кузнецова [6], полагавшего, что лещиновые (*Corylaceae*) филогенетически связаны с березовыми, но по строению репродуктивных органов стоят на более высокой ступени эволюционного развития.

ЛИТЕРАТУРА

- [1]. Деревья и кустарники СССР. Т. 2.— М.— Л.: АН СССР, 1951. [2]. Имс А. Морфология цветковых растений.— М.: Мир, 1964. [3]. Качалов А. А. Деревья и кустарники.— М.: Лесн. пром.-сть, 1970. [4]. Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А. Ботаника. Систематика растений.— М.: Просвещение, 1975. [5]. Корчагина И. А. Семейство березовые (*Betulaceae*).— В кн.: Жизнь растений. Т. 5/1. М.: Просвещение, 1980. [6]. Кузнецов Н. И. Введение в систематику цветковых растений.— Л.: ОГИЗ Биомедгиз, 1936. [7]. Лотова Л. И. Анатомия коры некоторых представителей порядка *Fagales*.— М., 1984. Деп. в ВИНТИ, № 2643—84. [8]. Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений.— М.— Л.: Наука, 1966. [9]. Greguss P. Holzanatomie der europäischen Laubhölzer und Sträucher.—

Budapest, 1959. [10]. Huber B. Grundzüge der Pflanzenanatomie.— Berlin, 1961.
[11]. Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. V 2.— Oxford,
1950. [12]. Moeller J. Anatomie der Baumrinden.— Berlin, 1882.

Поступила 21 октября 1985 г.