

БИОЛОГИЯ

Л. И. ЛОТОВА, Е. М. МОРОЗОВА

СТРУКТУРНАЯ ЭВОЛЮЦИЯ ПОБЕГОВ ТРЕХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ СОФОРЫ

Большое разнообразие жизненных форм, обеспечивающее возможность существования цветковых растений в различных экологических условиях, объясняется их высокой эволюционной пластичностью [1—4].

И. Г. Серебряков считает, что «основным направлением эволюции жизненных форм покрытосеменных было их развитие от древесных к травянистым формам. И лишь в отдельных группах покрытосеменных ограниченно процесс протекал в обратном направлении» [2, стр. 29].

Превращение в процессе эволюции древесных форм в травянистые обусловлено не только физиолого-морфологическими, но и анатомическими изменениями.

Многие исследователи указывают, что причиной образования особой структуры проводящего аппарата различных жизненных форм растений следует считать эволюционные изменения, происходящие в деятельности камбия [4—10]. Если у древесных форм камбий сохраняет способность к делению в течение многих десятков, а иногда и сотен лет, то у травянистых растений продолжительность его деятельности в наземных органах часто ограничена лишь одним вегетационным периодом.

В процессе эволюции жизненных форм происходит уменьшение длины камбиальных клеток. Развитие травянистого стебля сопровождается, как правило, сильной паренхиматизацией тканей, слабым развитием механической системы и укорочением гистологических элементов коры и древесины.

В литературе совершенно недостаточно разработаны вопросы эволюции анатомической структуры растений. Не исключено, что в различных систематических группах растений структурная эволюция проводящего аппарата могла идти разными путями.

Для исследования анатомии жизненных форм покрытосеменных большой интерес представляет семейство бобовых (Leguminosae), в котором встречаются разнообразные формы растений: деревья, кустарники, древовидные лианы, вьющиеся кустарники, многолетние и однолетние травянистые растения, многолетние травянистые лианы. Различные жизненные формы бывают не только у представителей, относящихся к разным родам, но и у одного и того же рода (например, роды *Sophora* и *Coronilla*).

Мы исследовали анатомию 1—5-летних побегов трех видов софоры.

1. *Sophora japonica* L.— японская софора — дерево до 10—25 м высотой, разводится в садах на юге СССР [11, 12].

2. *Sophora vicifolia* Нансе.— виколистная софора — сильно разветвленный кустарник (высота до 2,5 м), который часто образует переходную форму между деревом и кустарником; разводится в садах на юге европейской части СССР, в Средней Азии, на Кавказе [13].

Побеги этих растений были взяты в Никитском ботаническом саду в мае 1958 г.

3. *Sophora alopecuroides* L. (*Goebelia alopecuroides* L. (Bge.)) — лисохвостная софора — многолетнее травянистое растение, ветвистый стебель которого достигает 50—80(100) см высоты. Лисохвостная софора растет на приречных и приозерных лугах, реже в степях и пустынях, и как сорное растение встречается на Нижней Волге, в Крыму, на Кавказе, в Западной Сибири и Средней Азии [2].

Лисохвостную софору собирал в предгорьях хребта Заилийского Алатау И. А. Губанов в июне 1959 г.

Так как строение ксилемы у некоторых видов софоры довольно подробно исследовано американскими ботаниками [10], мы изучали наряду с древесиной также особенности строения коры и общей топографической анатомии однолетних и многолетних побегов у деревянистой, кустарниковой и травянистой форм.

Исследования проводили на мацерированном материале, а также на поперечных, тангентальных и радиальных срезах. Мацерацию древесины и склеренхимных элементов перицикла осуществляли кипячением небольших кусочков стебля в концентрированной азотной кислоте.

Мацерация камбия, проведенная по способу Манжена [14], оказалась неудачной, так как вызвала сильную деформацию клеток. После непродолжительного кипячения в воде небольших кусочков побегов нам удалось осторожно отделить кору от древесины. Камбиальная зона, с которой можно было сделать тонкий тангентальный срез, оставалась на внутренней стороне коровой части стебля. Длину производных клеток камбия измеряли на тех срезах, где клетки сохраняли правильное ярусное расположение и не разделились поперечными или косыми перегородками, то есть в тех местах, где еще не началась дифференциация элементов коры.

Длину члеников ситовидных трубок измеряли на радиальных срезах коры.

Все измерения проводили окулярным микрометром, визированным по объективной линейке. Подсчет сердцевинных лучей древесины производили с помощью квадратной диафрагмы определенной площади.

По топографической анатомии однолетние побеги деревянистых и травянистой форм софоры заметно не отличаются (рис. 1).

Под эпидермисом, который с возрастом заменяется пробковой тканью, находится первичная кора. У японской софоры эпидермис сохраняется и на втором году жизни побега.

Первичная кора состоит из уголковой колленхимы и паренхимы. Эндодерма выражена плохо.

Перицикл представлен механическими и паренхимными элементами. У японской софоры образуется сплошной механический перицикл, состоящий из чередующихся групп склеренхимных волокон до 2 мм длиной и сильно одревесневших толстостенных каменных клеток, возникающих при склерификации оболочек паренхимных элементов перицикла. У виколистной и лисохвостной софоры механические элементы перицикла сильно раздвинуты за счет развития паренхимной ткани.

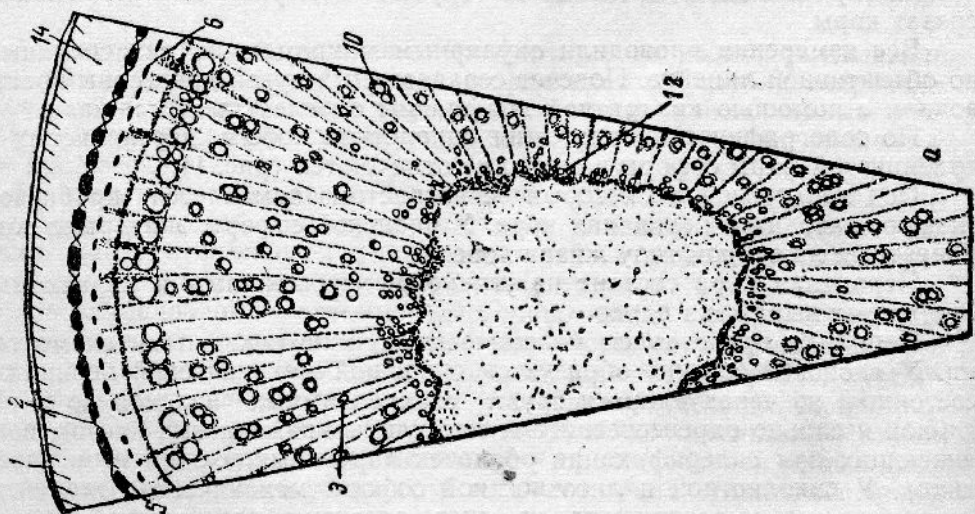
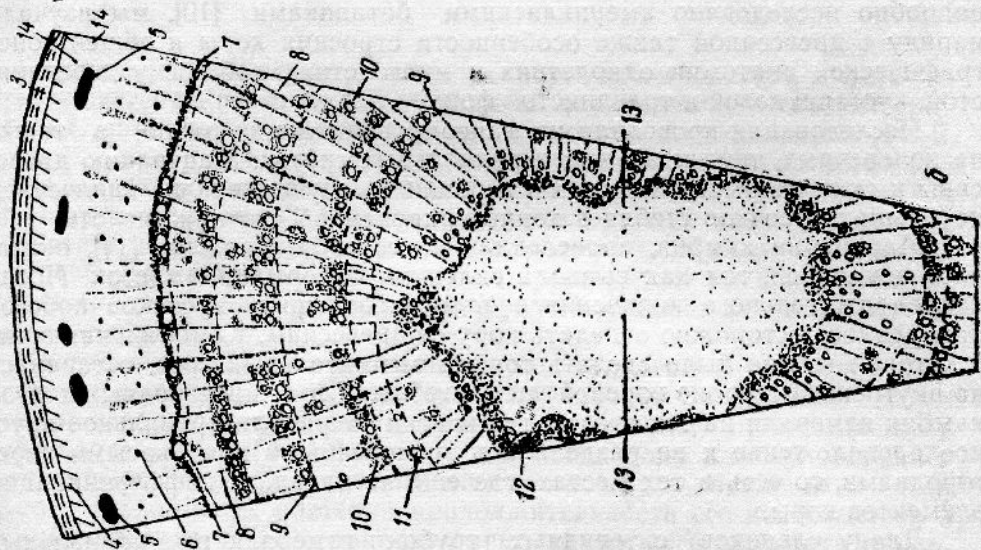
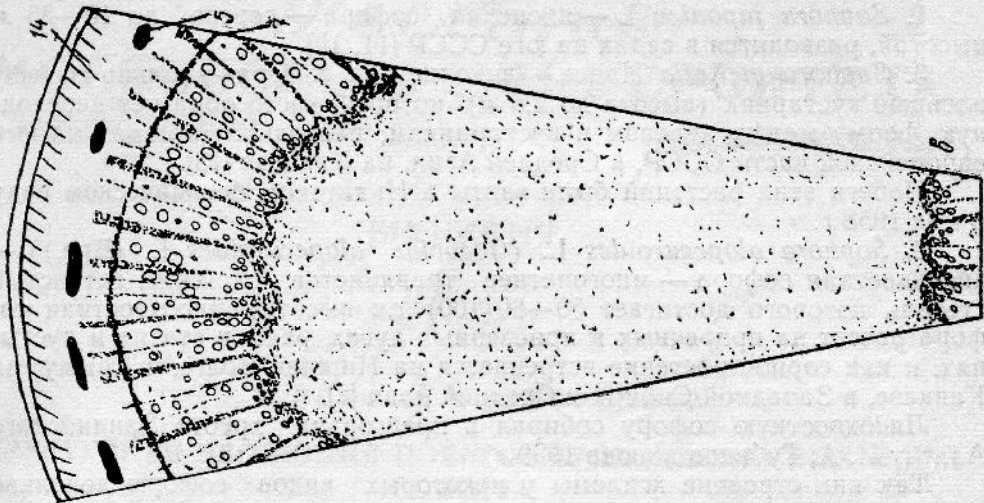


Рис. 1. Схемы поперечных срезов побегов японской (а), виколистной (б) и лисохвостной (в) софоры (Х 135) (последние годичные кольца японской и виколистной софоры еще не сформировались, так как их собрали в начале вегетационного периода): 1 — эпидермис, 2 — каменные клетки перикакла, 3 — перидерма, 4 — колленхима, 5 — перичиклические волокна, 6 — лубяные волокна, 7 — камбиальная зона, 8 — сердцевинные лучи, 9 — граница годичного кольца, 10 — древесинная паренхима, 11 — сосуды, 12 — перимедулярная зона, 13 — сердцевина, 14 — паренхима первичной коры

У лисохвостной софоры они чрезвычайно длинные (иногда свыше 4 мм), а у виколистной софоры длина механических элементов перикакла не превышает 700—750 мк.

Центральный цилиндр имеет сплошное строение. Отграниченных друг от друга проводящих пучков не только у деревянистых, но и у травянистой форм софоры не бывает.

Во вторичной коре побегов лисохвостной софоры отсутствует твердый луб (см. рис. 1). У деревянистых форм с возрастом образуются лубяные волокна, собранные в небольшие группы. По степени развития твердого луба японская софора значительно превосходит виколистную.

Камбиальная зона в деятельном состоянии представлена 6—7 рядами клеток таблитчатой формы. У японской, виколистной и лисохвостной софоры камбий ярусного типа.

Анализ анатомического строения побегов указывает на ослабевающую активность камбиальной деятельности у кустарниковой и травянистой софоры по сравнению с древовидной формой. В первый год жизни побега наибольший прирост древесины наблюдается у японской софоры, наименьший — у виколистной софоры. Образовав одно довольно широкое кольцо древесины, камбий лисохвостной софоры прекращает свою деятельность, тогда как у японской и виколистной софоры с возрастом возникают новые годичные кольца. Ежегодный прирост древесины у виколистной софоры незначительный по сравнению с японской софорой. У этих видов побеги одинаковой толщины различаются по возрасту (см. рис. 1).

Отличительной особенностью травянистой формы софоры следует считать сильное развитие сердцевины, диаметр которой в 2—3 раза выше диаметра сердцевины древесных форм.

Древесина софоры состоит из сосудов, трахид, либриформа, тяжевой и лучевой паренхимы [10, 15—18].

В первом годичном кольце древесина рассеяннососудистая. Характерная для софоры кольцесосудистость начинается формироваться лишь со второго года жизни побега. У японской софоры возникает кольцо, состоящее из 1, редко 2—3 рядов очень крупных сосудов. У виколистной софоры с возрастом не происходит значительного увеличения диаметра образующихся сосудов (рис. 1, рис. 2).

Членики сосудов древесины однолетнего побега обычно узкие (диаметр не превышает 50—60 мк). Длина члеников сосудов разных жизненных форм софоры различна (таблица).

Перфорация сосудов простая горизонтальная; иногда она располагается наклонно. Членики сосудов часто снабжены короткими клювиками. Поровость стенок сосудов многорядная. С возрастом у древовидных представителей софоры членики сосудов укорачиваются и приобретают бочонкообразную форму. У виколистной

Размеры клеток камбиальной зоны и гистологических элементов коры и древесины у трех видов софоры

Вид софоры	Средние арифметические данные (X) и их вероятные ошибки (S)	Длина клеток камбиальной зоны, мк	Длина члеников сосудов, мк	Достоверность различий (t)*	Диаметр сосудов, мк	Длина либриформа, мк	Длина трахеид, мк	Высота тяжелой древесинной паренхимы, мк	Достоверность различий (t)	Длина члеников ситовидных трубок, мк	Достоверность различий (t)
<i>Sophora japonica</i>	X + S (1-й год)	—	241,2 ± 8,1	10,1	44,9 ± 0,3	426,2 ± 4,2	183,4 ± 3,1	167,2 ± 3,6	—	—	—
	X + S (2-й год)	238,9 ± 5,6	182,2 ± 0,7	10,1	186,8 ± 9,1	819,0 ± 21,7	—	239,7 ± 2,6	0,1	151,8 ± 6,3	10,3
<i>Sophora viciifolia</i>	X + S (1-й год)	—	94,7 ± 15,9	7,1	29,8 ± 2,3	382,2 ± 9,9	156,9 ± 12,6	167,8 ± 4,7	—	—	—
	X + S (5-й год)	124,4 ± 2,3	91,7 ± 3,8	7,1	29,0 ± 2,3	418,4 ± 17,1	638,7 ± 5,9	137,9 ± 1,4	4,9	104,3 ± 2,6	5,8
<i>Sophora alopecuroides</i>	X + S (1-й год)	140,7 ± 3,4	227,5 ± 6,4	12,0	38,8 ± 1,6	531,8 ± 10,6	191,5 ± 6,0	190,3 ± 4,6	8,1	154,1 ± 5,6	2,1

* Достоверность различий между длиной камбиальных клеток и гистологических элементов коры и древесины определяли по формуле $t = \frac{X_1 - X_2}{\sqrt{S_1^2 + S_2^2}}$ [19]. Различия считаются достоверными, если $t > 3$.

софоры самые короткие членики, а наибольший диаметр сосудов у японской софоры.

Трахеиды имеют прозенхимную форму; их окончания заострены или закруглены. Стенки трахеид несут многочисленные поры с округлым окаймлением и щелевидным каналом. В образовании древесины

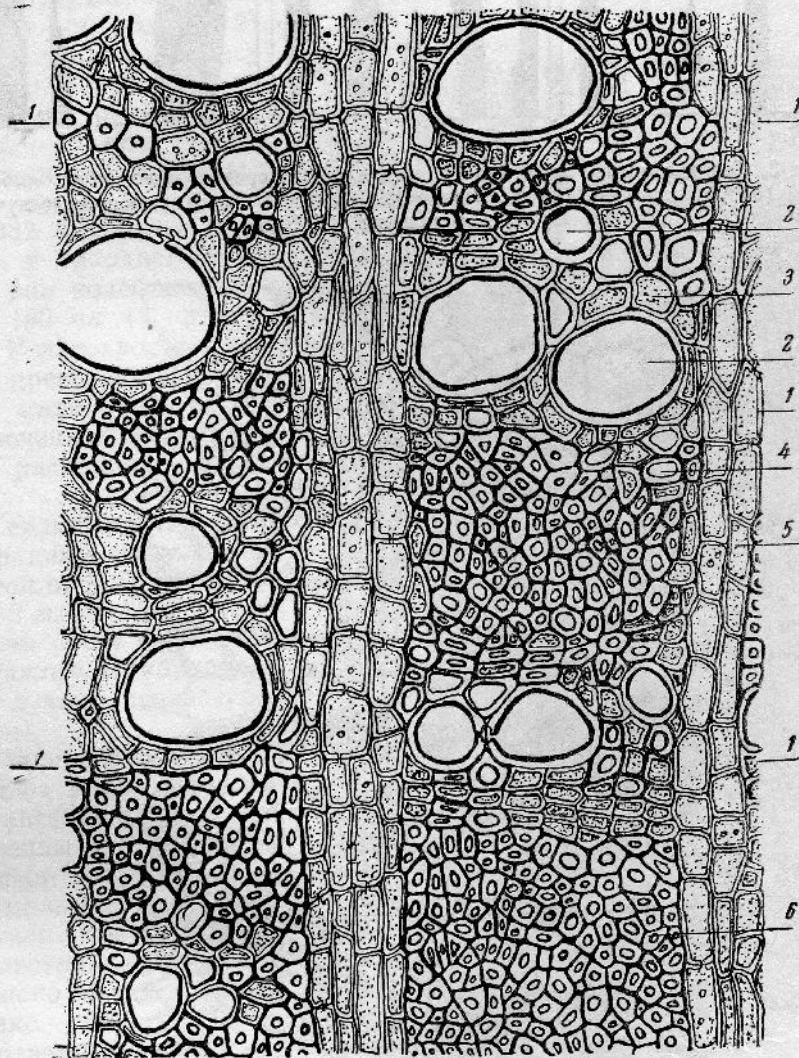


Рис. 2. Поперечный срез древесины с тремя годичными кольцами виколистной софоры (X 420): 1 — граница годичного кольца, 2 — сосуды, 3 — древесинная паренхима, 4 — трахеиды, 5 — сердцевинный луч, 6 — либриформ

японской софоры трахеиды играют незначительную роль: они встречаются преимущественно в однолетнем побеге. В формировании годичного кольца древесины виколистной софоры трахеиды принимают большее участие; обычно они располагаются вблизи сосудов. Часто трахеиды имеют спиральные утолщения, возникающие за счет третичного слоя оболочки. По этому признаку трахеиды виколистной софоры можно легко отличить от других элементов на продольных срезах древесины.

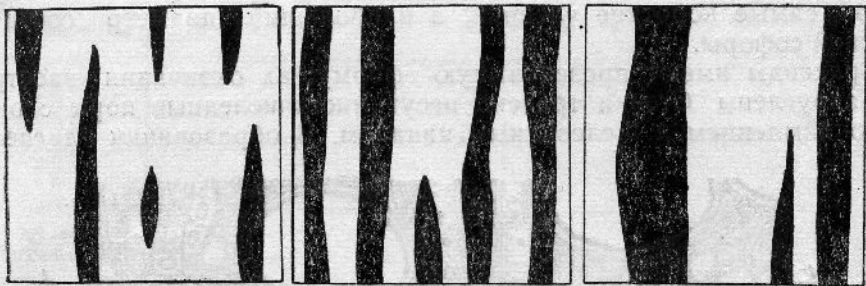


Рис. 3. Сердцевинные лучи на тангентальных срезах древесины японской (а), выкопистой (б) и лисохвостной софоры (в) (сердцевинные лучи затусеваны) (X 100)

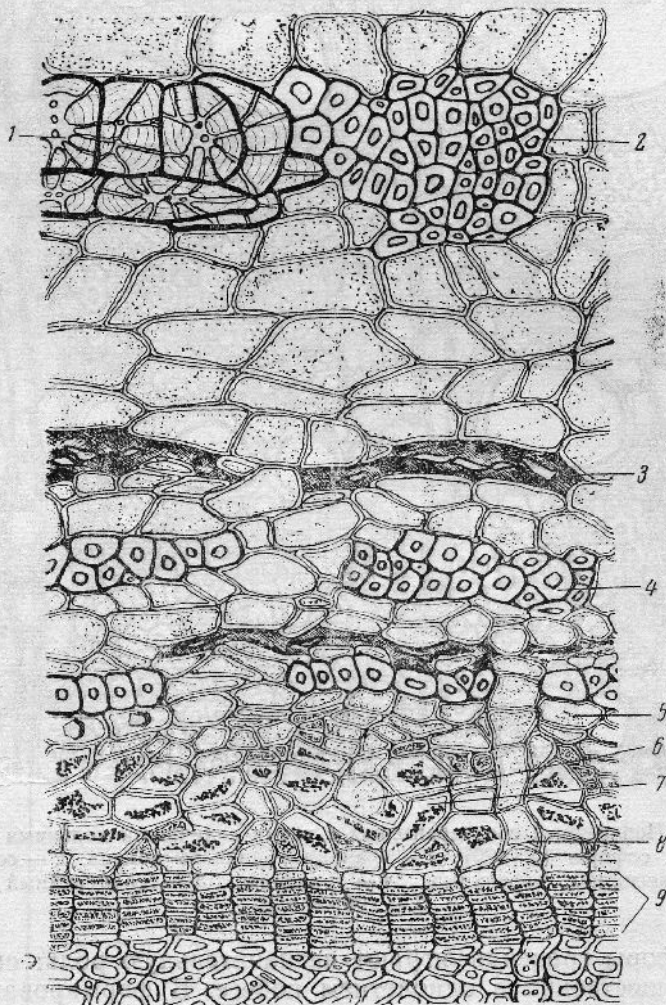


Рис. 4. Поперечный срез коры японской софоры (X 420):
 1 — каменные клетки, 2 — периклические волокна,
 3 — деформированный участок луба, 4 — лубяные волокна,
 5 — лубяная паренхима, 6 — сидовидная пластинка,
 7 — сидовидные трубки, 8 — сердцевинный луч, 9 — камбиальная зона

Либриформ представляет собой наиболее длинные (120—850 мк) и самые толстостенные (2—2,5 мк) элементы древесины.

Древесинная паренхима преимущественно вазицентрическая. Вокруг сосудов виколистной софоры встречается мощная паренхимная обкладка (см. рис. 1 и 2).

У японской софоры сосуды обычно окружены одним рядом паренхимных клеток. Высота тяжелой древесинной паренхимы у этого вида составляет 157—332 мк (3—4 клетки), а у виколистной софоры она колеблется от 98 до 190 мк (2—3 клетки). У лисохвостной софоры древесинной паренхимы мало: иногда она приурочена к сосудам, но чаще расположена диффузно.

Сердцевинные лучи 1—6-рядные, гомогенные, высотой от 8 до 50 клеток (0,2—2 мм). На тангентальном срезе лучи веретеновидные. Наиболее высокие лучи у лисохвостной софоры.

Максимальное число лучей на 1 мм² поверхности тангентального среза древесины отмечено у японской софоры (5,1), минимальное — у лисохвостной софоры (3,8). У виколистной софоры среднее число лучей равно 4,2. Однако общий объем сердцевинных лучей у кустарниковой и травянистой форм софоры несомненно больше, чем у древовидной (рис. 3).

Сильное развитие сердцевинных лучей у лисохвостной софоры, по-видимому, компенсирует слабое развитие древесинной паренхимы.

Вторичная кора побегов состоит из лубяных волокон, ситовидных трубок с сопровождающими клетками и паренхимных элементов, которые могут содержать запасные вещества либо мелкие одиночные кристаллы оксалата кальция (рис. 4 и 5).

Функционирующие ситовидные трубки флоэмы располагаются

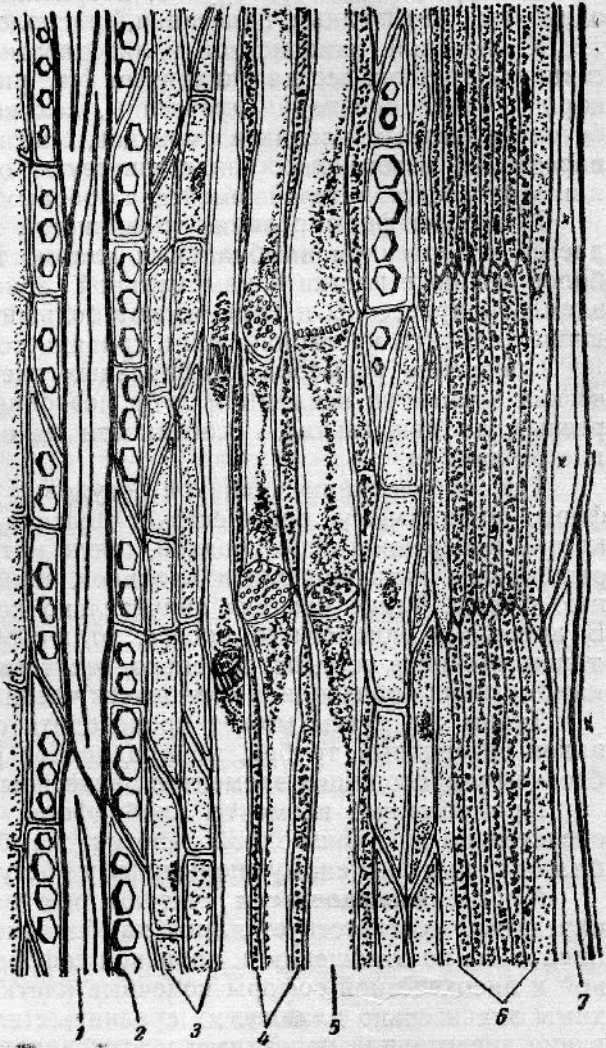


Рис. 5. Продольный срез коры японской софоры (X 420): 1 — лубяные волокна, 2 — кристаллоносная паренхима, 3 — запасающая (крахмалоносная) паренхима, 4 — сопровождающие клетки, 5 — ситовидная трубка с простыми ситовидными пластинками и тяжами пластических веществ, 6 — камбиальная зона, 7 — либриформ

лишь вблизи камбиальной зоны. На поперечном срезе коры они отличаются от остальных элементов густым содержимым. Очертания ситовидных трубок многоугольные.

По данным Хэминуэя, для ситовидных элементов древесных растений характерны сложные ситовидные пластинки, расположенные наклонно к продольной оси трубки, а травянистым формам свойственны одиночные ситовидные пластинки, расположенные горизонтально [8].

У японской, виколистной и лисохвостной софоры ситовидные пластинки в трубках всегда одиночные (см. рис. 5). Особенности строения коры и такие признаки древесины, как кольцесосудистость, наличие бочонкообразных члеников сосудов, вазоцентрическая древесинная паренхима, несомненно, свидетельствуют о высоком уровне организации этих представителей семейства бобовых.

У софоры формирование травянистой структуры стебля сопровождается укорочением камбиальных клеток. Как видно из таблицы, наиболее длинные клетки в камбиальной зоне у японской софоры и все элементы древесины и коры имеют большие размеры, чем соответствующие элементы кустарниковой и травянистой форм.

Сравнение размеров камбиальных клеток и некоторых гистологических элементов ксилемы и луба позволяет отметить некоторые интересные, на наш взгляд, особенности их образования из производных клеток камбия.

Так, образованию члеников сосудов у японской и виколистной софоры, по-видимому, предшествует деление камбиальной производной клетки поперечной перегородкой, после которого происходит некоторое расширение развивающихся члеников, приобретающих бочонкообразную форму. Такие членики значительно короче камбиальных клеток. В древесине однолетнего побега, отличающейся более примитивным типом члеников сосудов, вероятно, отсутствует деление клеток, и сама камбиальная производная становится члеником сосуда.

Таким же путем может происходить образование отдельных члеников ситовидных трубок, но продольное растяжение их гораздо слабее, чем у проводящих элементов древесины.

Прозенхимные элементы (либриформ, трахеиды) возникают непосредственно из производной клетки камбия и сильно вытягиваются благодаря интенсивному скользящему росту.

Многие исследователи считают, что высота тяжей древесинной паренхимы соответствует длине камбиальной клетки [20]. Это справедливо лишь по отношению к японской софоре (см. таблицу). У виколистной и лисохвостной софоры конечные клетки тяжей древесинной паренхимы значительно длиннее их срединных клеток. По-видимому, образование древесинной паренхимы у этих видов софоры происходит по типу формирования прозенхимных элементов. Вследствие скользящего роста конечных клеток, высота тяжа превосходит длину камбиальных элементов.

Таким образом, в анатомии побегов трех жизненных форм софоры имеется ряд существенных различий.

1 Эволюция жизненных форм софоры сопровождалась постепенным уменьшением камбиальной активности: у лисохвостной софоры прекращается деятельность камбия в однолетнем побеге; у виколистной софоры образуются чрезвычайно узкие годичные кольца древесины.

2. У травянистой формы софоры сильная паренхиматизация стебля происходит в основном за счет образования мощной сердцевины, тогда как у кустарниковой формы обилие паренхимы встречается в древесинной части побега.

3. Формирование травянистой структуры стебля сопровождается также редукцией твердого луба во вторичной коре.

4. В процессе эволюции жизненных форм софоры происходило укорочение камбиальных клеток и возникающих из них гистологических элементов коры и древесины.

По размерам клеток, составляющих кору и древесину однолетних побегов, а также по топографической анатомии этих побегов японская, виколистная и лисохвостная софоры мало отличаются друг от друга. Рассеянное расположение сосудов в древесине травянистой формы, диффузная древесинная паренхима, примитивный тип члеников сосудов и обилие трахеид, как правило, наблюдаются на ранних стадиях онтогенеза любой кольцесосудистой древесины и обычно рассматриваются как примеры рекапитуляций. Анатомический анализ жизненных форм софоры подтверждает гипотезу А. Л. Тахтаджяна о травянистых растениях как неотенических формах древесных растений [9].

ЛИТЕРАТУРА

1. Сенянинова-Корчагина М. В. К вопросу о классификации жизненных форм. Ученые записки Ленинградского государственного университета, серия географических наук, вып. 5, 1949.
2. Серебряков И. Г. Биолого-морфологический и филогенетический анализ жизненных форм покрытосеменных растений. Ученые записки Московского городского педагогического института им. В. П. Потемкина, 37, 1954.
3. Серебряков И. Г. Основные направления эволюции жизненных форм у покрытосеменных растений. Бюллетень Московского общества испытателей природы, отдел биологический, 60, № 3, 1955.
4. Тахтаджян А. Л. Происхождение покрытосеменных растений. «Высшая школа», М., 1962.
5. Лотова Л. И. Сравнительно-анатомическое исследование древесины высокорослых и карликовых форм яблони (*Malus*). Ботанический журнал, 43, № 12, 1958.
6. Лотова Л. И. Анатомическое исследование коры высокорослых и низкорослых яблонь. Вестник Московского университета, серия биологии, почвоведения, геологии, географии, № 3, 1959.
7. Лотова Л. И. Анатомия побегов двух жизненных форм можжевельника. Научные доклады высшей школы, серия «биологические науки», № 3, 1962.
8. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. Изд-во Московского общества испытателей природы, 1948.
9. Тахтаджян А. Л. Вопросы эволюционной морфологии растений. Изд-во ЛГУ, 1954.
10. Cumbie B. G., Mertz D. Xylem anatomy of *Sophora* (Leguminosae) in relation to habit. Amer. J. Bot., No. 1, 1962.
11. Деревья и кустарники. Труды Государственного Никитского ботанического сада, 22, вып. 3, 4, 1948.
12. Флора СССР, т. XI. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1945. Флора СССР, т. XIII. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1948.
13. Деревья и кустарники СССР, т. IV Изд-во АН СССР, М.—Л., 1949.
14. Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. «Высшая школа», М., 1960.
15. Яценко-Хмельевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. Изд-во АН СССР, М.—Л., 1954.
16. Greguss P. Holz-anatomie der Europäischen Laubhölzer und Sträucher. Budapest, 1959.
17. Metcalfe C. R., Chalk L. Anatomy of the dicotyledons, vol. 1. Oxford, 1950.
18. Вихров В. Е. Диагностические признаки главнейших сельскохозяйственных и лесопромышленных пород в СССР. Изд-во АН СССР, М., 1959.
19. Рокицкий П. Ф. Основы вариационной статистики для биологов. Изд-во Белорусского университета, Минск, 1961.
20. Яценко-Хмельевский А. А. Древесины Кавказа, т. I. Изд-во АН АрмССР, Ереван, 1954.