

## СООБЩЕНИЯ

УДК 581.4 : 581.8 : 582.948.23

© Р. П. Барыкина

**НЕКОТОРЫЕ БИОМОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И АНАТОМИЧЕСКИЕ  
ПРИЗНАКИ *EHRETIA ACUMINATA* И *E. CORYLIFOLIA*  
(*BORAGINACEAE*)**BARYKINA R. P. SOME BIOMORPHOLOGICAL AND ANATOMICAL CHARACTERS  
OF *EHRETIA ACUMINATA* AND *E. CORYLIFOLIA* (*BORAGINACEAE*)

Московский государственный университет им. М. В. Ломоносова  
119992 Москва, Воробьевы горы, биологический факультет, кафедра высших растений  
Факс 8(495) 939-18-27  
E-mail: barykina28@mail.ru  
Поступила 07.03.2012

Изучена макро- и микроструктура вегетативных органов, закономерности ее становления в онтогенезе у двух видов *Ehretia* (*E. acuminata*, *E. corylifolia*) из флоры Китая, культивируемых в условиях Черноморского побережья Западного Кавказа. Выявлены некоторые новые биоморфологические особенности, присущие древесным представителям подсем. *Ehretioideae*. Оба вида отличаются высокой семенной продуктивностью, ускоренными темпами морфогенеза в виргинильный период развития, ранней дифференцировкой специфических черт анатомического строения (сильная опушенность проростков, бифациальность семядолей и листовых пластинок, субэпидермальное заложение мощной феллемы, своеобразие нодалной структуры, гистологического состава, текстуры луба и древесины, большое число идиобластов с друзами оксалата кальция и др.). Оба вида являются облигатно корнеотпрысковыми; придаточные почки закладываются обычно на корнях, претерпевших вторичное утолщение. Не исключено, что некоторые видовые отличия в строении вегетативных органов *E. corylifolia* соответствуют его произрастанию на большей по сравнению с *E. acuminata* высоте над ур. м., в менее благоприятной климатической обстановке.

**Ключевые слова:** *Ehretia*, Boraginaceae, онтогенез, морфогенез, вегетативные органы, анатомия, корнеотпрысковость.

В последнее время признаки биоморф в совокупности с данными молекулярной филогенетики довольно часто используются систематиками для уточнения таксономического ранга таксона и его филогенетических связей. Такой подход важен не только при решении фундаментальных проблем современной ботаники, но и в практических целях, в частности для сохранения биоразнообразия, оценки адаптационного потенциала отдельных видов, прогнозирования успешности их интродукции.

В этом отношении определенный интерес представляют эретиевые, таксономический ранг которых истолковывался по-разному. Одни авторы (Brand, 1931; Lowrence, 1937; Johnson, 1952; Тахтаджян, 1966; Takhtajan, 2009) рассматривают эретиевые в качестве одного из 5 тесно связанных между собой подсемейств (*Ehretioideae*) сем. *Boraginaceae*. Но есть сторонники возведения эретиевых в самостоятельное сем. *Ehretiaceae*. К их числу принадлежат Н. Hutchinson (1926, 1959), М. Г. Попов (1953, 1983), Д. Н. Доброчаева (1981). Предварительно проведенное нами (Барыкина, 2010) сравнительное морфолого-анатомическое исследование не-

7  
которых представителей подсемейств *Ehretioideae* и *Boraginoideae* выявило наличие у них ряда структурных признаков, свойственных сем. *Boraginaceae* в целом и тем самым подтверждающих их генетическую близость. Несомненное морфологическое сходство эретиевых с другими бурачниковыми позволяет рассматривать их в ранге подсем. *Ehretioideae* сем. *Boraginaceae*, что согласуется с результатами молекулярных исследований (Stevens, 2008). Вместе с тем бурачниковые все еще остаются недостаточно изученными в морфолого-биологическом отношении (Тхатаджян, 1966), и это касается, в первую очередь, эретиевых. В литературе кроме общего морфологического описания вегетативной и генеративной сферы конкретного вида, области распространения, местообитания, практического применения (Caille, Poisson, 1920; Lewis, Avioli, 1991) приводятся лишь весьма скудные, фрагментарные сведения о микроструктуре отдельных вегетативных органов взрослых особей на примере ограниченного числа представителей (Metcalfе, Chalk, 1950; Яценко-Хмелевский, 1954), особенностях самых ранних этапов онтогенеза (Johri, Vasil, 1956; Khaleel, 1977).

В связи с этим получение новой информации о закономерностях формирования макро- и микроструктуры в ходе индивидуального развития особи, морфогенезе вегетативных органов, особенностях размножения и поведения в условиях интродукции расширит наше представление об этой группе растений.

### Материал и методика

В данной работе приведены результаты биоморфологического изучения *Ehretia acuminata* R. Br. и *E. corylifolia* C. H. Wright. Материал взят из Сухумского ботанического сада, где они успешно культивируются в течение нескольких десятилетий. Достигают, как и в Китае (откуда были завезены), 13—17,5 м, плодоносят, хорошо размножаются сменами и вегетативно корневыми отпрысками. Наряду с наблюдением за состоянием разновозрастных особей семенного и корнеотпрыскового происхождения в ботаническом саду и дендропарке г. Сухуми нами был осуществлен в 2003 г. посев семян в лабораторных условиях на кафедре высших растений Московского университета им. М. В. Ломоносова (МГУ). Это позволило на протяжении 9 лет детально анализировать особенности раннего, виргинильного периода развития растений.

Микроскопический анализ проведен на временных препаратах с использованием различных гистохимических реакций и окраски для определения наличия лигнина, белков, крахмала, жироподобных и дубильных веществ, флорафенов (Справочник..., 2004). Срезы просматривали под световым микроскопом Микромед 3. Для микросъемки применяли цифровую камеру-окуляр ДСМ 510.

### Результаты и обсуждение

Род *Ehretia* L. насчитывает около 40—50 видов, распространенных в тропиках и субтропиках преимущественно Старого Света (Engler, Prantl, 1897; Добročаева, 1981, Zhu Ge-ling et al., 1995). Для Китая указывается 14 видов. Исследованный нами *E. corylifolia* произрастает на высоте 1500—3000 м над ур. м., *E. acuminata* предпочитает светлые лесные холмы и склоны высотой от 100 до 1700 м над ур. м., применяется в придорожных лесных насаждениях как строительный материал, а листья и стебли используются в китайской медицине.

Следуя завету J. W. Goethe (1790), что «произведение природы» можно понять только в процессе его возникновения и дальнейшего развития, особое внимание мы уделили онто- и морфогенезу. Онтогенез наиболее подробно исследован у *E. acuminata*. В Сухумском ботаническом саду и дендропарке самосев встречается на расстоянии до 5 м от материнского растения. Наиболее крупные экземпляры высотой 7—7.5 м при диаметре ствола 8—10 см обильно цветут и плодоносят. Зрелые семена имеют относительно тонкий слой целлюлярного эндосперма и крупный зародыш (см. рисунок, 1). Как в клетках эндосперма, так и зародыша содержатся липиды и белки. Семядоли превосходят по длине в 1.5—2 раза осевую часть зародыша (гипокотиль, зародышевый корешок); апекс побега представлен группой меристематических клеток. Всхожесть семян в лаборатории в чашках Петри при компактной температуре может достигать 100 %.

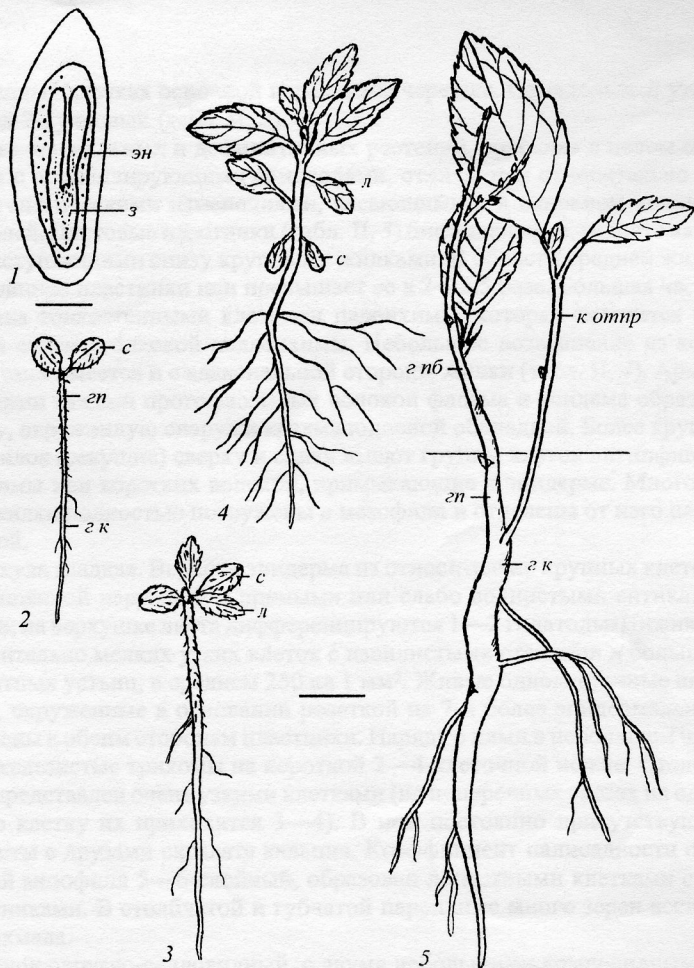
Проростки появляются через 1.5—2 мес после посева семян. Прорастание гипокотиллярное (см. рисунок, 2). Гипокотиль достигает 1.5—2 см дл. и отличается от главного корня густым опушением из простых горизонтально направленных или вниз отогнутых (базископных) шиловидных волосков. Пластинки семядолей яйцевидные, до 8 см дл., на коротких (около 3 мм) черешках, опушенные; волоски направлены вверх (акроскопные); жилкование перистопетлевидное. Последующий рост и развитие растений протекает весьма интенсивно.

Всходы (см. рисунок, 3) имеют 2—3 сближенных овальных листа (дл. 8.5—9 мм при шир. 4 мм), пластинки с многочисленными ориентированными к верхушке волосками. Главный корень углубляется в почву на 4—5 см. Он резко отграничен от гипокотыля благодаря своей коричневой окраске и отсутствию опушения. Появляются первые боковые корни.

4.5—5-месячные особи вступают в ювенильную фазу онтогенеза (см. рисунок, 4). Они имеют до 8 листьев, черешки которых приобретают темно-бурый цвет. Междоузлия базальных метамеров вскоре вытягиваются, и главный побег из розеточного становится удлиненным. Разрастающийся главный корень интенсивно ветвится на всем протяжении до боковых корней второго порядка. В основании гипокотыля появляются придаточные корни. Семядоли отмирают. В июле у 8-месячных культивируемых растений главный побег достигает высоты 22 см при диам. 5 мм, несет от 18 до 20 листьев, из них самые первые вслед за семядолями вскоре засыхают. В пазухах как семядолей, так и последующих листьев отчетливо выражены закрытые боковые почки. В конце лета происходит листопад. После непродолжительного покоя терминальная почка в октябре трогается в рост, образуя второй элементарный побег с новой генерацией листьев. Таким образом, в условиях Москвы главный побег в течение астрономического года имеет два прироста. Ювенильная фаза длится около двух лет. Иматурные растения характеризуются заметной остановкой роста в длину главного корня. В результате неравномерного утолщения он приобретает у 4-летних растений редьковидную форму. Отходящие от него боковые корни ветвятся до 3—4-го порядка.

Взрослого вегетативного возрастного состояния растения достигают в 5—6-летнем возрасте. Удлиненный моноподиально нарастающий главный побег высотой 55—60 см начинает акротонно ветвиться за счет пробуждения (обычно в декабре) почек базальных метамеров последнего или предыдущего годичного прироста. Побеги ветвления/возобновления 4—5-метамерные с длинночерешковыми овальными листьями, достигающими в длину 16 см, в ширину — 6.5 см.

В отдельных случаях при повреждении верхушки главного побега наряду с побегом продолжения развивается корневой отпрыск (см. рисунок, 5). Его образование связано с заложением придаточной почки на базальной части главного корня и



Этапы онто- и морфогенеза *Ehretia acuminata*.

1 — зародыш и эндосперм на продольном срезе зрелого семени; 2 — проросток; 3 — ювенильное 3-месячное растение с двумя сближенными листьями; 4 — иматурная особь; 5 — пятилетнее виргинильное растение с боковым побегом (корневым отпрыском), развившимся из адвентивной почки базальной части главного корня, расположенной на глубине 2 см от поверхности почвы. гк — главный корень, гп — гипокотиль, гпб — главный побег, з — зародыш, к отпр — корневой отпрыск, л — лист, с — семядоля, эн — эндосперм. Масштабная линейка, см: 1 — 0,2, 2—5 — 1.

стимулируется механическим фактором. Иногда двустольность особи, как это наблюдается у обоих видов *Ehretia* на Черноморском побережье, — результат пробуждения спящей боковой почки в основании главного побега. В условиях же комнатной культуры переход к симподиальному возобновлению и ветвлению часто обусловлен подсыханием нескольких верхних метамеров главной скелетной оси. Побег замещения, обеспечивающий дальнейшее ее нарастание, достигает за вегетативный сезон длины 25—27 см и включает 9—10 междоузлий.

В репродуктивный период онтогенеза растения семенного происхождения вступают в условиях Сухумского ботанического сада (по устному сообщению



Т. А. Гулания) не раньше 12—15-летнего возраста. Соцветие цимозное, метельчатое (табл. I, 1). Цветки появляются в июне, плоды созревают в сентябре. Плодоношение обильное. По данным А. В. Васильева (1959), в 1 кг содержится до 192 тыс семян. Взрослые плодоносящие деревья в условиях Сухуми растут быстро, одноствольные достигают высоты 13 м при диаметре ствола на высоте 1.3 м 22—28 см, размер кроны 8 × 8 м; двуствольные экземпляры имеют меньшую высоту — 9—10 м, диаметр ствола 8—12 и 16—17 см. Корневая система алло-гоморизная. Интенсивно ветвящиеся адвентивные корни диаметром до 1.5 см расположены горизонтально в поверхностном 1—25-сантиметровом слое почвы и удалены от ствола на расстоянии 10—12 м.

Аналогичным образом протекает онто- и органогенез у *E. corylifolia*. Этому виду также присуща двуствольность от основания дерева, высота которого несколько выше по сравнению с *E. acuminata* и достигает 17.5 м, диаметр в основании составляет 46—65 см, а на высоте 1.3 м — 33 см.

Оба вида наряду с семенами легко размножаются вегетативно посредством корневых отпрысков, которые встречаются на удалении 0.5—10 м от материнского растения и развиваются из придаточных почек, закладывающихся на поверхностных корнях разного диаметра (табл. I, 2—4). На момент исследования многие из них достигали высоты 1—1.6 м, диаметр самого развитого имел в основании 15 см. Все отпрыски находились в виргинильном состоянии. Определить, в каком возрасте они зацветают, не представляется возможным, так как их в ботаническом саду и дендропарке периодически срезают.

Проведение наряду с биоморфологическим исследованием тщательного анализа анатомического строения основных вегетативных органов, особенностей становления и изменения его в онтогенезе особи позволило выявить ряд новых черт структурной организации, как общих для рода *Ehretia*, так и различных у изученных видов. Остановимся на некоторых из них.

Характерной чертой строения семян у исследованных видов является их опушенность (см. рисунок, 2, 3, табл. II, 1), присущая и другим бурачниковым. Шиловидные волоски приурочены в основном к адаксиальной поверхности, здесь же вблизи верхушки имеется одна или несколько гидатод. Пластинки амфистоматические. В связи с тем что формирование аноцитных устьиц происходит в течение продолжительного времени, в закончивших рост семенах они разных размеров: наряду с относительно крупными много небольших устьиц, часто встречаются сдвоенные. В верхней эпидерме, имеющей прямые или слабоволнистые антиклинальные клеточные стенки, их относительно немного, в среднем 35 на 1 мм<sup>2</sup>, некоторые участки без устьиц. В нижней эпидерме плотность устьиц более высокая, 140 на 1 мм<sup>2</sup>, антиклинальные стенки покровных клеток извилистые, волоски отсутствуют или единичные. Замыкающие клетки устьиц располагаются вровень с основными. Мезофилл дифференцирован на 1-слойный столбчатый из относительно плотно сомкнутых палисад, коэффициент палисадности составляет 30—35 %, и 5—6-слойный губчатый, представленный тангентально вытянутыми лопастными клетками с системой небольших межклетников. Медианная жилка 2-, реже 1-пучковая, слегка выступает снизу. Она, как и другие погруженные в мезофилл более мелкие коллатеральные пучки, снабжена паренхимной обкладкой.

Черешок семяздоли полуцилиндрический, слегка желобчатый, в основании крылатый, с обеих сторон опушенный. Сближенные коллатеральные проводящие пучки (2, реже 3) со стороны флоэмы окружены паренхимной обкладкой с зернами запасного крахмала. Мелкие зерна ассимиляционного крахмала присутствуют в

тонкостенных клетках основной паренхимы черешка. Семядольный узел 1-лакунный, след 2-пучковый (табл. II, 2).

Листья ювенильных и дефинитивных растений, сохраняя в целом общий план строения с ассимилирующими семядолями, отличаются относительно небольшими онтогенетическими изменениями, касающимися в основном количественных показателей. Листовые пластинки (табл. II, 3) бифациальные, гипостоматические, с резко выступающими снизу крупными жилками. В области средней жилки выступ равен толщине пластинки или превышает ее в 2—2.5 раза. Большая часть выступа образована тонкостенными клетками паренхимы, которая сменяется субэпидермальным слоем уголковой колленхимы. Небольшое возвышение из колленхиматозной ткани имеется и с адаксиальной стороны жилки (табл. II, 4). Армированная небольшими тяжами протофлоэмных волокон флоэма и ксилема образуют широкую дугу, окруженную снаружи крахмалоносной обкладкой. Более крупные из боковых жилок (секущие) сверху и снизу имеют группы клеток лигнифицированной колленхимы или коротких волокон, примыкающие к эпидерме. Многочисленные тонкие жилки полностью погружены в мезофилл и отделены от него паренхимной обкладкой.

Кутикула гладкая. Верхняя эпидерма из относительно крупных клеток с выпуклой утолщенной наружной и прямыми или слабо волнистыми антиклинальными стенками; на верхушке листа дифференцируются 1—2 гидатоды. Нижняя эпидерма из относительно мелких узких клеток с извилистыми стенками и большим числом аномоцитных устьиц, в среднем 250 на 1 мм<sup>2</sup>. Живые одноклеточные шиловидные волоски, окруженные в основании розеткой из 7 и более эпидермальных клеток, приурочены к обеим сторонам пластинки. Наряду с ними в небольшом числе развиваются железистые трихомы на короткой 2—4-клеточной ножке. Столбчатый мезофилл представлен очень узкими клетками (на поперечных срезах на одну эпидермальную клетку их приходится 3—4). В нем постоянно присутствуют крупные идиобласты с друзами оксалата кальция. Коэффициент палисадности около 40%. Губчатый мезофилл 5—6-слойный, образован лопастными клетками с большими межклетниками. В столбчатой и губчатой паренхиме много зерен ассимиляционного крахмала.

Черешок округло-седловидный, с двумя небольшими крыловидными выступами (табл. II, 9). В эпидерме местами встречаются длинные шиловидные и относительно короткие железистые трихомы. По всему периметру на периферии хорошо выражена рыхлоуголковая колленхима (до 6—7 слоев), сменяющаяся тонкостенными клетками основной паренхимы. Проводящие ткани образуют в центре черешка полукольцо сильно оближенных коллатеральных пучков, флоэма которых включает тангентальные группы протофлоэмных волокон с утолщенными лигнифицированными оболочками. Кроме центральных пучков в крыльях имеется обычно по одному дополнительному коллатеральному пучку, которые, как и центральные, отделены от основной паренхимы 1—2-слойной крахмалоносной обкладкой. Крахмальные зерна простые и сложные (из 2—4 и более). Мелкие крахмальные зерна в небольшом числе содержатся в клетках колленхимы и флоэмной паренхимы. В них, так же как и в основной паренхиме черешка, встречаются друзы оксалата кальция.

Сравнительный анатомический анализ листьев взрослых растений *E. acuminata* и *E. corylifolia* выявил на фоне общих черт организации некоторые видовые различия. *E. corylifolia* присущи более толстая листовая пластинка, что связано с увеличением числа слоев губчатого мезофилла (до 8) и удлинением клеток палисадной хлоренхимы (коэффициент палисадности 45—50%), большая плотность устьиц

(350 на 1 мм<sup>2</sup> против 250 на 1 мм<sup>2</sup> у *E. acuminata*), более резко выступающие жилки. Так, в области средней жилки выступ сверху примерно равен толщине пластинки, снизу превосходит ее в 4—5 раз (табл. II, 4); в пределах жилки края дуги мощно развитых васкулярных элементов сильно сближены. Это еще ярче проявляется в черешке (табл. II, 10). Проводящие ткани в центре его образуют почти замкнутое кольцо из сильно сближенных коллатеральных пучков, при этом самые крайние из них имеют участки внутренней флоэмы. Значительно больше и добавочных боковых пучков, идущих в крыльях (по 2—3).

Что касается нодальной анатомии (табл. II, 5), то она у обоих видов сохраняет в онтогенезе относительную стабильность. Узел остается однолакунным. Вместе с тем усиливающаяся с возрастом растения интенсивность жилкования листа обуславливает изменение характера листового следа. Трех-, пятипучковые следы, свойственные ювенильным растениям, позже сменяются многопучковыми, входящими в стелу стебля через веточную лакуну единым широким массивом. Узел однолакунный с массивным листовым следом, включающим наряду с медианным тяжем латеральные пучки крыльев.

Существенные возрастные изменения происходят в анатомическом строении осевой части побега. Однолетний стебель молодых ювенильных растений округлый. Эпидерма с многочисленными длинными шиловидными волосками на подставках (из 3—4 клеток) и одиночными железистыми трихомами. 2—3 периферических слоя хлорофиллоносной первичной коры выделяются неравномерным утолщением клеточных стенок. Эндодерма представлена крахмалоносным влагилицем. Центральный цилиндр с кольцом широко расставленных открытых проводящих пучков (18—20). Сердцевина гомогенная, с системой небольших межклетников. С развитием на побеге более крупных листьев, формированием массивных листовых следов однолетний стебель приобретает в поперечном сечении неправильную широко-четырёхгранную форму (табл. II, 6). Непосредственно к эпидерме примыкают около 6 слоев рыхло-уголковой колленхимы, их сменяют 2 слоя тонкостенных клеток крахмалоносного влагилица. Проводящие пучки с тяжами протофлоэмных волокон располагаются 4—6 компактными группами — результат вхождения мощных листовых следов. Отчетливо выражена мелкоклеточная перимедулярная зона с одревесневшими оболочками и крахмалом. Последнего много в лучевой, флоэмной и ксилемной паренхиме. Во внутренних слоях первичной коры, а также во флоэме, сердцевине имеются немногочисленные друзы оксалата кальция.

Стебель годовичного побега взрослого растения на большем протяжении округлый (табл. II, 7), покрыт пробкой, которая закладывается субэпидермально или в более глубоких участках коры. Несколько слоев уголковой колленхимы сменяются узкой полоской тонкостенных клеток кортекса с многочисленными у *E. acuminata* друзами оксалата кальция. Проводящие ткани располагаются почти сплошным цилиндром, разделенным первичными и вторичными сердцевинными лучами. Пучки с мощными (до 30 элементов) группами протофлоэмных волокон, имеющих сильно утолщенные лигнифицированные оболочки. Вторичная флоэма подразделена на твердую (твердый луб) и мягкую (мягкий луб). Тангентальные тяжи вторичных волокон дифференцируются в конце вегетационного сезона. Мягкий луб представлен широкими ситовидными трубками с простыми ситовидными пластинками, сопровождающими клетками (в числе одной, реже двух на членик), обильной флоэмной паренхимой, в клетках которой накапливается крахмал и встречаются крупные призматические кристаллы оксалата кальция, а также лучевой паренхимой. Камбиальная зона 3—4-слойная. Древесина кольцесосудистая, ее характер-

ные признаки ярко проявляются уже со второго года (табл. II, 8). Диаметр сосудов варьирует от очень узких (50 мкм) до широких (190 мкм). Широкопросветные сосуды одиночные или сдвоенные, более узкие сосуды в радиальных цепочках или сгруппированы в V-образные ряды. Членики сосудов с простой, расположенной почти горизонтально перфорацией, пористые, но есть и пористо-спиральные; межсосудистая поровость очередная. В состав древесины входят также сосудистые трахеиды, волокна либриформа, древесинная и лучевая паренхима. Отчетливо обозначена в стебле перимедулярная зона, некоторые клетки которой заполнены дубильными веществами. Сердцевина представлена крупными тонкостенными клетками.

Общий план строения центрального цилиндра и его гистологический состав сохраняются в целом такими же и в многолетних ветвях. Древесинная паренхима большей частью паратрахеальная, скудно вазикентрическая. Сердцевинные лучи преимущественно гомогенные, широкие (до 6 рядов). Волокна часто септированные. В связи с тем что некоторые данные об особенностях строения зрелой древесины у бурачниковых, в том числе *Ehretia*, содержатся в анатомических сводках С. R. Metcalfe, L. Chalk (1950), А. А. Яценко-Хмелевского (1954), то подробно на данном разделе мы не останавливаемся.

Особый интерес представляет анатомия корней. Главный корень проростка диархный. Близ кончика, в зоне всасывания, ризодерма с небольшим числом всасывающих волосков. 4—5-слойная первичная кора с гифами эндотрофной микоризы. Эндодерма с поясками Каспари и довольно быстро одревесневающими клеточными стенками. Корень рано претерпевает вторичное утолщение, видимо, этим обусловлена слабая выраженность экзодермы. Одновременно с работой васкулярного камбия, откладывающего преимущественно вторичную ксилему, закладывающийся в перидерме феллоген производит отсекающую первичную кору мощную перидерму (табл. II, 11). Последняя часто занимает 1/3 поперечного сечения корня, включает 5—7 слоев феллемы и 3—4 слоя феллодермы. Со второго года появляются вторичные лубо-древесинные 1—2-рядные лучи.

С возрастом корня (табл. III, 1) увеличивается как толщина пробки (до 14 и более слоев), так и филлодермальной зоны в результате деления клеток и их последующего разрастания. У *E. acuminata* в мощно развитой феллодерме содержатся друзы оксалата кальция, особенно многочисленные во внутренних слоях, где часто образуются длинные тангентальные кристаллоносные полосы. Присутствуют друзы также в мягком лубе, преимущественно вблизи камбиальной зоны, и в сердцевинных лучах. Крахмала в корне относительно немного, в основном он накапливается в древесине: лучевой и метатрахеальной и вазикентрической древесинной паренхиме. Крахмальные зерна простые и сложные, включают до 12 зернышек. В относительно узкой зоне вторичного луба ежегодно дифференцируются короткие тангентальные группы волокон с лигнифицированными стенками. Вторичная древесина кольцесосудистая, крупные сосуды диаметром 95—110 мкм, одиночные, сдвоенные или в небольших тангентальных группах, некоторые из них закупорены бурым содержимом. В древесине, как и в лубе, отчетливо выражены границы годичных приростов. Членики сосудов преимущественно пористые, с простой перфорацией на горизонтальной стенке; членики ситовидных трубок с простыми ситовидными пластинками.

В микроструктуре корня существуют небольшие видовые различия. *E. corylifolia* характеризуется более мощной перидермой (феллема включает до 17—18 слоев клеток), содержанием большего количества запасного крахмала. Он обилен в филлодермальной зоне, лубе, сильно паренхиматизированной древесине. Друз же от-



носителем немного. Кристаллоносные клетки расположены почти исключительно в мягком лубе близ камбия, одиночные друзы небольших размеров встречаются в лучевой и феллодермальной паренхиме. Крупные сосуды, диаметром до 200 мкм, размещены более плотно, в тангентальных группах по 2—4, реже короткими радиальными тяжами.

Как отмечалось ранее, главный корень виргинильных особей на всем протяжении, вплоть до верхушки, где заметно снижена интенсивность работы камбия, образует многочисленные боковые ответвления. Первые боковые корни эфемерные. Они закладываются рано, при первичном строении материнского корня, в перицикле против тяжей протоксилемы и быстро отмирают на всем протяжении. Наряду с ними возникают зачатки вторичных боковых корней, обычно в камбиальной зоне 2—5 и более взрослых корней, при этом корневые следы нередко изолируются от живых тканей последним слоем пробки. Но камбиальная зона не единственное место образования боковых корней. Они могут закладываться также во вторичном сильно паренхиматизированном лубе или феллодермальной паренхиме. При таком поверхностном возникновении корневого зачатка отмечены случаи присоединения его первых проводящих элементов (еще до выхода зачатка на поверхность) к сосудистой системе функционирующего ранее образованного вторичного бокового корня посредством гидроцитного тяжа (Барыкина, Чурикова, 2004). Вторичные боковые корни, как и придаточные корни, образующиеся на гипокотиле, быстро претерпевают вторичное утолщение, приобретают сходное с главным корнем анатомическое строение. Но наряду с диархными они могут быть три-, тетра- и пентаархными.

С особенностями анатомического строения корней (сильная паренхиматизация луба и древесины, широкая паренхимная зона феллодермального происхождения, относительно слабое развитие лубяных волокон, обилие запасных веществ) сопряжена присущая им высокая регенерационная способность. Оба вида *Ehretia* являются облигатно корнеотпрысковыми. Способность корней к образованию адвентивных почек проявляется не раньше 6-го года жизни сеянца. У взрослых особей корневые отпрыски наиболее часто развиваются на горизонтальных 4—6-летних корнях толщиной от 5 до 10 мм, расположенных на глубине 7—12 см от поверхности почвы. Минимальный диаметр корней, на которых образуются побеги, равен 3 мм. Быстро растущие отпрыски оказывают значительное влияние на материнский корень, вызывая его сильное утолщение в сторону верхушки от места своего отхождения. Разрастание корня особенно заметно на протяжении 8—10 см, где он становится толще в 3—5 раз (табл. I, 4). Вместе с тем пластические вещества, оттекающие из листьев отпрыска, стимулируют развитие по соседству с ним боковых корней.

Местом заложения адвентивных почек может быть паренхима мягкого луба на уровне камбия или несколько отступая от него (табл. III, 1), рядом с узким (1—2-рядным) вторичным или более широким первичным сердцевинным лучем. Возникший очаг меристемы разрастается. Деление постепенно захватывает нижележащие клетки луба и луча. Последний при этом значительно расширяется, имея на границе с камбием от 6 до 18 рядов клеток. Вновь появляющиеся клетки, преимущественно древесинной части луча, несколько вытягиваются в радиальном направлении и постепенно принимают характер трахеидальной паренхимы: оболочки их неравномерно утолщаются и одревесневают, становится хорошо заметной поровость; полости клеток густо заполняются запасным крахмалом. Вышележащий меристематический очаг оформляется в почку с точкой роста и первыми листовыми зачатками. Дифференцирующиеся в ней прокамбиальные тяжи формируют трахеальные элементы и ситовидные трубки, которые непосредственно примыкают к

васкулярной системе последнего годичного прироста материнского корня. Иногда адвентивные почки закладываются в лучевой паренхиме несколько выше границы камбия (табл. III, 3). Обычно, это один из многочисленных вторичных лучей, реже почки приурочены к первичному лучу. Часто возникновение меристематических зачатков почек происходит по соседству с тонкими боковыми ответвлениями материнского корня (табл. III, 1, 2), где ткани, видимо, находятся в более благоприятных условиях водоснабжения, питания, аэрации. Сформированные почки развиваются в олиственные побеги через 2—3 года после их заложения. Картина возникновения и последующего развития почек на корнях у видов *Ehretia* весьма сходна с таковой у подробно изученных нами ранее белой акации, яблони, облепихи и других древесных корнеотпрысковых растений (Лярская (Барыкина), 1957, 1958; Барыкина, 1958).

Заслуживает внимания постоянное присутствие во всех вегетативных органах у обоих видов *Ehretia* друз оксалата кальция, при этом исследованные нами эретиевые не являются исключением. Так, в частности, обильное накопление кристаллов оксалата кальция было обнаружено М. И. Савченко, Г. А. Комар (1962) в тканях разных органов у *Euonymus europaea* L. и *E. verrucosa* Scop. Относительно причин образования кристаллов щавелевокислого кальция в растительной клетке, о биологическом значении его в жизни растений нет единого мнения. Большинство исследователей считают оксалат кальция отбросом, однако все чаще высказывается представление о нем как о подвижном продукте, активно участвующем в обменном процессе (Александров, 1954; Яценко-Хмелевский, 1961, и др.). Более того, В. Г. Александров и М. К. Приходько (1922), В. Г. Александров и М. А. Шанидзе (1925) отмечают несомненное существование, по их мнению, какой-то определенной связи между образованием запасных веществ (белка, крахмала) и кристаллообразованием в клетках. Эта точка зрения находит, в известной мере, подтверждение на примере видов *Ehretia*. Обильное накопление крупных кристаллов оксалата кальция у *E. acuminata* коррелирует с меньшим содержанием во всех тканях запасного крахмала и, наоборот, *E. corylifolia* присущ обильный крахмал при относительно небольшом количестве кристаллов. Вместе с тем не исключено, что более сильно выраженному кристаллообразованию, отмеченному нами у экземпляров *E. acuminata*, произрастающих в Сухуми, по сравнению с растениями, культивируемыми в Москве, способствует интенсивное и продолжительное ультрафиолетовое облучение первых (Надсон, Рохлина-Глейхгевихт, 1927).

Регулярное формирование у *E. acuminata* и *E. corylifolia* идиобластов с одиночными крупными друзами оксалата кальция, занимающими почти всю полость клетки, в молодом листе (пластинке и черешке) виргинильных и дефинитивных особей задолго до листопада, обильное накопление кристаллов в однолетнем стебле и мягком лубе последних годичных приростов многолетних ветвей, а также в паренхиме разновозрастных корней бесспорно свидетельствует о том, что щавелевокислый кальций в значительной мере вовлекается в обменные процессы активного функционирования органов и тканей растения и вряд ли может считаться отбросом.

### Заключение

Итак, изучение закономерностей онтогенеза, морфологического и анатомического строения надземных и подземных органов разновозрастных виргинильных и генеративных особей *E. acuminata* и *E. corylifolia* выявило комплекс новых ранее не описанных биоморфологических особенностей для рода *Ehretia*. С одной сторо-

ны, они показывают несомненную генетическую близость эретиевых с другими представителями сем. *Boraginaceae*, а с другой, подтверждают их обособленное положение в нем в качестве самостоятельного таксона. В числе характерных для эретиевых черт микроструктуры следует отметить постоянное формирование среди клеток преимущественно столбчатого мезофилла как ювенильных, так и дефинитивных листьев крупных идиобластов с друзами оксалата кальция. Кристаллообразование присуще и другим вегетативным органам (черешку, стеблю, корням), при этом прослеживается обратная взаимосвязь между количеством друз щавелевокислого кальция и зерен запасного крахмала. Исследование нодальной структуры выявило возрастание с увеличением размеров листьев числа пучков в листовом следе, который будучи изначально 3-пучковым, становится массивным. При этом узел сохраняется однолакунным. Эретиевым также свойственно относительно быстрое заложение в поверхностных слоях стебля феллогена и возникновение мощной перидермы. Вторичное утолщение стелы стебля и корня сопровождается отчетливо выраженной годичной слоистостью как луба, дифференцированного на мягкий и твердый, так и древесины с относительно ранним становлением в онтогенезе (уже со 2—3-го года) ее структуры, гистологического состава и кольцесосудистости.

Впервые проведенный нами микроскопический анализ разновозрастных корней эретиевых позволил установить картину возникновения и развития адвентивных почек, образующих корневые отпрыски; легкая регенерационная способность корней сопряжена с их сильной паренхиматизацией при относительно слабом развитии механических тканей, а также с обилием запасного крахмала.

Установленные небольшие видовые различия в структурной специализации вегетативных органов преимущественно количественные. У *E. corylifolia* в сравнении с *E. acuminata* листовые пластины толще за счет увеличения числа слоев губчатого мезофилла, выступ резко выдающихся снизу крупных жилок по размеру превосходит пластинку в 3—5 и более раз; более высокая плотность устьиц на единицу поверхности листа; проводящие пучки в черешке, как и в медианной жилке пластинки, формируют почти сплошное кольцо, из них краевые в дуге проявляют тенденцию к амфиазальности, больше и число боковых пучков, направляющихся в крылья. В стебле образуется более мощная феллема; придаточные и боковые корни с многими полюсами дифференциации первичной ксилемы и флоэмы (до пента- и гексархных); степень кристаллообразования оксалата кальция во всех вегетативных органах несколько понижена, обильно накапливается крахмал. Перечисленные признаки могут быть использованы в качестве диагностических.

## Благодарности

Самые теплые слова благодарности приношу старшему научному сотруднику, бывшему заместителю директора Сухумского ботанического сада Т. А. Гуляню за возможность сбора материала, ценную информацию и советы.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров В. Г. Анатомия растений. М., 1954. 431 с.  
Александров В. Г., Приходько М. К. Накопление и расходование кристаллического кальция в растениях // Журн. Русск. бот. о-ва. 1922. Т. 7. № 1. С. 85—99.  
Александров В. Г., Шанидзе М. А. О влиянии присутствия кристаллов оксалата кальция на работу хлоропластов // Журн. Русск. бот. о-ва. 1925. Т. 10. № 1—2. С. 165—167.  
Барыкина Р. П. Особенности образования корневых отпрысков у белой акации (*Robinia pseudoacacia* L.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1958. Т. 63. Вып. 4. С. 57—71.

- Барыкина Р. П. Таксономическое положение эретиевых (*Boraginaceae*) в свете данных по морфологии и биологии их представителей // XII Московское совещ. по филогении растений, посвящ. 250-летию со дня рождения Георга-Франца Гофмана: Материалы (Москва, 2—7 февраля 2010 г.) / Ред. А. К. Тимонин и др. М., 2010. С. 217—220.
- Барыкина Р. П., Чурикова О. А. Развитие, структура и функции гидроцитной системы у растений // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биол. 2004. № 2. С. 28—31.
- Васильев А. В. Флора деревьев и кустарников субтропиков Зап. Грузии. Т. 4 // Тр. Сухумского бот. сада АН ГССР. Вып. 12. Сухуми, 1959. С. 65.
- Доброчаева Д. Н. Сем. *Boraginaceae* Juss. — Бурачниковые // Флора европейской части СССР М., 1981. Т. 5. С. 113—179.
- Лярская (Барыкина) Р. П. Образование придаточных почек на корнях яблони // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 6. Биол., почв. 1957. С. 53—62.
- Лярская (Барыкина) Р. П. Образование корневых отпрысков у облепихи // Биол. науки. 1958. № 2. С. 89—92.
- Надсон Г. А., Рохлина-Глейхевихт Э. Я. Об образовании кристаллов оксалата кальция в растительных клетках под влиянием ультрафиолетовых лучей // Вестн. рентгенологии и радиологии. 1927. Т. 5. Вып. 1. С. 415—420.
- Попов М. Г. Сем. 38. *Boraginaceae* G. Don // Флора СССР Т. 19. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 97—718.
- Попов М. Г. Опыт восстановления филогенетической истории семейства бурачниковых (*Boraginaceae* s. s.) на основе теоретических построений // Попов М. Г. Избр. Тр. Киев, 1983. Т. 2. С. 361—447.
- Савченко М. И., Комар Г. А. Образование и роль оксалата кальция в растительной клетке // Тр. Ботанич. ин-та им. В. Л. Комарова АН СССР 1962. Сер. 7. Вып. 5. С. 86—106.
- Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы // Барыкина Р. П. и др. М., 2004. 312 с.
- Тихтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966. 611 с.
- Яценко-Хмельевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М., Л., 1954. 337 с.
- Яценко-Хмельевский А. А. Краткий курс анатомии растений. М., 1961. 282 с.
- Brand A. *Boraginaceae — Boraginoideae — Cryptanthae* // A. Engler. Das Pflanzenreich. 1931. Bd 97. S. 1—126.
- Caille O. A., Poisson H. Note sur la culture en plein air de quelques *Ehretia* et sur l'histoire des espèces horticoles de ce genre // Bull. Mus. Nat. d'Hort. Nat. Paris, 1920. Vol. 26. P. 578—583.
- Engler A., Prantl K. Die natürlichen Pflanzenfamilien. Leipzig, 1897. Bd 4. Abt 3a. 378 S.
- Goethe J. W. Versuch die Metamorphose der Pflanzen zu erklären. Gotha, 1790. 86 S.
- Hutchinson J. The families of flowering plants. Dicotyledons. London, 1926. Vol. 1. 328 p.
- Hutchinson J. The families of flowering plants. Ed. 2. Oxford, 1959. Vol. 1. 243 p.
- Johnson I. M. Studies in the Boraginaceae, XXIII // J. Arnold Arbor. 1952. Vol. 23. N 4. P. 299—366.
- Johri B. M., Vasil I. K. The embryology of *Ehretia laevis* Roxb. // Phytomorphology. 1956. Vol. 6. N 2. P. 134—143.
- Khaleel T. E. Embryology of *Ehretia acuminata* R. Br. // Proc. Montana Acad. Sci. 1977. Vol. 37. P. 35—53.
- Lewis W. H., Avioli L. V. Leaves of *Ehretia cymosa* (*Boraginaceae*) used to heal fractures in Ghana increase bone remodeling // Econ. Bot. 1991. Vol. 45. N 2. P. 281—282.
- Lawrence J. R. A correlation of the taxonomy and the floral anatomy of certain of the Boraginaceae // Amer. J. Bot. 1937. Vol. 24. N 7. P. 433—444.
- Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford, 1950. Vol. 2. 1500 p.
- Stevens P. F. (2001 onwards) Angiosperm Phylogeny Website. Version 9, June 2008 [and more or less continuously updated since], will do. <http://www.mobot.org/MOBOT/research/APweb/>
- Takhtajan A. Flowering plants. Ed. 2. New York, 2009. Order 122. Boraginales. P. 539—545.
- Zhu Ge-ling, Riedl H., Kamelin R. *Boraginaceae* Juss. // Flora of China. Beijing, 1995. Vol. 16. P. 329—431.

## SUMMARY

Ontogenesis, morphogenesis, and microstructure of vegetative organs as well as nodal anatomy, development of the adventive buds and root of two Chinese species of *Ehretia* (*E. acuminata* and *E. corylifolia*) have been studied. The ontogenetic and reproductive peculiarities indicate the separate position of the woody members of the *Boraginaceae* related to *Ehretia*, as taxa developed in subtropical highlands. The differences in the leaf anatomy between the two species can be used for identification of Chinese medicinal plants.



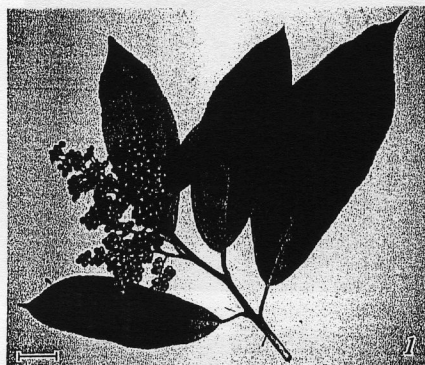


Таблица 1. Верхушка генеративного побега с соцветием и корневые отпрыски.

1 — внешний вид соцветия в фазу плодоношения, 2 — пробившиеся на поверхность молодые корневые отпрыски в 3—5 м от материнского дерева, 3 — обнаженный участок горизонтального корня с тремя олиственными корневыми побегами *Ehretia acuminata*, 4 — выкопанный с глубины 12 см ветвящийся корень *E. corylifolia* с придаточной почкой и корневыми отпрысками. *o d* — основание ствола материнского дерева, *к ошпр* — корневые отпрыски, *п пч* — придаточная почка. Масштабные линейки, см: 1 — 1; 2 — 50; 3, 4 — 4.

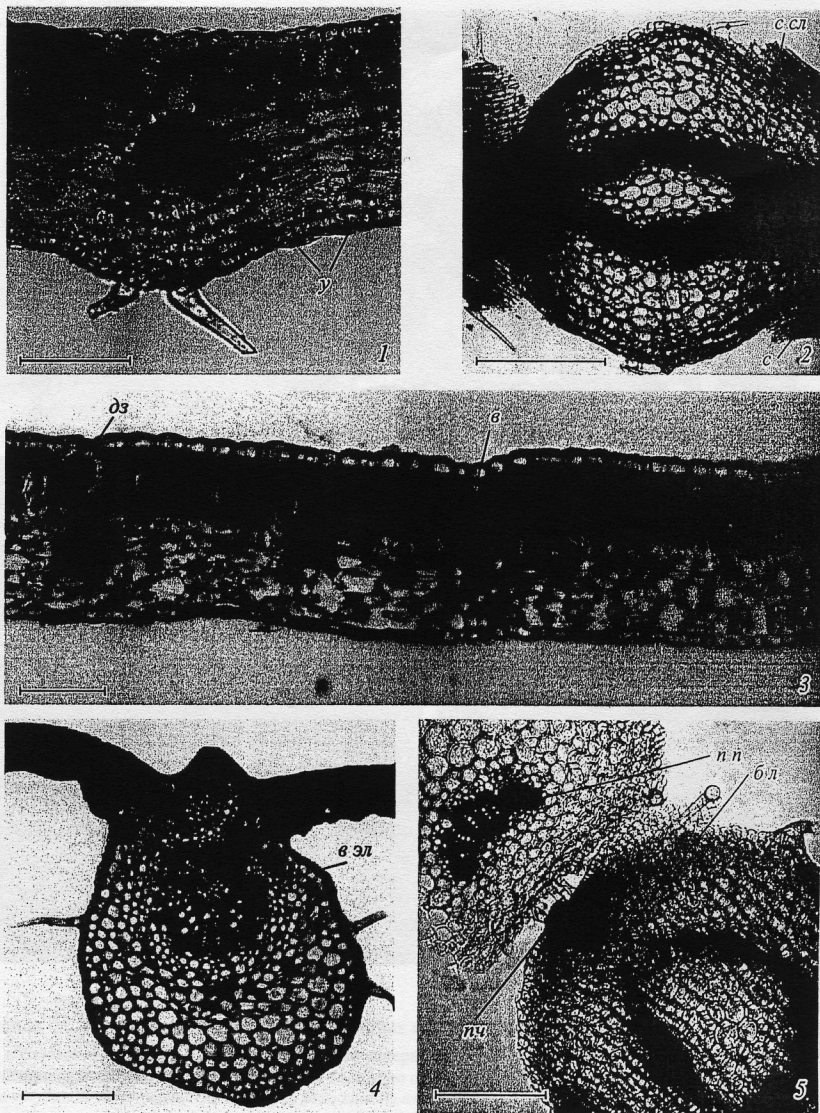


Таблица II. Особенности анатомического строения вегетативных органов *Ehretia acuminata* и *E. corylifolia*

1 — поперечный срез пластинки семядоли проростка *E. acuminata* в области двойной медианной жилки, иллюстрирующий характер опушения, гипостоматичность, дифференциацию мезофилла на столбчатый и губчатый; 2 — на уровне однолакунного 2-пучкового семядольного узла; 3 — поперечный срез пластинки листа *E. acuminata*, ны среди клеток палисадной хлоренхимы идиобласты с крупными друзами оксалата кальция, проводящие пучки снабженные паренхимными обкладками, к ним с верхней и нижней сторон прилегают массивные тяжи волокон; 4 — поперечный срез листа *E. corylifolia*, резко выступающая снизу средняя жилка с почти замкнутым в кольцо кулярными элементами; 5 — поперечный разрез однолетнего побега *E. acuminata* вблизи узла, видны основаны решка ювенильного листа с б плотно сближенными проводящими пучками (листовой след), пазушная почка, и тившаяся лакуна. у — устьица, с — семядоля, с сл — семядольный след, дз — друза, в — волокна, в э л — васкульные элементы, п п — проводящие пучки, п ч — почка, б л — будущая лакуна.

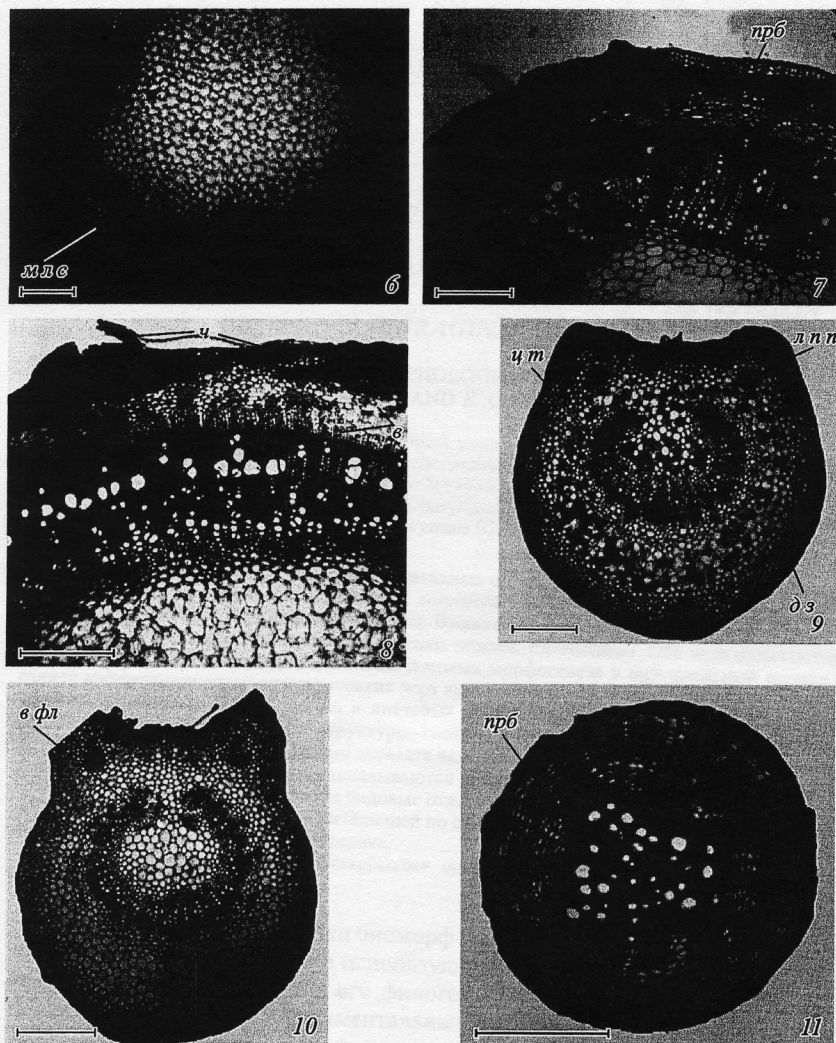


Таблица II (продолжение).

6 — участок верхушки 4-гранного однолетнего побега *E. corylifolia* на уровне вошедшего в стелу стебля массивного листового следа; 7 — однолетний стебель виргинийского растения *E. corylifolia*, видно субэпидермальное заложение пробки, наличие сплошного цилиндра вторичных проводящих тканей; 8 — его 2-летний стебель с отчетливо выраженными в перидерме чечевичками, лубяными волокнами, кольцесосудистостью древесины; 9 — поперечный разрез черешка листа взрослого растения *E. acuminata* (в воде), по всей площади сечения видны многочисленные дуги оксалата кальция, центральный подковообразный тяж проводящих элементов и добавочные проводящие латеральные пучки, идущие в крылья; 10 — черешок дефинитивного листа *E. corylifolia* с почти замкнутой в кольцо медианной дугой многочисленных проводящих пучков, из них краевые с участками внутренней флоэмы; 11 — поперечный разрез триархного однолетнего вторично утолщенного корня *E. acuminata*, видна мощно развитая пробка. *млс* — массивный листовый след, *прб* — пробка, *ч* — чечевички, *цт* — центральный тяж пучков, *лпп* — латеральные проводящие пучки, *в фл* — внутренняя флоэма. Масштабные линейки, мм.: 1, 4, 5 — 0.3; 3 — 0.05; 6—11 — 0.5.

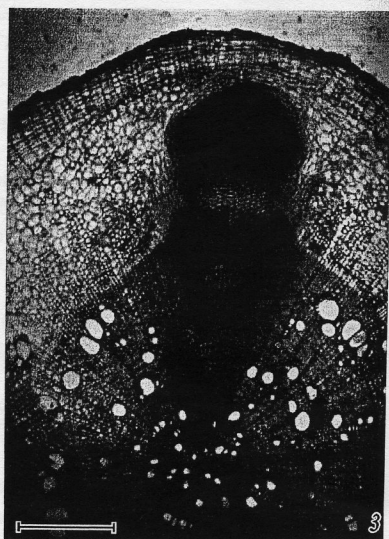
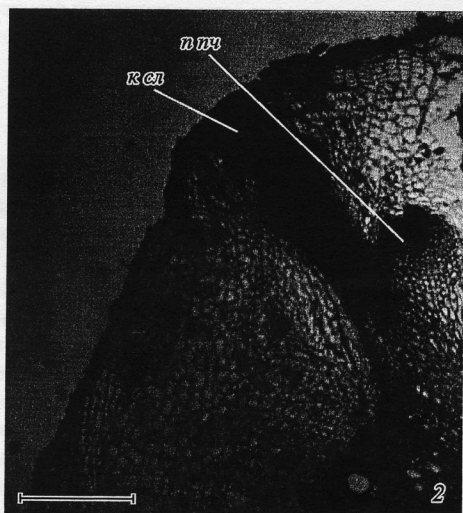
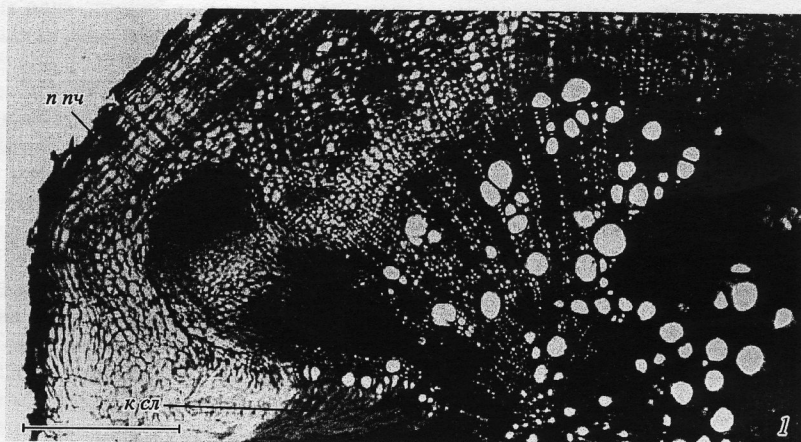


Таблица III. Эндогенное заложение придаточных почек в многолетних корнях *Ehretia acuminata*  
 1, 2 — образование в лубе 4—5-летнего тетрархного материнского корня зачатка придаточной почки рядом со сдом бокового функционирующего корня (1) или вплотную с ним (2); 3 — полностью сформировавшаяся почка, выникшая в лубяной части сердцевинного луча близ камбия на четвертом году жизни корня. п пч — придаточная почка, к сл — корневой след. Масштабная линейка, мм: 1, 2, 3 — 0.5.