

О СТРУКТУРЕ КОРЫ *GINKGO BILOBA L.*

Из современных голосеменных лучше всего изучено строение вторичной флоэмы у хвойных растений. Информация о структуре коры у других представителей *Coniferopsida*, в том числе гинкговых, ограничивается описанием ситовидных элементов, кристаллических включений в паренхимных клетках и стенок лубяных волокон (Moeller, 1882; Léger, 1897; Seward, Gowan, 1900; Tobler, 1938).

В связи с тем что составление атласов и определителей ныне живущих и ископаемых растений по анатомическим признакам коры становится сейчас весьма актуальным (Holdheide, 1944), мы считаем возможным более подробно остановиться на структуре коры гинкго двухлопастного (*Ginkgo biloba L.*) для выявления анатомических особенностей, которые могут иметь диагностическое значение.

Исследование проведено на материале, собранном в Никитском ботаническом саду и любезно предоставленном Г. Д. Ярославцевым. Для сравнения изучено также строение вторичной флоэмы у 20 видов хвойных из семейств *Araucariaceae*, *Podocarpaceae*, *Taxaceae*, *Taxodiaceae*, *Cupressaceae*, *Pinaceae*.

В молодых удлиненных побегах гинкго можно различить эпидермис, несколько рядов клеток с утолщенными стенками, составляющих гиподерму, паренхиму первичной коры, в которой расположены округлые в поперечном сечении лизигенные слизевые вместилища (рис. 1).

Центральный цилиндр на ранней стадии развития представлен отдельными листовыми следами, вдающимися в сердцевину, приобретающую в связи с этим угловатые контуры поперечного сечения. Узел однолакунный с двумя пучками.

Два проводящих пучка, входящих в стель через общую лакуну, имеют разное происхождение. Один пучок, принадлежащий ближайшему листу, соединен с проводящим пучком ниже расположенного листа той же филлотаксической спирали. Второй пучок, онтогенетически более молодой, входит в лакуну из листа следующей спирали (Günckel, Wetmore, 1946a). Двухпучковый узел гинкго вряд ли можно считать примитивным

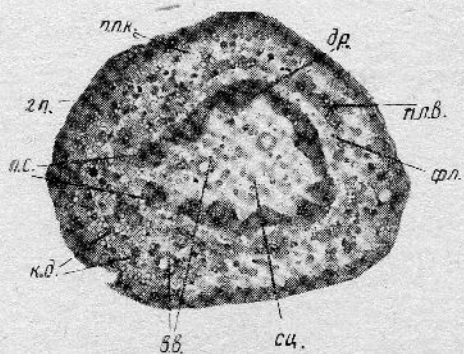


Рис. 1. Строение молодого побега гинкго на поперечном срезе (микрофотография)

- п. п. к.* — паренхима первичной коры;
- гп.* — гиподерма;
- л. с.* — листовый след;
- к. д.* — клетки с дубильными веществами;
- в. в.* — вместилища выделений;
- с. с.* — сердцевина;
- др.* — древесина;
- ф. л.* — флоэма;
- п. л. в.* — первичные лубяные волокна

признаком строения его проводящей системы (Goebel, 1922; Тахтаджян, 1956; Имс, 1964), так как образование двух пучков — следствие не дихотомизации, а особого типа прохождения листовых следов по стеблю, обусловившего возможность появления симподиальных пучков (Namboodiri, Beck, 1968).

Внешние клетки прокамбиального тяжа, дифференцирующиеся в проводящий пучок, на ранней стадии его развития заполнены фенолами, исчезающими по мере утолщения стенок и превращения этих клеток в протофлоэмные волокна, которые заканчивают формирование до образования метаксилемы. Ситовидные элементы первичной флоэмы немногочисленны и недолговечны: иногда они функционируют лишь несколько дней (Gunckel, Wetmore, 1946b). Сердцевина побега паренхимная, со слизевыми вместилищами. Некоторые клетки заполнены фенолами и дубильными веществами.

Особенности строения луба лучше всего выражены в стволовой части дерева. Вторичная флоэма состоит из ситовидных элементов лубяных волокон, лучевой и тяжевой паренхимы, клетки которой с возрастом могут трансформироваться в склеренды.

В проводящей флоэме, прилегающей к камбиальной зоне (Лотова, 1968), ситовидные клетки квадратные в поперечном сечении. Радиальные ряды проводящих элементов расположены между тангентальными полосами клеток лубяной паренхимы. Протяженность полос паренхимы и расстояние между ними в радиальном направлении варьируют. Паренхимные клетки заполнены крахмалом. Сердцевинные лучи на поперечных срезах прикамбиальной зоны луба заметны плохо. Клетки лучевой паренхимы немного уже проводящих элементов и слегка вытянуты в радиальном направлении. Лубяные волокна в проводящей флоэме не дифференцированы.

В непроводящей флоэме (Лотова, 1968) радиальное расположение элементов обычно нарушается, так как ситовидные клетки сдавливаются разрастающимися клетками крахмалонесущей паренхимы (рис. 2). В этой зоне луба встречаются много-

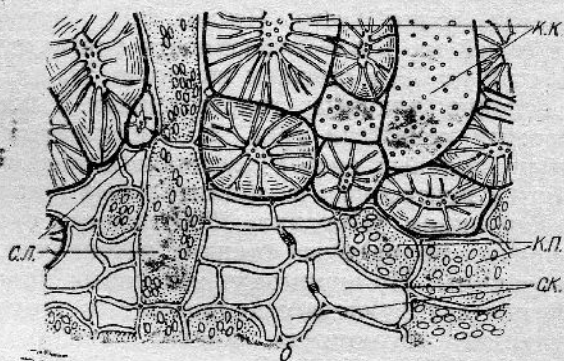
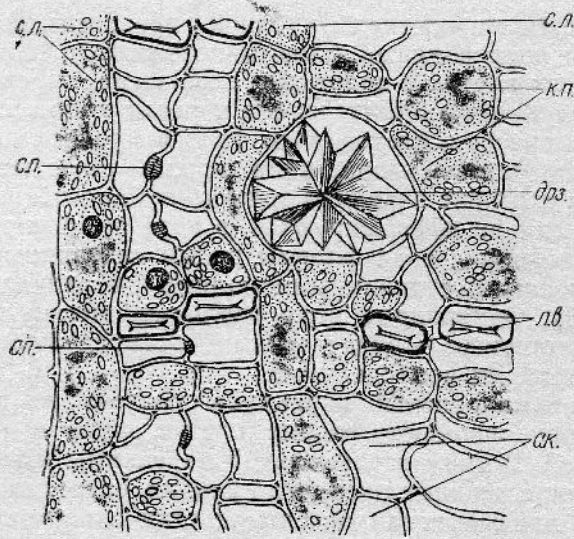


Рис. 2. Строение вторичной флоэмы гинкго на поперечных срезах

а — внутренний и *б* — периферический участок непроводящей флоэмы гинкго; *с. л.* — сердцевинные лучи; *к. к.* — каменные клетки; *к. п.* — крахмалоносная паренхима; *с. к.* — ситовидные клетки; *с. п.* — ситовидные поля; *дрз.* — друзы оксалата кальция *л. в.* — лубяные волокна

численные клетки с крупными друзами оксалата кальция (в среднем 14 клеток на 1 мм^2 поверхности поперечного среза). Серцевинные лучи в непроводящей флоэме хорошо заметны. Они всегда однорядные, обычно ровные, реже извилистые.

На поперечных срезах непроводящей флоэмы лубяные волокна имеют вид уплощенных таблитчатых клеток со слабо одревесневшими утолщенными стенками. Волокна одиночные или собраны в короткие тангентальные, реже радиальные цепочки. В радиальном направлении они расположены между ситовид-

ными элементами и клетками лубяной паренхимы. В периферической части непроводящей флоэмы появляются большие группы каменистых клеток с толстыми слоистыми одревесневшими стенками, несущими многочисленные поровые каналы. Из-за отсутствия каменистых клеток кора гинкго крошится и режется с трудом. Вследствие разрастания кристаллоносных клеток и образования склерейд элементы мягкого луба, особенно ситовидные клетки, сильно деформируются, в коре возникают разрывы.

На радиальных срезах флоэмы видны ситовидные элементы с многочисленными ситовидными полями на радиальных стенках (рис. 3). Однорядные поля овальные, вытянутые поперек стенки; многорядные — более мелкие, неопределенных очертаний, с несколькими прободениями.

Тяжи крахмалоносной паренхимы состоят из удлиненных клеток. В непроводящей флоэме клетки шире и короче, чем в проводящей. В тяже вертикальной паренхимы может быть до девяти клеток с друзьями оксалата кальция, расположенных одна под другой; чаще кристаллоносные клетки одиночные.

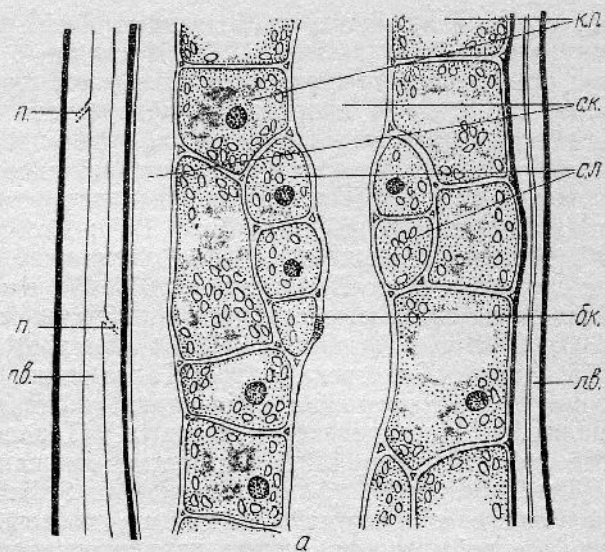
Сердцевинные лучи на продольных срезах однорядные, гомогенные, в вертикальном направлении они включают от одной до восьми клеток, чаще всего (около 50% лучей) две-три клетки. Число лучей на 1 мм² поверхности тангентального среза колеблется от 9 до 55, в среднем их около 30.

Лубяные волокна длинные, толстостенные с косо направленными поровыми каналами (рис. 3). Каменистые клетки на поперечных и продольных срезах выглядят одинаково.

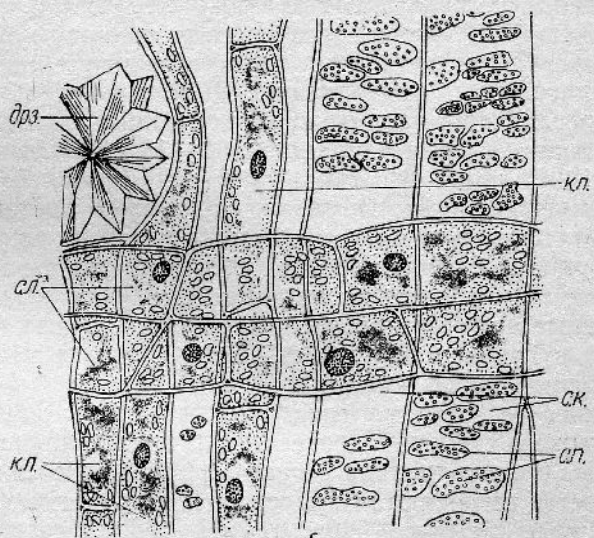
При обработке поперечных и тангентальных срезов проводящей флоэмы каролином (Прозина, 1960) иногда окрашивается каллоза в смежных радиальных стенках ситовидных элементов и лучевой паренхимы. По-видимому, некоторые клетки сердцевинных лучей, контактирующие с проводящими элементами, выполняют функцию «белковых» клеток хвойных растений (Strasburger, 1891; Jeffrey, 1926; Раздорский, 1949; Яценко-Хмелевский, 1961; Srivastava, 1963). В коре гинкго эти клетки свободны от крахмала только в прикамбиальной зоне, в которой морфологические особенности сердцевинных лучей плохо выражены. В непроводящей флоэме все клетки лучевой паренхимы содержат запасной крахмал.

Дилатационная зона непроводящей флоэмы узкая. Дилатируют лишь клетки тяжелой паренхимы, в которой впоследствии закладывается феллоген, образующий до 20 рядов тонкостенных однородных клеток пробки. Кора чешуйчатая. При образовании корки элементы мягкого луба сильно деформируются и облитерируются; структура лубяных волокон и каменистых клеток существенно не меняется.

Для выяснения анатомической эволюции голосеменных растений гинкго представляет несомненный интерес, так как в его



а



б

Рис. 3. Строение вторичной флоэмы гинкго на тангентальном (а) и радиальном (б) срезах

к. п.— крахмалосодержащая паренхима; с. л.— сердцевинные лучи; с. к.— ситовидные клетки; с. п.— ситовидные поля; б. к.— «белковая» клетка; л. в.— лубяные волокна; дрз.— друза оксалата кальция; п — поровые каналы

структуре сочетаются признаки, свойственные Archigymnospermae и Metagymnospermae (Jeffrey, 1926). Наличие в листовом прорыве двух проводящих пучков, мезархное развитие ксилемы в пучках черешков листьев проростков, присутствие в коре и сердцевине побегов секреторных вместилищ лизигенного происхождения наряду с особенностями репродуктивной системы сближают гинкговые с кордаитовыми, семенными папоротниками и саговниками (Coulter, 1909; Hill, Fraine, 1909; Coulter, Chamberlain, 1910; Яценко-Хмелевский, 1954; Тахтаджян, 1956; Комарницкий и др., 1962; Козо-Полянский, 1965). По организации проводящей системы гинкговые сходны с хвойными растениями (Coulter, 1909; Coulter, Chamberlain, 1910; Chamberlain, 1935; Greguss, 1955; Яценко-Хмелевский, 1954; Тахтаджян, 1956).

По анатомической топографии кора гинкго похожа на кору ногоплодниковых (Podocarpaceae) и тисовых (Taxaceae). Не случайно Мёллер (Moeller, 1882) поместил описание коры *Salisburia adiantifolia* Smith. (*Salisburia Ginkgo* Salisb., *Ginkgo biloba* L.) в разделе, посвященном анатомии тисовых, отметив, что, в отличие от хвойных, кора гинкго характеризуется чрезвычайно крупными размерами составляющих ее клеток.

У представителей ногоплодниковых и тисовых нет правильного чередования тангентальных полос твердого и мягкого луба, как у кипарисовых и таксодиевых. Лубяные волокна на поперечных срезах коры расположены короткими цепочками, разделенными в радиальном направлении 2—10 (*Podocarpus marcophyllus* D. Don.) или даже 14—17 (*Taxus baccata* L.) рядами элементов мягкого луба. В радиальном ряду клеток волокна всегда находятся между ситовидными элементами, как у кипарисовых, в то время как у гинкго они обычно расположены между ситовидными и паренхимными клетками. По сравнению с гинкго лубяные волокна ногоплодниковых и тисовых более многочисленны, с очень толстыми стенками и почти квадратными контурами поперечного сечения.

Анатомическое сходство гинкговых и ногоплодниковых проявляется также в строении древесины: годовые кольца нерезко отграничены, стенки трахеид имеют супротивную одно-двурядную поровость; встречаются красулы; сердцевинные лучи низкие, гомогенные (Jeffrey, 1926; Greguss, 1955).

Несмотря на большое анатомическое сходство гинкговых и хвойных, существенные различия в строении репродуктивных аппаратов исключают близкое родство этих порядков, но дают возможность предполагать, что общие черты организации их проводящих систем, особенно древесины, произошли независимо одна от другой и в дальнейшем эволюировали в одном направлении (Яценко-Хмелевский, 1954).

Наличие во вторичной флоэме ситовидных элементов с лестничным типом расположения ситовидных полей сближает гинкго

с папоротникообразными и саговниками. У папоротников ситовидные участки имеются на всех стенках (Esau et al., 1953), у саговников они приурочены к радиальным и конечным стенкам ситовидных клеток (Jeffrey, 1926; Тахтаджян, 1956).

Во флоэме гинкго наблюдаются все переходы от многорядно-беспорядочного расположения различных по размерам ситовидных полей на радиальных стенках проводящих элементов к однорядному их расположению, при котором ситовидные участки приобретают более или менее одинаковые размеры и овальные очертания, вытянутые поперек стенки, но никогда не встречаются ситовидные клетки с округлыми однорядными ситовидными полями, характерными для хвойных растений.

Выводы

1. Вторичная флоэма гинкго состоит из ситовидных элементов, тяжелой, вертикальной, и лучевой, горизонтальной, систем паренхимы и лубяных волокон. Некоторые клетки сердцевинных лучей, контактирующие с ситовидными элементами проводящей флоэмы, видимо, выполняют функцию «белковых» клеток, характерных для луба хвойных растений. Клетки тяжелой паренхимы в непроводящей флоэме могут трансформироваться в кристаллоносные и каменные клетки.

2. Анатомическая топография коры гинкго сходна с таковой ногоплодниковых и тисовых. Однако у хвойных растений лубяные волокна располагаются между ситовидными элементами в радиальном ряду клеток, а у гинкго они лежат между проводящими и паренхимными клетками.

3. Кора гинкго отличается от коры хвойных растений строением ситовидных клеток с многорядными, различными по размерам ситовидными полями на радиальных стенках и наличием в паренхимных клетках крупных друз оксалата кальция. Минеральные включения в коре хвойных могут быть представлены либо кристаллическим песком (ногоплодниковые, тисовые, таксодиевые, кипарисовые), либо одиночными кубическими или призматическими кристаллами оксалата кальция (сосновые).

4. В проводящей системе гинкго сочетаются эволюционно разновозрастные признаки. Гетерохрония признаков прежде всего проявляется в отсутствии параллелизма в строении проводящих элементов древесины и луба, присущего многим архегониальным (Esau et al., 1953; Яценко-Хмелевский, 1961): наряду с трахеидами с округлыми супротивными одно-двурядными порами на радиальных стенках, свойственными высшим голосеменным (Яценко-Хмелевский, 1958), гинкго имеет ситовидные элементы с более примитивным, лестничным типом расположения ситовидных полей на радиальных стенках, встречающимся не только у саговниколистных, но и у папоротникообразных.

- Имс А. 1964. Морфология цветковых растений. М., «Мир».
- Козо-Полянский Б. М. 1965. Курс систематики высших растений. Изд-во Воронежск. ун-та.
- Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А. 1962. Систематика растений. М., Учпедгиз.
- Лотова Л. И. 1968. Структурные изменения вторичного луба сосен в связи с образованием корки.— Вестн. Моск. ун-та, серия биол., № 6.
- Прозина М. Н. 1960. Ботаническая микротехника. М., «Высшая школа».
- Раздорский В. Ф. 1949. Анатомия растений. М., «Советская наука».
- Тахтаджян А. Л. 1956. Высшие растения. I. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1954. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1958. Происхождение покрытосеменных по данным внутренней морфологии их вегетативных органов.— Бот. журн., 43, № 3.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1961. Краткий курс анатомии растений. М., «Высшая школа».
- Chamberlain C. J. 1935. Gymnosperms. Structure and evolution. Chicago.
- Coulter J. M. 1909. Evolutionary tendencies among gymnosperms.— Bot. Gaz., 48, № 2.
- Coulter J. M., Chamberlain C. J. 1910. Morphology of gymnosperms. Chicago.
- Esau K., Cheddle V. Y., Gifford E. M. 1953. Comparative structure and possible trends of specialization of the phloem.— Amer. J. Bot., 40, № 1.
- Goebel K. 1922. Organographie der Pflanzen. III Teil. Samenpflanzen. Jena.
- Greguss P. 1955. Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest.
- Gunckel J. E., Wetmore R. H. 1946a. Studies of development in long shoots and short shoots of *Ginkgo biloba* L. I. The origin and pattern of development of the cortex, pith and procambium.— Amer. J. Bot., 33, № 4.
- Gunckel J. E., Wetmore R. H. 1946b. Studies of development in long shoots and short shoots of *Ginkgo biloba* L. II. Phyllotaxis and the organization of the primary vascular system; primary phloem and primary xylem.— Amer. J. Bot., 33, № 6.
- Hill T. G., Fraïne E. de. 1909. On the seedling structure of gymnosperms. III.— Ann. Bot., 23, № 89.
- Holdheide W. 1944. Rindenanatomische Untersuchungen.— Forstwiss. Zbl. und Tharandter forstl. Jahrbuch., H. 1.
- Jeffrey E. C. 1926. The anatomy of woody plants. Chicago.
- Léger F. J. 1897. Recherches sur l'origine et les transformations des éléments libériens.— Mem. Soc. Linn. Normandie, 19 (цит. по: Gunckel J. E., Wetmore R. H., 1946b).
- Moeller J. 1882. Anatomie der Baumrinden. Berlin.
- Namoodiri K. K., Beck C. B. 1968. A comparative study of the primary vascular system of conifers. III. Stellar evolution in gymnosperms.— Amer. J. Bot., 55, № 4.
- Seward A. C., J. Gowan. 1900. The maidenhair tree (*Ginkgo biloba* L.).— Ann. Bot., 14, № 53.
- Srivastava L. M. 1963. Secondary phloem in the Pinaceae.— Univ. Calif. Publ. Bot., 36, № 1.
- Strasburger E. 1891. Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in der Pflanzen.— Histologische Beiträge, H. 3.
- Tobler F. 1938. Beobachtungen über den Bau von einigen Bastfasern. I und II.— Ber. Dtsch. bot. Ges., 56, H. 6.