

УДК 581.824.2:582.737:582.738

СРАВНИТЕЛЬНАЯ АНАТОМИЯ КОРЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ ПОДСЕМЕЙСТВ *CAESALPINIOIDEAE* И *MIMOSOIDEAE* (СЕМ. *LEGUMINOSAE*)

Л.И. Лотова, М.В. Нилова

Анатомическое изучение коры началось еще в начале XIX в. (Hartig, 1837; Мерклин, 1857), но до сих пор сведений о строении этого комплекса тканей у представителей разных систематических групп явно недостаточно для того, чтобы можно было судить о таксономическом и диагностическом значении его признаков. Это в полной мере относится и к семейству *Leguminosae*, несмотря на его важное практическое и фитоценотическое значение.

Семейство *Leguminosae* делят на 3 подсемейства: *Caesalpinioideae*, *Mimosoideae* и *Papilionoideae*. Представители первых двух произрастают в тропических и субтропических областях земного шара. Р. Полхилл (Polhill и др., 1981), а в дальнейшем и А.Л. Тахтаджян (1987; Takhtajan, 1997), считают наиболее архаичными внутропические древесные цезальпиниевые, прежде всего роды *Gleditschia*, *Gymnocladus*, *Ceratonia*, *Cercis*. Современные молекулярные данные подтверждают примитивность цезальпиниевых по отношению к двум другим подсемействам и указывают на большую архаичность трибы *Cercideae* (*Adenolobus*, *Bauhinia*, *Cercis*, *Griffonia*) (Lewis et al., 2005). По мнению W.C. Dickison (1981), в каждом подсемействе есть представители, демонстрирующие и примитивные, и продвинутое морфолого-анатомические признаки, но к строению коры они не имеют отношения.

Цель нашей работы состояла в попытке выяснить, в каком из выбранных нами подсемейств кора имеет более примитивное строение, при этом мы учитывали тип ситовидных пластинок, соотношение между склереидами и волокнами, строение лучей, наличие вместилищ выделений и др. Задачей нашего исследования было выявление разнообразия анатомических признаков коры в пределах этих подсемейств и выяснение возможности их использования в диагностических целях.

Литература о строении флоэмы цезальпиниевых и мимозовых скудна. Только работа S.J. Costa et al. (1997) представляет большой интерес, так как в ней подробно описано строение коры 8 видов мимозовых и 9 видов цезальпиниевых Бразилии. Краткие описания коры некоторых представителей этих подсемейств приведены в работах J. Moeller (1882), T. Handa (1937, 1938) и K. Esau (1970), некоторые особенности отдельных элементов коры и флоэмы у ряда видов отмечены С. Sanio (1860),

M.H. Douliot (1889), H. Solereder (1908), A.F. Hemenway (1913), L.H. MacDaniels (1918), K.J. Dormer (1945), C.R. Metcalfe, L. Chalk (1950), но всех этих данных мало для суждения об общих закономерностях развития и строения флоэмы и коры в целом у представителей этих подсемейств.

Нами изучена анатомия коры однолетних стеблей, многолетних ветвей и стволов 13 видов из 8 родов подсемейства *Caesalpinioideae* и 5 видов из 3 родов подсемейства *Mimosoideae*. Материал для исследования был собран в Ботаническом саду МГУ им. М.В. Ломоносова, получен из ботанических садов Баку (Азербайджан), Батуми (Грузия), Кириша (Турция), Ташкента (Узбекистан), Хайфы (Израиль), природных местообитаний Южного Вьетнама (заповедник Нам Кат Тьен) и Кубы.

Исследования коры проведены по стандартной анатомической методике (Лотова, Тимонин, 1997) на поперечных и продольных радиальных и тангенциальных срезах. Одревеснение элементов выявляли последовательной обработкой срезов флороглюцином и соляной кислотой, наличие крахмала — раствором йода в водном растворе йодида калия, маслянистых веществ — спиртовым раствором судана IV. Измерения проводили окулярным микрометром, визированным по объективной линейке. Рисунки выполнены с помощью рисовального аппарата РА-1.

Результаты исследования представителей подсемейства *Caesalpinioideae*

Azelia xylocarpa Craib
(материал из Вьетнама)

Дерево высотой до 30 м. Однолетний стебель слегка ребристый. Эпидерма обычного строения. Феллоген закладывается субэпидермально и образует 3—4 слоя уплощенных клеток феллемы, заполненных фенольным содержимым. Первичная кора паренхимная, лишь местами в ней встречаются участки клеток уголково-пластинчатой колленхимы. Некоторые паренхимные клетки слабо одревесневают. В первичной коре встречаются волокна, собранные в небольшие группы. Клетки крахмалоносного влагалища с темно-бурым содержимым.

Наружная часть стелы представлена крупными массивами сильно одревесневших волокон протофлоэмы, некоторые из них скреплены склереидами (рис. 1, А). Вторичная флоэма преимущественно мелкоклеточная с диффузно расположенными

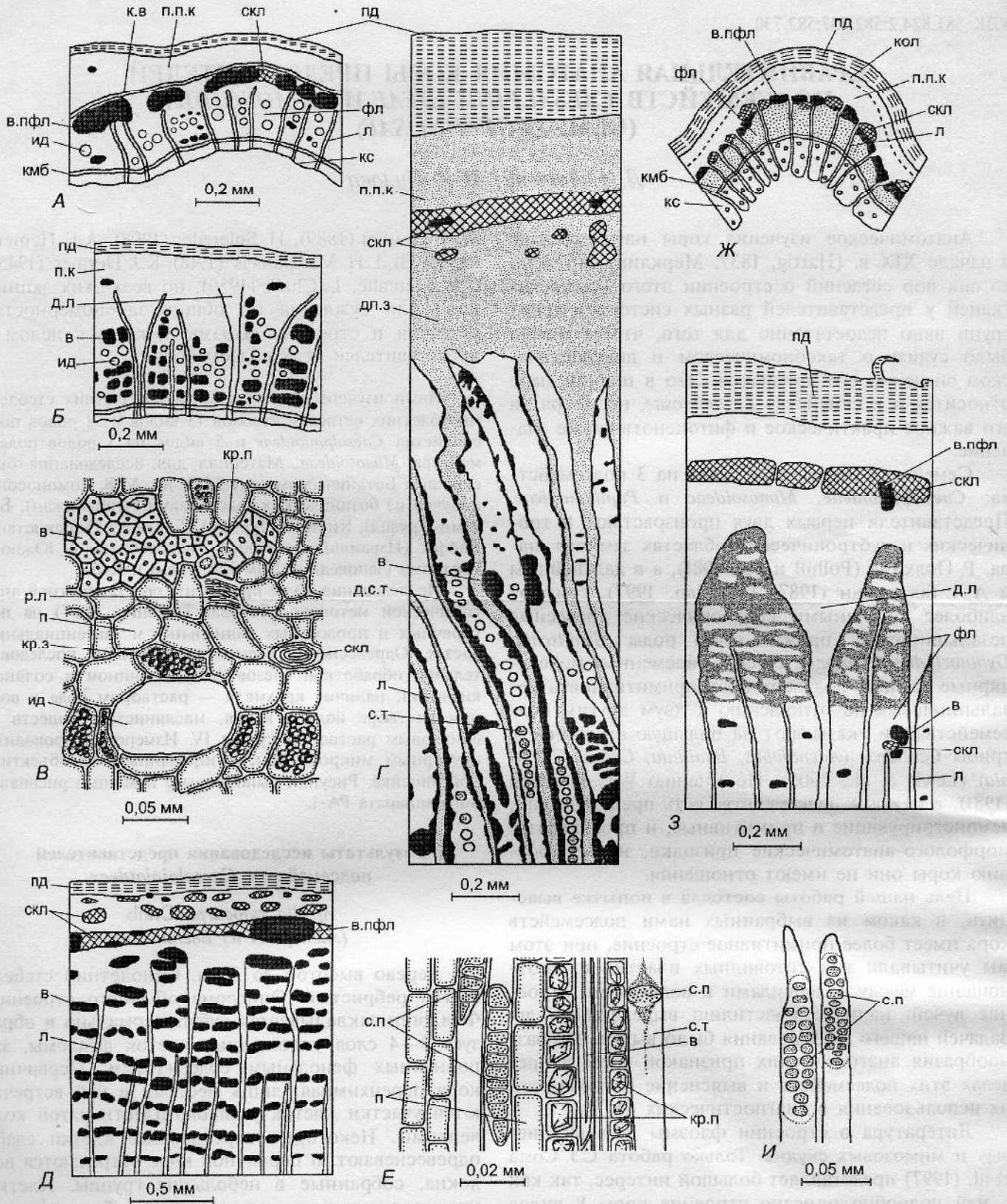


Рис. 1. Схемы строения однолетних (А, Ж), многолетних (Б, Д) ветвей и стволов (Г, З) и детали строения коры (В, Е, И) 5 видов пезальпиниевых.

А, Б — *Azelia xylocarpa*; В — вторичная флоэма *Azelia xylocarpa*, поперечный срез; Г — *Bauhinia scandens*, радиальный срез; Ж, З — *Ceratonia siliqua*, радиальный срез; И — ситовидные трубки *Ceratonia siliqua*. в — волокна вторичной флоэмы, в.пфл — волокна протофлоэмы, д.з — дилатирующая зона, д.л — дилатирующий луч, д.с.т — дилатирующие ситовидные трубки, ид — идиобласт, к.в — крахмалоносное влагалище, к.с — камбий, кол — колленхима, кр.з — крахмальные зерна, кр.п — кристаллоносная паренхима, кс — ксилема, л — луч, п — паренхима, пд — перидерма, п.п.к — паренхима первичной коры, р.л — роговой луб, скл — склереиды, с.п — ситовидное поле, с.т — ситовидная трубка, фл — флоэма

ми очень крупными тонкостенными идиобластами. Во флоэме встречаются немногочисленные группы волокон и отдельные склереиды. Лучи ровные, не дилатирующие.

В 3—4-летних ветвях первичная кора имеет то же строение, что и в однолетних стеблях, но крахмалоносное влагалище не выражено. Волокна протофлоэмы сильно раздвинуты. Зона вторичной флоэмы в 3—4 раза шире первичной коры. Группы волокон флоэмы имеют тенденцию к расположению тангенциально вытянутыми группами (рис. 1, Б). Идиобласты, по видимому, заполненные слизью, распределены на поперечных срезах неравномерно. Лучи строго радиальные или слегка изогнутые, некоторые из них в наружной части флоэмы дилатируют.

По анатомической топографии кора стволосходна с корой многолетних ветвей, но значительно толще. В ее наружной сильно паренхиматизированной зоне много собранных в крупные группы склереид с толстыми сильно одревесневшими слоистыми оболочками. Паренхимные клетки заполнены ярко-желтым содержимым.

Вторичная флоэма состоит из ситовидных трубок, тяжелой крахмалоносной и кристаллоносной паренхимы, волокон, слизевых идиобластов и довольно немногочисленных склереид (рис. 1, В). Ситовидные трубки заметны только в проводящей зоне флоэмы молодых стеблей. Длина члеников 164 мкм, диаметр 20—24 мкм. Ситовидные пластинки простые. Сопровождающих клеток вдоль каждого членика 2—3, но многие из них практически не заметны.

Клетки тяжелой паренхимы с обильными крупными крахмальными зернами, лишь некоторые из них с желтым содержимым. Кристаллоносная паренхима, приуроченная к волокнам, представлена длинными тяжами довольно крупных клеток, каждая из которых содержит по одному многогранному кристаллу оксалата кальция размером 48 × 32 мкм. Слизевые идиобласты — очень длинные широкие клетки с тупоклиновидными окончаниями. Они окружены паренхимными клетками. Большинство идиобластов пустые. Местами во флоэме встречаются участки облитерированных клеток (роговой луб). Лучи гомоцеллюлярные, но конечные клетки нередко почти стоячие. Чаще всего лучи 1—3-рядные, разной слойности, в наружной зоне флоэмы они дилатируют. Клетки лучей с желтым содержимым.

Bauhinia scandens L.

(материал из Вьетнама)

Лиана. Однолетний стебель в поперечном сечении округлый или слегка ребристый. Очень рано в эпидерме закладывается феллоген, образующий несколько слоев феллемы из уплощенных клеток.

Иногда в перидерме встречаются небольшие группы волокон.

Первичная кора паренхимная, 8—10-слойная. Ее клетки уплощенные, вытянутые в тангенциальном направлении, расположены они довольно рыхло. Клетки заполнены желтым содержимым, возможно флорафенами. Первичная флоэма представлена немногочисленными группами волокон, между которыми развиваются склереиды. Оболочки волокон и склереид сильно одревесневают. С внутренней стороны к механическим элементам примыкает узкая зона тонкостенных клеток — остатков первичной флоэмы. Строение эвстелы переходного типа между пучковым и непучковым. Лучи слегка искривлены, однорядные или иногда двурядные. Во вторичной флоэме многочисленные мелкие группы волокон, число которых существенно увеличивается с возрастом, как и размеры их поперечных сечений. В очертаниях волокна округло-многоугольные, оболочки их неодревесневшие за исключением мест контактов нескольких клеток. Оболочки слегка желатинизированы.

Стволовая кора мощная (рис. 1, Г), с многослойной перидермой, корка в исследованном нами материале не обнаружена. Первичная кора сохраняется долго, от вторичной флоэмы она отделена зоной, состоящей из склереид, в которую включены немногочисленные волокна первичной флоэмы.

Внутри от склеренхимной зоны расположена мощная зона дилатации вторичной флоэмы, в которой встречаются отдельные группы склереид. Дилатация диффузно-лучевая, но преобладает диффузная. Лучи, расположенные в непроводящей и проводящей зонах флоэмы, сильно искривлены и имеют тенденцию к агрегированию. Клетки лучей непроводящей флоэмы вытянуты в тангенциальном направлении. Первичная кора, зона дилатации и все лучи ярко-желтые из-за наличия флорафенов. Участки флоэмы, расположенные между лучами, состоят преимущественно из неодревесневших волокон. Тонкостенные элементы флоэмы плохо различимы из-за сильной деформации. Паренхимных клеток немного, содержимое в них не выявлено. Стенки ситовидных трубок, расположенных в один ряд между лучами, выявляются только в проводящей зоне флоэмы, в непроводящей они практически облитерированы и напоминают роговой луб. Оболочки ситовидных трубок толстые, обычно желтоватые. Ситовидные пластинки простые, расположены они перпендикулярно продольной оси членика или слегка наклонно. В непроводящей флоэме много кристаллоносной паренхимы, обычно она приурочена к скоплениям волокон и склереид, иногда образует обкладку лучей. Кристаллоносные клетки составляют длинные тяжи. Кристаллы многогранные или ромбоэдрические. Лучи гомоцеллюлярные.

Cassia siamea Lam.
(материал из Вьетнама)

Дерево высотой до 30 м. Однолетний стебель в поперечном сечении округлый. Эпидерма обычного строения, первичная кора состоит преимущественно из паренхимы, но встречается также уголково-пластинчатая колленхима. Крахмалоносное влагалище достаточно хорошо выражено. Феллоген закладывается в субэпидермальном слое и образует к концу сезона несколько слоев уплощенных клеток феллемы.

Эвстела сначала имеет пучковое строение, потом оно становится непучковым. Волокна протофлоэмы собраны в 3—4-слойные группы, образующие практически сплошное кольцо на поперечном срезе. Оболочки волокон одревесневшие. Вторичная флоэма мелкоклеточная, состоит только из тонкостенных элементов. Лучи однорядные, редко двурядные.

В многолетних ветвях в первичной коре формируются многочисленные группы склереид (рис. 1, Д). Волокна протофлоэмы также соединены крупными группами склереид и составляют сплошной слой толщиной около 90 мкм. Вторичная флоэма состоит из тонкостенных клеток и большого числа групп волокон, расположенных тангенциальными тяжами. Одревесневшие элементы ассоциированы с клетками тяжелой паренхимы, содержащими крупные многогранные кристаллы оксалата кальция. Ситовидные трубки хорошо выражены, ситовидные пластинки преимущественно сложные (с 5—10 ситовидными полями), реже простые (рис. 1, Е). Лучи гомоцеллюлярные, из лежащих клеток. Лучевая паренхима запасующая, иногда в ней встречаются кристаллы оксалата кальция. Дилатация диффузная.

Ceratonia siliqua L.
(материал из Израиля и Турции)

Невысокое (до 10 м) дерево или крупный кустарник. Молодой однолетний стебель угловатый, более зрелый (5—6 мм в диаметре) в поперечном сечении округлый. Эпидерма с простыми изогнутыми, прижатыми к стеблю или отстоящими от него крючковидными волосками. Эпидермальные клетки с толстыми наружными и клиновидными антиклинальными стенками. Кутикула тонкая, местами на ее поверхности встречаются гранулы эпикутикулярного воска. Феллоген закладывается в субэпидермальном слое или непосредственно под ним.

Первичная кора паренхимная с 1—2-слойной гиподермой, клетки которой заполнены флорафенами. Остальная часть первичной коры 13—17-слойная, 4—5 наружных ее слоев состоят из уголкового колленхимы, а внутренние — из паренхимных кле-

ток с крахмальными зернами. Крахмалоносное влагалище не выражено.

Волокна протофлоэмы, собранные в группы по 5—40 штук, часто соединены вытянутыми в тангенциальном направлении склереидами (рис. 1, Ж) с сильно одревесневшими пористыми стенками. Снаружи к волокнам вплотную примыкают кристаллоносные клетки.

Вторичная флоэма мелкоклеточная, клетки расположены без определенного порядка, ситовидные трубки четко не выявляются. В самой наружной части вторичной флоэмы встречаются крупные округлые идиобласты с бурым содержимым. В более старых стеблях наружная часть флоэмы состоит преимущественно из крахмалоносных клеток. Местами встречаются участки роговой ткани, вытянутые в тангенциальном или радиальном направлениях. Тяжевая паренхима запасующая и кристаллоносная, последняя в очень длинных тяжах, в каждой клетке по одному многогранному или призматическому кристаллу. В большинстве случаев кристаллоносная паренхима приурочена к волокнам протофлоэмы или склереидам. Лучи 1—2-рядные, многочисленные, преимущественно гомоцеллюлярные из стоячих клеток, часто заполненных флорафенами.

Поверхность стволовой коры неровная из-за растрескивания перидермы, куски которой на концах загнуты вверх. Феллема мелкоклеточная, ее клетки более или менее прямоугольные, тонкостенные. Во внутренних клетках нередко многогранные кристаллы оксалата кальция. Первичная кора паренхимная. Небольшие группы волокон протофлоэмы и соединяющие их крупные массивы склереид составляют сплошной слой толщиной около 90 мкм (рис. 1, З). Одревесневшие элементы ассоциированы с многочисленными кристаллоносными клетками.

На поперечных срезах наружные участки вторичной флоэмы, находящиеся между сильно дилатированными лучами, имеют очертания вытянутых в радиальном направлении, иногда изогнутых треугольников. Во флоэме хорошо видны небольшие группы слабо одревесневших волокон и многочисленные ситовидные трубки. Длина членков 250 мкм, диаметр 20—30 мкм. Ситовидные пластинки находятся на радиальных стенках, в некоторых ситовидных пластинках ситовидные поля расположены в два ряда (рис. 1, И). Остальная часть флоэмы представлена облитерированными клетками, напоминающими роговую ткань. Полости клеток заполнены красно-коричневым содержимым. Кристаллоносной паренхимы мало. Тяжевая паренхима крахмалоносная.

Внутренняя часть вторичной флоэмы состоит из ровных рядов тонкостенных клеток и небольшого числа волокон, расположенных диффузно или мелкими группами. Оболочки волокон неодревес-

невшие. Ситовидные трубки хорошо выражены, во многих из них видны перерезанные ситовидные пластинки. Рядом находятся очень мелкие сопровождающие клетки с плотным содержимым. Во флоэме много паренхимы, клетки которой в поперечном сечении мельче ситовидных трубок.

Лучи во внутренней части вторичной флоэмы ровные 1—4-рядные, 5—35-слойные, часто обрамленные кристаллоносными клетками. Лучевая паренхима запасующая, иногда в ней встречаются кристаллы оксалата кальция. Лучи гомоцеллюлярные и гетероцеллюлярные, состоящие из лежащих и квадратных клеток.

Cercis L.

Нами исследована кора двух видов: *Cercis chinensis* Bunge (материал из Узбекистана) и *C. siliquastrum* L. (из Азербайджана). Первый — кустарник или маленькое дерево (до 5 м высотой), второй — небольшое (высотой 5—8 м) дерево. По строению коры оба вида очень сходны. Однолетний стебель в очертании округлый. Эпидермальные клетки *C. chinensis* немного крупнее, чем у *C. siliquastrum*, наружные стенки эпидермы которого мелкобугорчатые. Феллоген закладывается в эпидерме, образуя к середине вегетационного периода 2—4 слоя клеток феллемы.

Первичная кора толщиной около 20 мкм. У *C. siliquastrum* 2—3 слоя субэпидермальных клеток с бурым содержимым. Типичной колленхимы нет, но в некоторых стеблях обоих видов вся ткань первичной коры состоит из клеток с неравномерно утолщенными стенками, напоминающая колленхиму. В более старых ветках колленхима хорошо заметна. Внутренняя часть первичной коры состоит из 2—3 слоев паренхимных клеток с утолщенными стенками. Крахмалоносное влагалище не выражено, и паренхима первичной коры примыкает к волокнам протофлоэмы, собранным в небольшие группы.

Ствол с мощной растрескивающейся чешуйчатой коркой (рис. 2, А). Феллема в каждой перидерме корки многослойная, клетки прозрачные, пустые. Омертвевшие участки вторичной флоэмы, находящиеся между перидермами, состоят из деформированных клеток. Местами образуются очаги очень крупных паренхимных клеток с одревесневшими стенками. Такие же группы клеток, но более мелкие, выражены в наружной части флоэмы.

Толщина всей флоэмы до корки 125—130 мкм. Граница между проводящей и непроводящей зонами не выражена, так что флоэма на всем протяжении имеет однородное строение. Она состоит из ситовидных трубок, тяжелой паренхимы, волокон и лучей. Членики ситовидных трубок длиной около 50 мкм и диаметром 17 мкм. Ситовидные пластинки простые. Сопровождающие клет-

ки изредка заметны только на поперечном срезе. На тангенциальном срезе хорошо выражена ярусность в расположении члеников ситовидных трубок (рис. 2, Б). Тяжелая паренхима запасующая и кристаллоносная с многогранными одиночными кристаллами в каждой клетке. Волокна разных размеров, округлые в поперечном сечении, расположены диффузно, поодиночке или группами разных размеров.

Лучи преимущественно гомоцеллюлярные, изредка краевые клетки сильно вытянуты в длину, и луч становится гетероцеллюлярным. Лучи 1—6-рядные, 4—35-слойные. Некоторые лучи в наружной части флоэмы дилатируют.

Delonix regia Rafin. (материал с Кубы)

Дерево (высотой до 10—15 м) с широкой кроной. Однолетний стебель голый, в поперечном сечении округлый. Эпидерма обычного строения. Первичная кора 10—15-слойная, паренхимная, состоящая из разновеликих клеток. В первичной коре встречаются склереиды. Обычно на второй год жизни стебля в субэпидермальном слое закладывается феллоген и развивается перидерма. Феллема многослойная, ее клетки вытянуты в тангенциальном направлении, тонкостенные, пустые. Феллодерма четко не выражена.

Граница между первичной корой и стелой состоит из склереид, некоторые из них содержат по одному кристаллу оксалата кальция. Вплотную к слою склереид примыкают крупные группы волокон протофлоэмы (рис. 2, В). Со временем между ними также образуются склереиды, нередко вытянутые в тангенциальном направлении.

Элементы вторичной флоэмы расположены без особого порядка. Волокна диффузные, одиночные или собранные в группы. Во флоэме встречаются идиобласты (рис. 2, Д) в виде широких длинных клеток, заполненных маслянистым содержимым. На продольных срезах можно видеть, что идиобласты возникают при гипертрофии одиночных клеток тяжелой или лучевой паренхимы. Лучи гомоцеллюлярные.

Вторичная флоэма в многолетних ветвях и стволах чуть тоньше корки. Она состоит из ситовидных трубок с сопровождающими клетками, клеток тяжелой паренхимы, идиобластов, лучей и редких волокон и склереид.

Членики ситовидных трубок длиной 215—375 мкм, диаметром 8—10 мкм, их скошенные конечные стенки имеют по 5—11 ситовидных полей. Сопровождающие клетки выявляются редко, их не более четырех вдоль продольной стенки членика ситовидной трубки. Тяжелая паренхима запасующая и кристаллоносная, с одиночными кристаллами в каждой клетке. Идиобластов много, особенно хорошо они видны на тангенциальных срезах, но

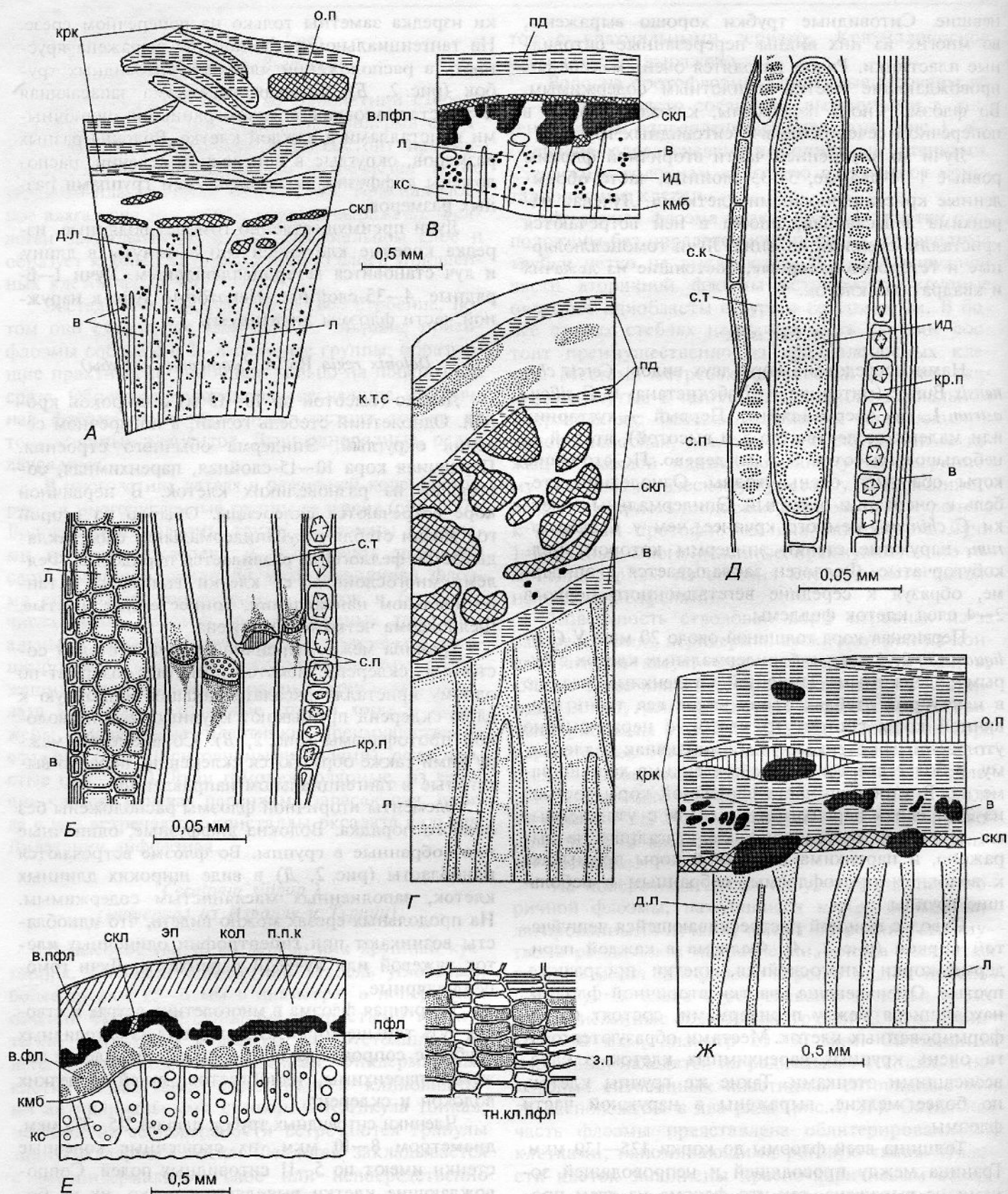


Рис. 2. Схемы строения стволов (А, Г, Ж), однолетнего (Е) и двулетнего (В) стебля и детали строения вторичной флоэмы (Б — тангенциальный срез, Д — радиальный срез).

А, Б — *Cercis siliquastrum*, В—Д — *Delonix regia*, Е, Ж — *Gymnocladus dioica*.

в.фл. — вторичная флоэма, з.п. — запасная паренхима, кр.к. — корка, к.т.с. — клетки с темным содержимым, о.п. — одревеснивающая паренхима, ифл. — протофлоэма, с.к. — сопровождающая клетка, тн.кл.пфл. — тонкостенные клетки протофлоэмы, эп. — эпидерма. Остальные обозначения см. на рис. 1

в непроводящей зоне флоэмы обычно деформируются.

В коре старых стволов вторичная флоэма разделена на участки, разграниченные лучами и тангенциальными слоями паренхимных клеток (рис. 2, Г). Остальные элементы флоэмы (ситовидные трубки, тяжевая паренхима, волокна) уплотнены, границы между клетками плохо заметны, некоторые клетки заполнены красновато-бурым содержимым. Лучи гомоцеллюлярные, обычно 1–2-рядные, иногда более широкие, 5–40-слойные, некоторые клетки содержат по одной друзе.

Корка чешуйчатая, очень толстая, некоторые чешуи сильно склерифицированы, волокна в них плохо заметны. Тонкостенные элементы флоэмы сильно деформированы. В чешуях встречаются крупные группы паренхимных клеток с желтым содержимым, в небольшом количестве они встречаются и в непроводящей зоне вторичной флоэмы, прилегающей к внутренней перидерме. Перидермы, разделяющие отмершие участки флоэмы, имеют такое же строение, как и первая, наружная перидерма, но феллема в них более многослойная.

Gleditschia Clayton ex L.

Исследована кора однолетних стеблей, многолетних ветвей и стволов 5 видов: *Gleditschia caspica* Desf. (материал из Азербайджана), *G. delavayi* Franch., *G. japonica* Miq., *G. macracantha* Desf. (образцы из Узбекистана) и *G. triacanthos* L. (материал из ботсада МГУ и из Азербайджана).

Однолетние стебли в поперечном сечении округлые или овальные. Эпидерма с очень толстыми (до 7,5 мкм) внешними стенками, причем между антиклинальными стенками клиновидно вдается кутикула. Чечевички закладываются рано, а феллоген стебля значительно позднее, в конце вегетационного периода, образуя несколько слоев тонкостенных клеток пробки и однослойную феллодерму. Феллоген обычно закладывается субэпидермально, реже — в эпидерме. Иногда тангенциальные деления клеток, приводящие к образованию феллогена, происходят и в эпидермальных, и в субэпидермальных клетках в одном и том же стебле. После развития перидермы эпидерма растрескивается и местами слущивается.

В молодом стебле колленхимы либо нет, либо она плохо развита, в этом случае вся первичная кора состоит из паренхимы, иногда в ней развиваются склереиды, собранные в небольшие группы. Толщина первичной коры 50–60 мкм.

Эвстела непучкового строения. Протофлоэма представлена волокнами, в однолетнем стебле их группы вытянуты в тангенциальном направлении. Склереид между ними мало. В двухлетних стеблях нередко появляются довольно крупные толстостенные склереиды, часто с кристаллами оксалата кальция.

Вторичная флоэма состоит преимущественно из клеток с тонкими стенками. Они расположены без особого порядка. На втором году жизни во флоэме появляются волокна, чаще всего одиночные или в тангенциальных тяжах.

В многолетних ветвях и стволах преобладает стереом (рис. 3, А), в котором волокна на поперечных срезах нередко трудно отличить от склереид. Во внутренней части флоэмы группы одревесневших клеток разных размеров и очертаний расположены беспорядочно, но у *G. delavayi* наблюдается тенденция к расположению элементов стереома и тонкостенных, часто деформированных клеток флоэмы нечеткими тангенциальными чередующимися слоями, разделенными лучами. В наружной части коры, под перидермой волокна и склереиды составляют сплошное одревесневшее кольцо. В стереоме много крупных многогранных кристаллов оксалата кальция (рис. 3, Б).

Проводящая зона флоэмы состоит из широкопросветных (до 17–18 мкм) ситовидных трубок, небольшого количества паренхимы и единичных волокон. Ситовидные пластинки, ориентированные почти радиально, сложные, из 8–10 или более ситовидных полей (рис. 3, В). Тяжевая паренхима запасающая, но крахмал в исследованном материале не обнаружен. Иногда клетки заполнены каплями жира. Стенки паренхимных клеток тонкие, изредка встречаются узелковые утолщения. Некоторые клетки заполнены бурым зернистым содержимым. Лучи гомоцеллюлярные, 5- и многослойные, 2–3- и более рядные, нередко дилатирующие. Некоторые лучи обрамлены клетками, содержащими друзы оксалата кальция.

По анатомическим признакам коры виды *Gleditschia* различить практически невозможно.

Gymnocladus dioica K. Koch (материал из ботсада МГУ)

Дерево высотой до 15 м. Однолетний стебель в очертании округлый. Эпидерма состоит из квадратных или вытянутых в радиальном направлении клеток. Кутикула толще наружных стенок. Первичная кора толщиной от 250 до 375 мкм. Она состоит из толстого слоя колленхимы (около 190 мкм) и нескольких слоев слегка деформированных паренхимных клеток. Местами паренхимы практически нет. В субэпидермальном слое колленхимы закладывается феллоген.

Группы волокон протофлоэмы составляют извилистый слой с узкими промежутками между ними (рис. 2, Е). Изнутри к ним примыкают 2–4 слоя паренхимных клеток, по-видимому, принадлежащих к внутренней части первичной флоэмы.

Клетки вторичной флоэмы расположены группами, разделенными 2–3-рядными лучами. Толщина флоэмы 13–15 мкм. Механических элементов в однолетней вторичной флоэме нет.

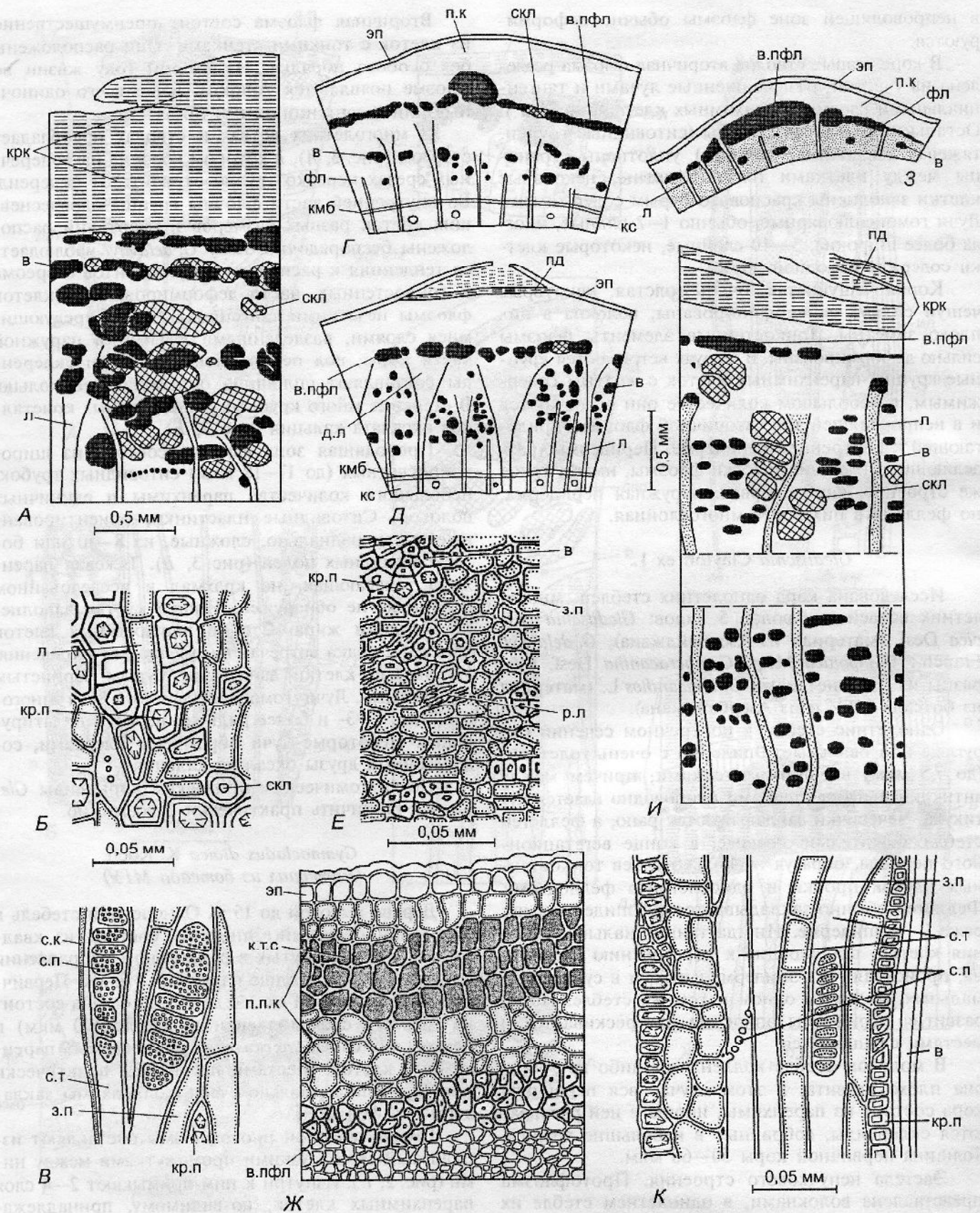


Рис. 3. Схемы строения однолетних стеблей (Г, З), двухлетней ветви (Д) и стволов (А, И) и детали строения коры (Б, В, Е, Ж, К). А-В — *Gleditschia* sp. Б, В — строение наружной (Б) и внутренней (В) зоны вторичной флоэмы, на поперечном (Б) и радиальном (В) срезах, Г-Е — *Acacia nerifolia*, Е — строение вторичной флоэмы, поперечный срез, Ж — однолетний стебель *Acacia melanoxylon*, поперечный срез, З-К — *Albizia julibrissin*, К — строение вторичной флоэмы, тангенциальный срез. з.п — запасочная паренхима, п.к — первичная кора, луб. Остальные обозначения см. на рис. 1 и 2

Кора многолетних ветвей и стволов имеет мощную чешуйчатую корку (рис. 2, Ж). Волокна первичной флоэмы сохраняются долго, часто они располагаются непосредственно близ корки и соединяются между собой тяжами склереид. Вторичная флоэма состоит из тонкостенных элементов, лишь в наружной ее части изредка развиваются склереиды или группы волокон.

На поперечном срезе многолетней ветви или ствола элементы непроводящей флоэмы слегка деформированы и имеют извилистые, неравномерно утолщенные стенки. Очень редко в непроводящей флоэме можно четко различить ситовидные трубки. Они располагаются диффузно среди клеток тяжелой паренхимы или группами по 2—3. Ситовидные трубки диаметром 17—20 мкм, длину члеников определить не удалось. Ситовидные пластинки сложные, имеющие до 10 ситовидных полей.

Тяжевая паренхима состоит из вытянутых в длину клеток. Крахмал в них не обнаружен, но в более узких клетках довольно много капель маслянистых веществ. Одиночные кристаллы оксалата кальция, как правило, находятся в так называемых септированных волокнах с одревесневшими стенками. Каждая клетка содержит по одному кристаллу. Септированные кристаллоносные волокна приурочены к обычным волокнам. Лучи 5—32-слойные, 1—4-рядные, гомоцеллюлярные.

Корка слоистая, в ней хорошо видны механические элементы в виде волокон, реже — склереид. Омертвевшие участки флоэмы, расположенные между перидермами, паренхиматизируются и одревесневают. Феллема состоит из клеток, вытянутых в тангенциальном направлении, почти квадратных и даже округлых в поперечном сечении. Большинство клеток пустые, некоторые заполнены бурым содержимым.

Результаты исследования представителей подсемейства *Mimosoideae*

Acacia Mill.

В нашем распоряжении были только полученные из Батуми образцы 1—4-летних ветвей трех видов рода: *A. dealbata* Link (дерево высотой 6—15 м), *A. melanoxylon* R.Br. (дерево высотой 8—15, иногда до 40 м), *A. neriifolia* A. Cunn. ex Benth. (кустарник или дерево высотой 3—8 м). По анатомическим признакам коры исследованные нами 3 вида *Acacia* довольно сходны.

Стебель в поперечном сечении более или менее округлый, или слегка ребристый, у *A. melanoxylon* очень молодые стебли трехгранные. Эпидерма состоит из округлых или овальных в очертаниях клеток с выпуклыми, толстыми, слегка слоисты-

ми наружными стенками и толстой кутикулой. Общая толщина стенки с кутикулой около 15 мкм. Первичная кора толщиной 90—100 мкм, плотная, паренхимная. Клетки хлорофиллоносные, наружные — изодиаметрические, многоугольные, внутренние — более мелкие, слегка уплощенные. У *A. melanoxylon* 2—3 внутренних слоя первичной коры заполнены бурым содержимым, по-видимому, танинами (рис. 3, Ж). Крахмалоносное влагалище четко не выражено. Феллоген субэпидермального происхождения.

На поперечном срезе однолетнего стебля хорошо заметны 7—8 довольно крупных скоплений протофлоэмных волокон, вдающихся в первичную кору, а мелкие группы образуют почти сплошной слой. Группы волокон разделены 1—2-слойными склереидами с толстыми одревесневшими стенками (рис. 3, Г). Таким образом, первичная кора отграничена от центрального цилиндра сплошным кольцом одревесневших элементов. С волокнами и склереидами ассоциирована кристаллоносная паренхима.

Флоэма состоит из трапецевидных участков разной ширины и дилатированных в разной степени лучей. Внутренняя часть флоэмы довольно плотная, мелкоклеточная. Примерно в середине ее толщины появляются мелкие группы клеток с фенольным содержимым, оболочки некоторых из них одревесневают. Элементы, слагающие флоэму, практически не различаются, они толстостенные и имеют тенденцию к образованию рогового луба (рис. 3, Е). Клетки лучей во внутренней части флоэмы более или менее квадратных очертаний, в наружной, дилатированной их части, — вытянуты в тангенциальном направлении. В их клетках встречаются одиночные многогранные кристаллы оксалата кальция.

В 2—4-летних ветках первичная кора немного толще, чем в однолетних, вследствие разрастания клеток, но не увеличения числа их слоев. Во вторичной флоэме дифференцируются волокна, собранные в многочисленные мелкие группы (рис. 3, Д). Идентификация гистологических элементов флоэмы возможна только на продольных срезах. Ситовидные трубки диаметром около 12,5 мкм состоят из длинных члеников. Тяжевая паренхима 3—4-клеточная, стенки некоторых клеток со слабо выраженными уголковыми утолщениями. Кристаллоносная паренхима обильная, приуроченная к одревесневшим волокнам и склереидам. Кристаллы многогранные.

Лучи гомоцеллюлярные, 1—30-слойные. Дилатация начинается с разрастания клеток лучей в тангенциальном направлении и последующего их деления. Очень крупные клетки в наружной части лучей у *Acacia dealbata*.

Albizzia julibrissin Durass.
(материал из Азербайджана
и Узбекистана)

Дерево высотой 6—15 м. Однолетние стебли в поперечном сечении округло-угловатые. Эпидерма состоит из клеток, сплюснутых в радиальном направлении с толстыми наружными стенками и неровной кутикулой. Феллоген закладывается в субэпидермальном слое. Перед этим его клетки приобретают почти квадратные очертания и последовательно делятся два раза тангенциальными перегородками. Внутренние из получившихся таким образом клеток становятся феллогеном. Феллемы в однолетнем стебле практически нет.

Первичная кора 8—10-слойная, толщиной 150—160 мкм. Клетки округло-угловатые, расположенные довольно плотно. Во внутреннем слое первичной коры нередки кристаллы оксалата кальция кубической или многогранной формы. Под первичной корой находятся слегка дуговидно изогнутые, вытянутые в тангенциальном направлении 4—8-слойные группы волокон протофлоэмы с одревесневшими оболочками. Наиболее крупные (до 10 слоев) из них расположены вдоль ребер (рис. 3, З). Волокна соединены немногочисленными склереидами.

Вторичная флоэма несколько тоньше первичной коры. Наиболее широкопросветные, угловатые в очертаниях ситовидные трубки расположены небольшими группами по 3—5 под волокнами протофлоэмы. Во вторичной флоэме много паренхимы. Во внутренней части вторичной флоэмы близ камбиальной зоны волокна расположены по одиночке или в редких группах. Лучи преимущественно 1—5-рядные, гомоцеллюлярные; радиальные стенки клеток с многочисленными простыми порами. На тангенциальных стенках поры редкие.

В многолетних ветвях и стволах кора толщиной до 3—3,5 мм, перидерма — до 0,15—0,20 мм. Феллема 20—25-слойная, состоит из клеток, сплюснутых в радиальном направлении. 10—15 внутренних слоев клеток светло-желтые, остальные — темные, сильно сплюснутые, толстостенные. Самые наружные слои феллемы отслаиваются толстыми чешуями. Феллодерма 2—3-слойная, слабо отличимая от дилатированной паренхимы первичной коры. Внешне она напоминает пластинчатую колленхиму. В некоторых клетках феллодермы, как и в паренхимных клетках первичной коры, встречаются ромбоэдрические кристаллы оксалата кальция. Внутрь от перидермы четко выражено почти сплошное кольцо одревесневших тканей, состоящее из групп волокон первичной флоэмы и соединяющих их склереид, небольшие скопления которых находятся также и в самых наружных слоях первичной коры. Склереиды и волокна ассоциированы с кристаллоносной паренхимой.

Крупные группы склереид развиваются и по всей толщине вторичной флоэмы, но их сравнительно немного и они приурочены большей частью к наружной зоне коры (рис. 3, И). Многие склереиды вытянуты в тангенциальном направлении. Их стенки пронизаны многочисленными поровыми каналами.

Остальная часть вторичной флоэмы состоит из ситовидных трубок и тяжелой паренхимы, волокон и 1—4-рядных лучей, клетки которых на поперечном срезе имеют неправильные очертания. Примерно до середины вторичной флоэмы лучи довольно ровные, радиальные, в наружной части флоэмы они в той или иной степени изогнуты.

Волокна расположены редкими рыхлыми группами, иногда между ними встречаются мелкие скопления склереид. Волокна в поперечном сечении округло-многоугольные, с сильно одревесневшими срединными пластинками и 1—2 желатинизированными слоями во вторичной оболочке. Между двумя группами волокон расположены тангенциальные слои тонкостенных элементов. Наиболее широкопросветные клетки представляют собой поперечные сечения ситовидных трубок. Паренхимные клетки более мелкие. Местами тонкостенные элементы облитерируют, образуя небольшие участки рогового луба. На радиальных срезах волокна составляют ровные продольные тяжи, армированные по краям кристаллоносной паренхимой с ромбоэдрическими кристаллами в клетках.

Длина члеников ситовидных трубок 200—300 мкм, диаметр 25—40 мкм. Ситовидные пластинки сложные, сильно скошенные, число ситовидных полей варьирует от 5 до 10 (рис. 3, К). Сопровождающие клетки практически не заметны. Тяжелая паренхима запасующая, из вытянутых в длину клеток. Тяжи 4—8-клеточные.

Дилатация диффузная, иногда слабо дилатируют лучи. Обычно они 15—30-слойные. Как и в молодых ветках, лучи гомоцеллюлярные.

Mimosa pudica L. (материал собран
в оранжерее ботсада МГУ)

Молодой стебель толщиной около 1 мм, в очертании округлый или овальный, с головчатыми железистыми волосками, сидячими или имеющими 2—3-клеточную ножку. Эпидерма на поперечном срезе состоит из квадратных или слегка прямоугольных, вытянутых в радиальном направлении клеток, наружные стенки которых слегка утолщенные и слоистые, кутикула тонкая. Первичная кора толщиной около 40 мкм, паренхимная, 4—5-слойная. Клетки расположены довольно плотно, в некоторых из них встречаются ромбоэдрические или кубические кристаллы оксалата кальция. На ранней стадии развития, когда дифференциация проводящих пучков еще не законче-

на, снаружи от них заметно сплошное 2—3-слойное кольцо слабо одревесневших волокон флоэмы.

В стеблях толщиной 2—2,5 мм хорошо выражено непучковое строение проводящей системы, наружная граница ксилемы ундурирует, местами вдаваясь во флоэму. Кольцо протофлоэмных волокон иногда разорвано, стенки волокон сильно одревесневшие. Флоэма почти равна по толщине первичной коре, в ней хорошо заметны крупноклеточные дилатирующие лучи, тонкостенные элементы продольной системы и мелкие группы волокон. На продольных срезах хорошо различимы тяжи клеток запасающей паренхимы, изредка встречаются ситовидные трубки со сложными ситовидными пластинками, насчитывающими до 8—10 ситовидных полей. Кристаллоносная тяжелая паренхима ассоциирована с волокнами, кристаллы в поперечнике 10—16 мкм. Форма их варьирует от кубической до призматической, иногда они похожи на развивающиеся друзы. Лучи гомоцеллюлярные из стоячих клеток и гомо-гетероцеллюлярные, наружные клетки которых стоячие, а внутренние имеют квадратные очертания.

В стеблях толщиной 4—4,5 мм хорошо выражена перидерма, наружные слои которой слущиваются, а 7—8 внутренних остаются на стебле. Клетки пробки сплюснутые, с бурыми стенками, феллоген, вероятно, эпидермального происхождения.

Обсуждение результатов

Выявленные нами структурные особенности коры, приведенные в таблице, свидетельствуют об их большом сходстве в обоих подсемействах. Только в некоторых случаях можно говорить об их диагностическом значении для таксонов родового ранга.

Одним из признаков, используемым для суждения об эволюционной продвинутости коры и всего проводящего аппарата растения, обычно считают тип ситовидных пластинок. Мнение о примитивности сложной ситовидной пластинки основано главным образом на аналогии с традиционными представлениями об эволюции перфорационных пластинок сосудов, однако между типами ситовидных и перфорационных пластинок полно-

Сводная таблица признаков коры представителей подсемейств *Caesalpinioideae* и *Mimosoideae*

Название	Кол-лсн-хима	Вторичная флоэма						Заложение перв. феллогена	Тип дилатации
		ситов. пластинки	мех. элем.	кристаллы	лучи	идиобласты	рог луб		
Подсемейство <i>Caesalpinioideae</i>									
<i>Azelia</i>	+ мало	простые	вол. и скл. (мало)	многогр.	гмц, реже гтц	+	+	субэп.	лучев.
<i>Bauhinia</i>	—	простые	вол. (много) и скл. (мало)	ромб., многогр.	гмц	—	+	эпид.	дифф., лучев.
<i>Cassia</i>	+	сложные простые	вол.	многогр.	гмц	—	—	субэп.	дифф.
<i>Ceratonia</i>	+	сложные	вол.	призм., многогр.	гмц, гтц	+	+	субэп. или под ним	лучев. дифф.
<i>Cercis</i>	+	простые	вол.	многогр.	гмц, гтц	—	—	эпид.	лучев. (слабо)
<i>Delonix</i>	—	сложные простые	вол. (мало), скл. (мало)	многогр., друзы (редко)	гмц	+	—	субэп.	дифф.
<i>Gleditschia</i>	—	сложные	вол., скл.	многогр., друзы (редко)	гмц	—	—	субэп., эпид. (реже)	дифф., лучев. (слабо)
<i>Gymnocladus</i>	+	сложные	вол. (мало) скл. (мало)	многогр.	гмц	—	—	эпид.	дифф., лучев. (слабо)
Подсемейство <i>Mimosoideae</i>									
<i>Acacia</i>	—	сложные	вол.	многогр.	гмц	—	+	субэп.	лучев.
<i>Albizzia</i>	—	сложные	вол., скл.	ромб.	гмц	—	+	субэп.	дифф., лучев. (слабо)
<i>Mimosa</i>	—	сложные	вол.	кубич., призм.	гмц	—	—	эпид.	лучев.

го соответствия нет, что доказано исследованиями S. Carlquist (1961) и др.

Л.И. Лотова и А.К. Тимонин (2005), предпринявшие попытку реконструировать с помощью кластического анализа и молекулярных данных эволюционные преобразования ситовидных пластинок в семействе *Rosaceae*, показали, что для этого семейства исходной была, по-видимому, простая ситовидная пластинка, а сложная возникала многократно и независимо в разных группах розоцветных. Лишь в единичных случаях происходило преобразование сложной ситовидной пластинки в простую. Хотя эти данные получены только для одного семейства, представленного в исследованиях авторов 164 видами, вряд ли можно считать, что тип ситовидных пластинок был одним из основных признаков в решении вопроса об анатомической эволюции коры как сложного комплекса тканей и у представителей других семейств цветковых растений. Тот факт, что исследованные нами мимозовые имеют только сложные ситовидные

пластинки, а цезальпиниевые — и сложные и простые, не может служить доказательством их эволюционной продвинутой по сравнению с мимозовыми.

Работы Polhill et al. (1981), как и более поздние исследования (Lewis G. и др., 2005), показали, что, по-видимому, семейство *Leguminosae* в целом монофилетично и его нецелесообразно делить на 3 подсемейства, так как цезальпиниевые не образуют отдельной клады. По мнению A. Cronquist (1981) цезальпиниевые и мимозовые имеют общее происхождение. Результаты наших исследований могут служить подтверждением его взглядов, однако для решения этого вопроса необходимы исследования большого количества материала разными методами.

Выражаем глубокую благодарность за помощь в сборе материала Л.П. Корзуну (МГУ), Н.Е. Завьяловой (ПИН РАН), Е.С. Зайцевой (ботсад МГУ), А.П. Сухорукову (МГУ), А. Пальмарола-Бехерано (Куба, Гавана), З. Гумбагову (Азербайджан).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Лотова Л.И., Тимонин А.К. Определение древесных пород по анатомическим признакам древесины и коры. М., 1997. 40 с.
- Лотова Л.И., Тимонин А.К. Анатомия коры розоцветных: разнообразие, эволюция, таксономическое значение. М., 2005. 264 с.
- Мерклин К.Е. Анатомия коры и древесины стебля разных лесных деревьев и кустарников России. СПб. 1857. 101 с.
- Тахтаджян А.Л. Система и филогения цветковых растений. М., Л., 1966. 611 с.
- Тахтаджян А.Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.
- Carlquist S. Comparative plant anatomy. N.Y., 1961.
- Costa C.J., Coradin V.T.R., Czarneski C.M., Pereira B.A. S. Bark anatomy of arborescent *Leguminosae* of cerrado and gallery forest of Central Brazil // IAWA Journal. 1997. Vol. 18. P. 385—399.
- Cronquist A. An integrated system of classification of flowering plants. N.Y., 1981. 156 p.
- Dickison W.C. The evolutionary relationships of the *Leguminosae* / Advances in legume systematics. Part 1. Ed. Polhill R.M., Raven P.H. 1981. P. 35—54.
- Dormer K.J. An investigation of the taxonomic value of shoot structure in Angiosperms with especial reference to *Leguminosae* // Ann. Bot. (London). N.s. 1945. Vol. 9. P. 141—153.
- Douliot M.H. Recherches sur le périderme // Ann. Sci. Nat. Bot. 1889. Vol. 10. P. 325—395.
- Esau K. On the phloem of *Mimosa pudica* L. // Ann. Bot. (London). 1970. Vol. 34. P. 505—515.
- Handa T. Anomalous secondary growth in *Bauhinia japonica* Maxim. // Japanese J. of Botany. 1937. Vol. 9, N 1. P. 37—53.
- Handa T. Anomalous secondary growth in the axis of *Bauhinia championi* Benth. // Japanese J. of Botany. 1938. Vol. 9, N 3. P. 03—311.
- Hartig T. Untersuchungen über die Organization des Stammes der einheimischen Waldbäume // Jahrh. Fortschr. Forstwiss. u. forstl. Naturkunde. 1837. Bd 1. S. 125.
- Hemenway A.F. Studies on the phloem of the dicotyledons. II. The evolution of the sieve-tube // Bot. Gaz. 1913. Vol. 55. P. 236—243.
- Lewis G., Schrire B., MacKinder B., Lock M. Legumes of the World. Kew. 2005. 577 p.
- MacDaniels L.H. The histology of the phloem in certain woody angiosperms // Amer. J. Bot. 1918. Vol. 5, N 7. P. 347—378.
- Metcalf C.R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons. 2 vols. Vol. 2. Oxford, 1950. 1500 p. P. 752—758.
- Moeller J. Anatomie der Baumrinden. Berlin. 1882. 446 s.
- Polhill R.M., Raven P.H., Stirton C.H. Evolution and systematics of the *Leguminosae* / Advances in legume systematics. Part 1. Ed. Polhill R.M., Raven P.H. 1981. P. 1—26.
- Sanio C. Vergleichende Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Korkes // Jahrb. Wissens. Bot. 1860. Bd 2. S. 39—108.
- Solereder H. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart, 1908. 422 s.
- Takhtajan A.L. Diversity and classification of flowering plants. N.Y., 1997. 643 p.

