

ФЛОРА, ФАУНА

УДК 581.8

Р. П. БАРЫКИНА, Н. В. ЧУБАТОВА

О НЕКОТОРЫХ ЧЕРТАХ СТРОЕНИЯ ЛИСТЬЕВ
ВЕЧНОЗЕЛЕННЫХ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА
BERBERIDACEAE JUSS.

Небольшое семейство Berberidaceae Juss. включает преимущественно травы, лишь три рода представлены древесными формами: *Nandina* Thunb., *Mahonia* Nutt., *Berberis* L. (Лозина-Лозинская, 1954; Ohwi, 1965 и др.). Большой частью это вечнозеленые растения с листьями, существующими 1,5 года и более. Сведения о продолжительности жизни листьев вечнозеленых барбарисовых в условиях культуры содержатся в работах Г. В. Куликова (1968, 1969), К. Ю. Одишария (1975). В качестве основных факторов, совокупное действие которых определяет продолжительность жизни листа, обычно рассматриваются возрастные изменения или старение клеток и тканей самого листа; процессы роста и развития всего растения; влияние внешних условий (Кренке, 1940; Серебряков, 1952; Клячко, Кулаева, 1975). Немало сведений приводится в литературе о морфологических и анатомических особенностях строения листьев барбарисовых (Metcalf, Chalk, 1950; Туманян, 1965; Архарова, Зубкова, 1969; Оганезова, 1974; и др.). Однако в этих работах главным образом освещаются некоторые черты организации с целью возможного их использования в таксономии, для решения вопроса о внутрисемейственной структуре, для установления родственных отношений между отдельными родами. Анализ же анатомического строения листьев в связи с многолетностью органа, своеобразием экологии вечнозеленых форм, равно как и изучение динамики изменения структуры листа в зависимости от его возраста, обычно выпадают из поля зрения исследователей. Анатомический анализ хотя и принадлежит к числу косвенных методов оценки устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды, тем не менее позволяет лучше познать как экологию отдельных видов, так и механизмы взаимосвязи организма со средой.

В этой статье приведены результаты сравнительного анатомического исследования разновозрастных листьев вечнозеленых видов родов *Nandina*, *Mahonia*, *Berberis*, предпринятого для выяснения своеобразия структуры листа и ее изменения по мере развития и старения органа.

Материалом послужила живая коллекция видов в Никитском (*Nandina domestica* Thunb., *Berberis pruinosa* Franch., *B. veitchii* C. K. Schneid.), Сухумском (*Nandina domestica*, *Mahonia japonica* (Thunb.) DC., *M. nepalensis* DC., *M. fortunei* (Lindl.) Fedde, *Berberis pruinosa*, *B. veitchii*) и Московском (МГУ) (*Mahonia aquifolia* Nutt., *M. bealei* (Fort.) Carr., *Nandina domestica*) ботанических садах.

Изучали пластинки и черешки в средней части и основании. Срезы (поверхностные, поперечные и продольные) готовили по общепринятой

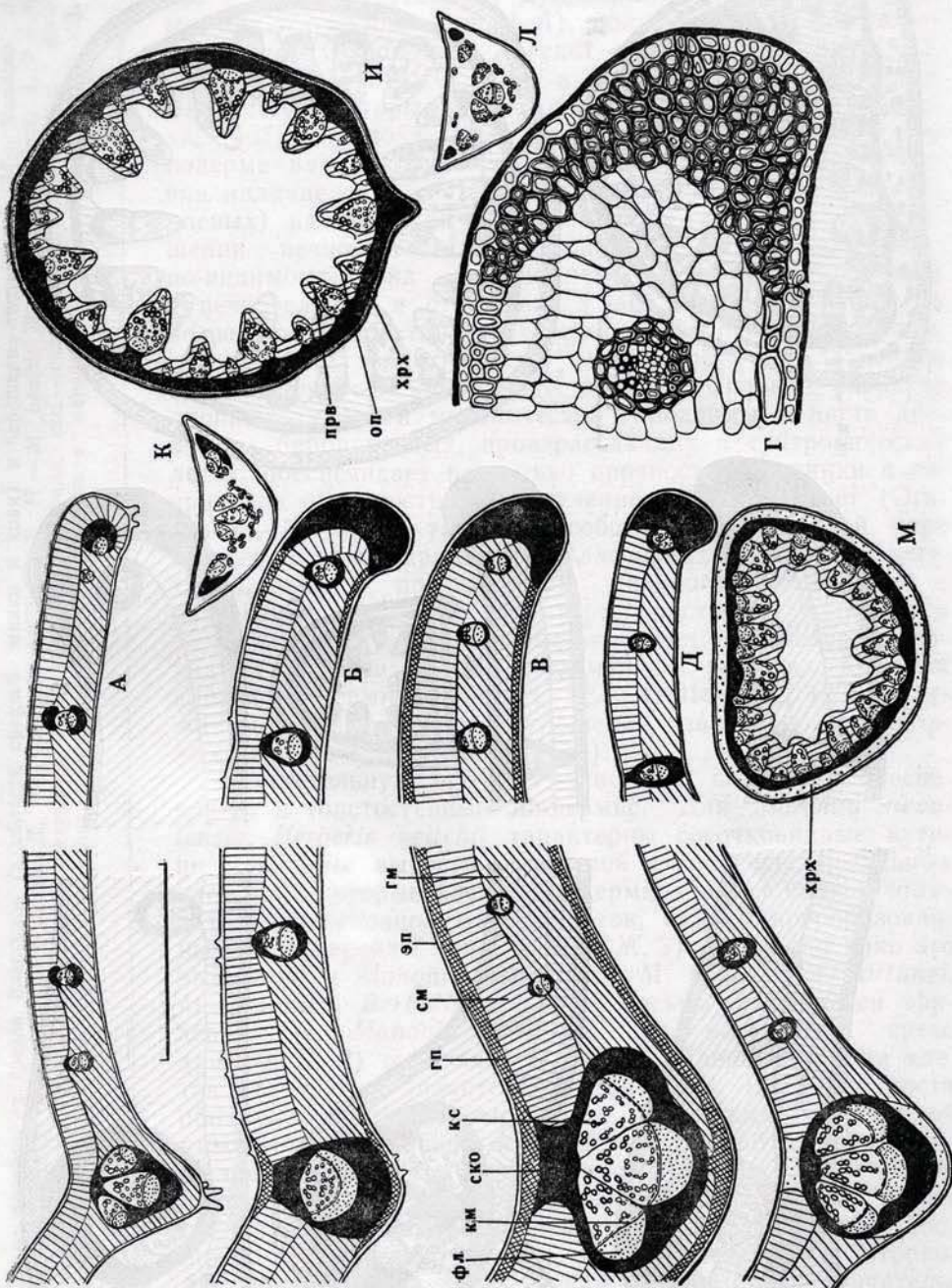
методике. Гистологический состав флоэмы и ксилемы исследовали на материале, мацерированном азотной кислотой.

Для всех представителей рода *Mahonia* характерны крупные непарноперистосложные вечнозеленые листья с хорошо развитыми длинными черешками. У *Nandina* листья двояко-, тройко-перистосложные, стержни сегментов, как и у *Mahonia*, с сочленениями. Однолисточковые листья *Berberis* представляют собой явно производные формы от перистосложных листьев. Очевидность редукции листочков здесь обнаруживается по наличию сочленения между очень коротким рахисом (до 2 мм) и черешочком, а точнее основанием единственного терминального листочка.

Сравнительный анализ однолетних листьев исследованных видов, а также литературные сведения по другим вечнозеленым представителям семейства позволяют установить ряд общих признаков организации листа. кожистость, дорзивентральность пластинки; билатеральный 10—12-рядный мезофилл обычно с 1—2 слоями плотно сомкнутых палисад; два основных типа устьичного аппарата — аномоцитный, актиноцитный (реже развиваются энциклоцитные устьица), приуроченность устьиц к нижней стороне листа (амфистоматические листья встречаются как исключение), более или менее равномерное их расположение (общее число устьиц на 1 мм² поверхности составляет 260—400); почти одинаковая степень извилистости стенок клеток нижнего эпидермиса; толстая кутикула; восковой налет; выступающая средняя жилка с 3, реже 5 сближенными проводящими пучками, снабженными мощными волокнистыми обкладками, открытые пучки с хорошо развитой вторичной ксилемой; наличие краевого склеренхимного тяжа; одинаковый гистологический состав ксилемы и флоэмы, проводящие элементы которых отличаются признаками высокой специализации.

В листе вечнозеленых барбарисовых сочетаются черты мезоморфной и ксероморфной организации, что отражает субтропическое происхождение видов и в значительной мере связано с многолетним его существованием. Большинство исследованных барбарисовых характеризуются ксеромезоморфной структурой листа.

При сходстве общего плана строения между отдельными видами выявляются и достаточно четкие отличия. В листе всех изученных растений значительного развития достигают опорные ткани (рис. 1). Кроме механических обкладок пучков и тяжа склеренхимы, расположенного по краю пластинки, для подавляющего большинства вечнозеленых барбарисовых характерно наличие механической гиподермы, но степень развития и распределение ее у разных видов заметно варьируют. Обычно 1—2-рядный слой гиподермальных клеток дифференцируется под верхним эпидермисом (рис. 2, Б, Ж). Это плотно сомкнутые живые, нередко септированные, волокна с сильно утолщенными неодревесневшими оболочками, ориентированные вдоль органа (рис. 2, Б, Г, Е, Ж). Близ края пластинки гиподерма сливается с расположенным здесь мощным тяжем механической ткани (рис. 1, Г). У многих видов развитие гиподермы распространяется и на нижнюю поверхность листа. Двусторонняя гиподерма, расположенная по всему периметру листа (рис. 1, В, Е, Ж, З), свойственна преимущественно восточноазиатским видам *Mahonia* (группа *Orientalis* Ahrendt), как *M. nepalensis*, *M. japonica*, *M. bealei*, *M. fortunei*, и некоторым *Berberis* из группы *Septentrionales* Schneid., например, *B. pruinosa*. У *B. veitchii* она прерывистая, обнаруживается лишь в области средней жилки и близ края пластинки (рис. 1, Б). Нижняя гиподерма переходного к хлоренхиме типа. Клетки ее лежат рыхло, образуя крупные межклетные полости над устьица-



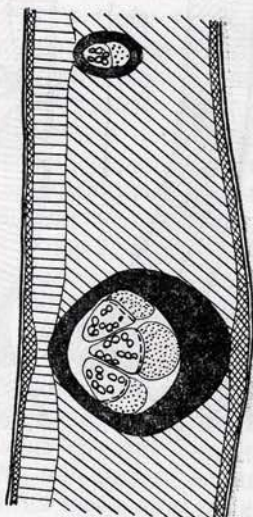
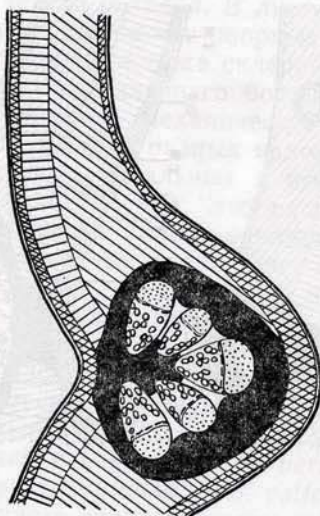
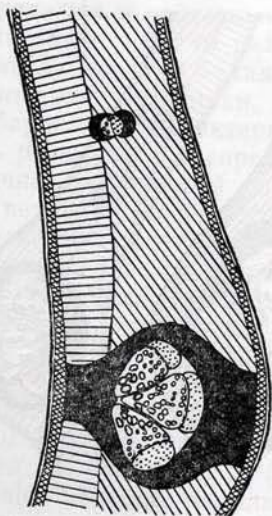
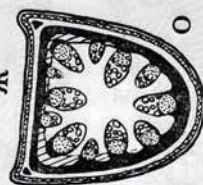
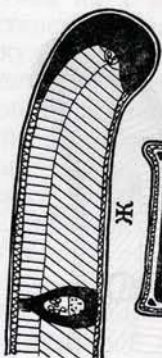
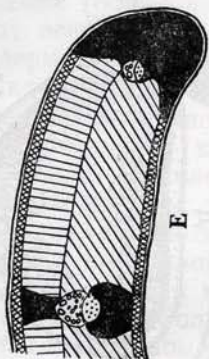
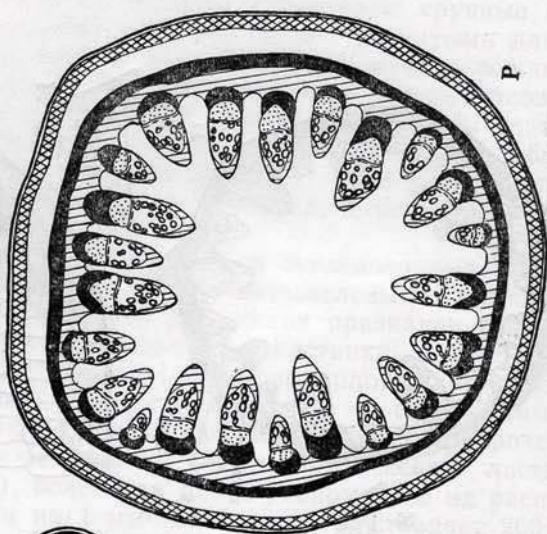
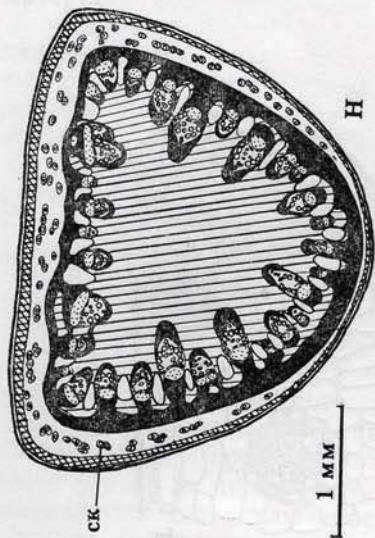


Рис. 1. Схемы поперечных срезов пластинок (в области средней жилки и края) и черешков листьев: А, И — *Nandina domestica*; Б, К — *Berberis veitchii*; В, Г, Л — *B. pruinosa*; Д, М — *Mahonia aquifolia*; Е, Н — *M. bealei*; Ж, О — *M. fortunei*; З, Р — *M. japonica*; эп — эпидермис, гп — гиподерма, см — столбчатый и гм — губчатый мезофилл, ско — склеренхимная обкладка, фл — флоэма, км — камбий, кс — ксилема, прв — перимедуллярное влагаллище, оп — одревесневшая паренхима, ск — склереиды, хрх — хлоренхима

ми, очертания их поперечного сечения такие же, как и у клеток примыкающего губчатого мезофилла, но отличаются от последних своими толстыми стенками (рис. 2, Б, Д, Ж), крупными вакуолями, единичными хлоропластами, иногда присутствием дубильных веществ. Гиподермы нет у *Nandina* (рис. 1, А), большинства видов *Mahonia* группы *Occidentales* Ahrendt — *M. aquifolia* (рис. 1, Д), *M. repens* (Lindl.) G. Don, а также листопадных видов *Berberis*. Некоторые исследователи (Скворцов, Голышева, 1967; Баранова, 1969; Голышева, 1973) придают гиподерме важное филогенетическое значение, рассматривая наличие ее в листе у ряда растений (ивовых, магнолиевых) как признак примитивной организации. В отношении вечнозеленых барбарисовых это положение, по-видимому, вряд ли приемлемо. Развитие гиподермы у вечнозеленых и отсутствие у листопадных барбарисов позволяют рассматривать ее скорее как структурное приспособление экологического характера, обусловленное многолетним существованием листьев. Сильное развитие опорных тканей и механической гиподермы в листе древесных барбарисовых, произрастающих в субтропических лесах, обеспечивает не только прочность пластинки и сохранение ее целостности в течение нескольких лет (Оганезова, 1974), но также способствует в известной мере снижению транспирации в неблагоприятные периоды вегетации, защите против ветра, сильного охлаждения и нагревания. Тканевые структуры растений отличаются своей мультифункциональностью. Клетки гиподермы наряду с другими живыми элементами листа, включая клетки эпидермиса (Lidfors, 1896; Guttenberg, 1927), служат местом временного отложения запасных питательных веществ (углеводов, жиров).

Значительную прочность листовой пластинке обеспечивает и толстостенный эпидермис. Для *Mahonia nepalensis*, *Berberis veitchii* характерны сосочковидные кутинизированные выросты наружной стенки эпидермальных клеток. Некоторые клетки эпидермиса могут сильно отличаться от основной массы клеток, будучи преобразованными в склереиды (рис. 2, Б, В, Ж, З). Особенно ярко это выражено у *Mahonia nepalensis*, *M. bealei*, *M. fortunei*, *M. japonica*, *Berberis pruinosa*. Весьма своеобразен эпидермис у *Mahonia aquifolia*. На поперечном срезе (рис. 3, Б, З) он низкий и ровный. Внешние стенки клеток отличаются значительной толщиной. На поверхности обнаруживается восковой налет. Под толстой кутикулой находится пектиновая прослойка, хорошо окрашивающаяся рутением красным. Она соединяется со срединной пластинкой радиальных стенок. За пектиновым слоем располагается целлюлозная часть стенки. Первичная оболочка сравнительно тонкая, кутинизированная. Вторичная оболочка наружной стенки, достигающая значительной толщины, трехслойная. Внешний слой с высоким содержанием кутина, в среднем слое кутина сравнительно немного, что легко выявляется спиртовым раствором судана-IV, а самый внутренний слой наружной стенки

преимущественно состоит из пектина и гемицеллюлозы. Этот слой местами образует выросты, которые в виде балочек слегка вдаются в полость клетки (рис. 3, З). На поверхностных срезах, проведенных через эпидермальные клетки на уровне балок, последние имеют, как правило, вид светлых полос, пересекающих кле-

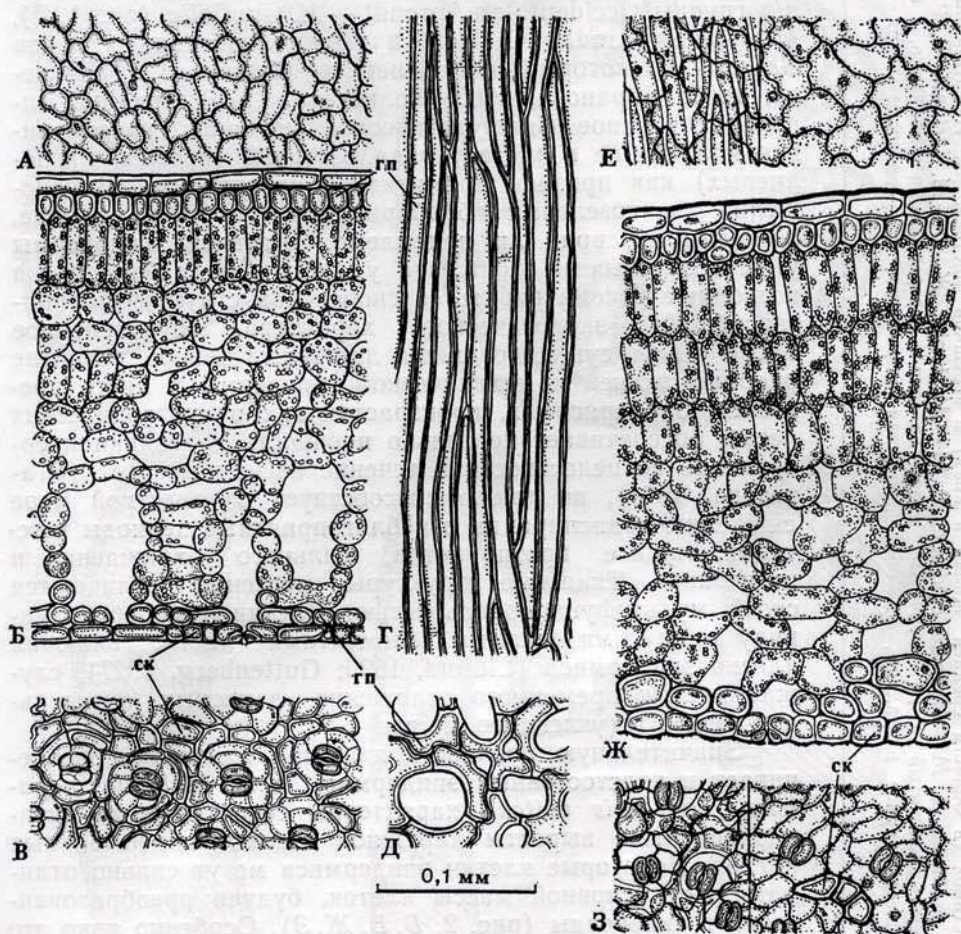


Рис. 2. Строение 1-летних листьев: А—Д — *Mahonia bealei*; Е—З — *Berberis pruinosa*; А, Е — верхний эпидермис; В, З — нижний эпидермис с поверхности; Б, Ж — поперечные срезы пластинок; Г — гиподермальные клетки верхней и Д — нижней стороны; ск — склереиды, гп — гиподерма

точную полость в разных направлениях с образованием ячеистой структуры (рис. 3, И). В удлиненных клетках над жилками балки ориентированы более упорядоченно, обычно параллельно друг другу. В среднем на клетку приходится 3—4 балки. Система балок становится наиболее отчетливо выраженной в конце первого — начале второго года жизни листа (рис. 3, Г, Д). Такой оригинальный тип арматурной структуры клеток эпидермиса, по-видимому, компенсирует в известной мере отсутствие у этого вида гиподермы. В стареющем листе, особенно перед листопадом, уменьшается число клеток, несущих балки (рис. 3, Е, Ж), последние утончаются. Радиальные и внутренние тангентальные стен-

ки не имеют балок, в них обнаруживается хорошо развитая пористость (рис. 3, З, К).

По характеру организации листа (более мезоморфного) среди вечнозеленых барбарисовых особняком стоит *Nandina*. По некоторым признакам структуры (отсутствует гиподерма, более тонкая пластинка,

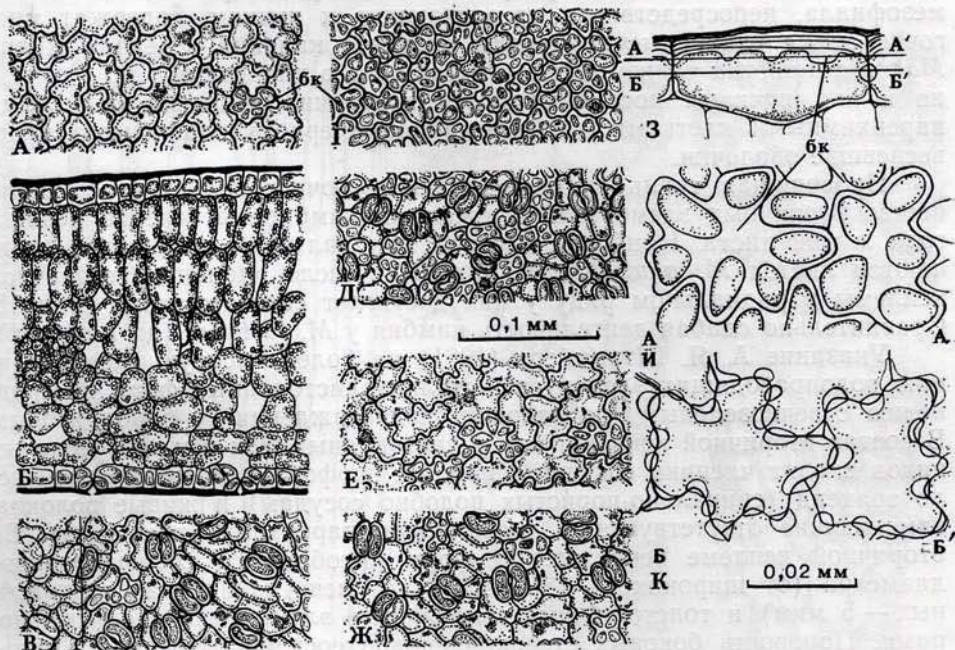


Рис. 3. *Mahonia aquifolia*: А — верхний эпидермис; Б — поперечный срез пластинки; В — нижний эпидермис 1-летнего листа; Г, Д — эпидермис 2-летнего и Е, Ж — 3-летнего листа; З — эпидермальные клетки в поперечном сечении; И, К — поверхностные срезы на уровне балок (АА') (видна сетчатая структура) и ниже их (ББ') (антиклинальные стенки с крупными поровыми каналами); бк — балки

сравнительно слабо развит краевой склеренхимный тяж, аномоцитный тип устьиц) *Nandina* близка к листопадным видам рода *Berberis*, например *B. vulgaris* L., *B. thunbergii* DC. (Барыкина, 1971), но отличается мощным развитием кутикулы, толстыми сильно кутинизированными стенками эпидермальных клеток, большей частотой устьиц (360 против 230). Эти особенности, по-видимому, результат приспособления к тем климатическим условиям, в которых произрастает этот вид в природе (леса по горным склонам Центрального Китая, Индии, Японии) (Ohwi, 1965).

Некоторые различия между видами прослеживаются в строении листовой пластинки в области средней жилки. Последняя у всех изученных видов слегка вогнута с адаксиальной стороны и выступает с абаксиальной (рис. 1). Нижний выступ едва заметен лишь у *Mahonia japonica*. Обычно его высота составляет $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ толщины пластинки, реже превосходит ее в 2—2,5 раза (*Nandina*, *Mahonia fortunei*, *M. nepalensis*). Средняя жилка включает, как правило, три дискретных или почти слившихся участка. Пучки с механической обкладкой из живых волокон, полностью окружающей проводящую ткань. Число рядов клеток гиподермы в области жилки возрастает, а гиподерма часто сли-

вается с обкладкой пучков. При этом в большинстве случаев механическая ткань простирается от верхнего эпидермиса до нижнего. Такие «секущие» средние жилки наиболее распространены в листе исследованных нами вечнозеленых барбарисовых. «Одностороннесекущая» жилка свойственна *M. japonica* (рис. 1, З), столбчатый мезофилл проходит над жилкой не прерываясь. У *Nandina* механическая обкладка пучков и с нижней стороны упирается в мезофилл (рис. 1, А) Клетки мезофилла, непосредственно примыкающие к пучкам, содержат многочисленные одиночные кристаллы оксалата кальция. Средняя жилка *Mahonia aquifolia* также целиком погружена в хлоренхиму, но в выстле и над пучками последняя более прозрачна, сложена округлыми паренхимными клетками, имеющими равномерно утолщенные неодревесневшие оболочки.

Проводящая ткань средней жилки включает значительное количество вторичных элементов, отложенных камбием в течение первого года жизни листа. Наиболее высокой камбиальной активностью отличаются листья *M. aquifolia*, *M. japonica*: число элементов вторичной ксилемы в радиальном ряду у них достигает соответственно 24 и 18. Сравнительно слабая деятельность камбия у *M. fortunei* (до 7 клеток).

Указание А. Я. Штротберг (1961) на более высокую специализацию водопроводящих элементов в жилках листопадных форм по сравнению с вечнозелеными не находит подтверждения у барбарисовых. В состав вторичной ксилемы как у листопадных, так и у вечнозеленых видов входят членики сосудов с простой перфорацией, небольшое число трахеид (спирально-пористых подобно сосудам) и живые волокна, заменяющие отсутствующую древесинную паренхиму (рис. 4, А). Во вторичной ксилеме вечнозеленых форм преобладают сосуды разного диаметра (от широких — 18 мкм — до очень узких трахеидоподобных — 5 мкм) и толстостенные волокнистые элементы с простыми порами. Поровость боковых стенок члеников сосудов очередная. Листьям вечнозеленых барбарисовых свойственны и сравнительно высоко специализированные членики ситовидных трубок, имеющие простую ситовидную пластинку, очень редко встречаются ситовидные пластинки с 2—3 ситовидными полями.

Для каждого вида относительно постоянны и могут быть использованы в целях диагностики следующие признаки листа. толщина кутикулы; характер эпидермальных клеток; наличие и степень развития гиподермальной склеренхимы; число слоев мезофилла, степень выраженности палисад; форма, размеры проводящих пучков; характер и расположение механических обкладок; организация пластинки в области средней жилки; размеры межклетников; частота устьиц; протяженность жилок; наличие кристаллов оксалата кальция, дубильных веществ.

Обращает на себя внимание большое сходство в топографии механических тканей и гистологическом составе между листовой пластинкой в области средней жилки и черешком (рис. 1). Форма черешка, величина площади его сечения, мощность развития проводящей системы, тип ее организации, степень выраженности опорных тканей в значительной мере сопряжены с той механической нагрузкой, которую несут черешки, и, как показали наши исследования, коррелятивно связаны с размерами и степенью сложности их листовых пластинок. Так, виды *Nandina* и *Mahonia*, имея сходную расчлененность листьев, обнаруживают много общего в строении черешков (рис. 1, И, М, Н, О, Р). В поперечном сечении черешки округлые (*Nandina domestica*, *Mahonia japonica*) или округло-треугольные (*M. aquifolia*, *M. bealei*, *M. nepalen-*

sis, *M. fortunei*) Проводящие ткани в виде отдельных коллатеральных пучков располагаются кольцом, несколько уплощенным с адаксиальной стороны у *Mahonia*. Число пучков в черешке *Nandina domestica* достигает 30, у разных видов *Mahonia* в соответствии с размерами листовой пластинки варьирует от 12 (*M. fortunei*) до 33 (*M. bealei*). Черешкам *Nandina*, *Mahonia bealei*, *M. japonica*, обладающим наиболее

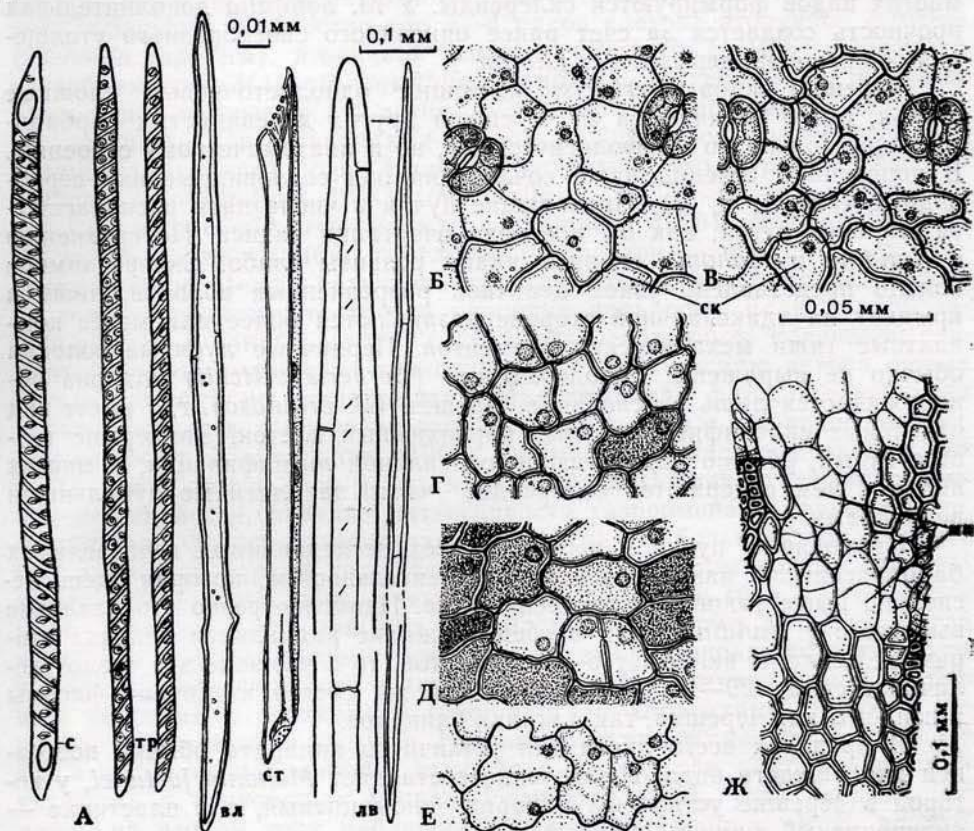


Рис. 4. А — гистологические элементы вторичной ксилемы и флоэмы средней жилки *Mahonia aquifolia*; с — членики сосудов, тр — трахеиды, вл — волокна либриформы, ст — членик ситовидной трубки с клетками-спутницами; лв — лубяное волокно; скл — склереиды (ск) в нижнем эпидермисе 1-летнего (Б) и 2-летнего (В) листа *Berberis pruinosa*; эпидермальные клетки с дубильными веществами в 1-летнем (Г) и 2-летнем (Д) листьях *M. fortunei*; е — деление в клетках верхнего эпидермиса листа *M. japonica* на втором году жизни; Ж — участок поперечного среза черешка 2-летнего листа *M. japonica*, видны поделившиеся клетки межпучковой паренхимы (мп)

крупными листьями, свойственна тенденция к дициклическому расположению пучков, более крупные из которых несколько смещены к центру (рис. 1, И, Н, Р).

Опорная ткань в черешках обычно представлена тяжами длинных первичных лубяных волокон, кольцом склеренхимы перициклического происхождения и часто разделяющей их одревесневающей паренхимой. Все три типа тканей, сливаясь, образуют единое механическое кольцо, снаружи примыкающее к пучкам проводящих тканей. В отличие от листовой пластинки гиподерма в черешке состоит исключительно из склеренхимных волокон с сильно утолщенными лигнифицированными оболочками, но волокна сравнительно короткие, с широкими

закругленными концами, ориентированные вдоль органа. Независимо от их длины число септ может быть от одной до трех. В черешках *Nandina domestica* и *Mahonia aquifolia* опорная ткань, не связанная с пучками, представлена субэпидермальным слоем хлоренхимы, клетки которой, как и в области средней жилки пластинки, отличаются сильно утолщенными неодревесневшими стенками. В эпидермисе черешка многих видов формируются склереиды. У *M. aquifolia* дополнительная прочность создается за счет ранее описанного своеобразного утолщения оболочек эпидермальных клеток.

Черешки видов *Berberis*, имеющих однолисточковые сложные листья, резко отличаются от черешков других деревянистых барбарисовых не только по морфологическому, но и анатомическому строению. В поперечном сечении ниже сочленения они седловидные или серповидные (рис. 1, К, Л). Проводящие пучки в числе пяти располагаются широкой дугой, как бы повторяя очертания рахиса. По сравнению с *Nandina* и *Mahonia* опорные ткани развиты слабо. Склеренхимное кольцо представлено узкой цепочкой разрозненных волокон, лишь в крыльях на адаксиальной стороне развиваются более или менее компактные тяжи механических элементов. Первичные лубяные волокна обычно не выражены. Гиподермы нет (*Berberis veitchii*) или она обнаруживается лишь в основании черешка (*B. pruinosa*), где имеет вид отдельных склерифицированных паренхимных клеток. Эпидермис толстенный, обычно подвергающийся сильной лигнификации, у многих видов в нем содержатся склереиды, часто заполненные дубильными веществами.

Проводящие пучки в черешках всех исследованных вечнозеленых барбарисовых с явной камбиальной деятельностью, которая здесь несколько выше таковой в средней жилке. Наиболее резко это различие выражено у *Nandina*: если в средней жилке радиальная цепочка вторичной ксилемы включает 6—7 элементов, то в черешке это число увеличивается до 20—22. Гистологический же состав вторичной флоэмы и ксилемы как черешка, так и жилки одинаков.

В пределах всего листа тип устьичного аппарата обычно постоянен для каждого вида. Исключение составляет *Mahonia fortunei*, у которой в черешке устьичный аппарат аномоцитный, а в пластинке — актиноцитный и энциклоцитный.

Если диагностическое значение анатомии черешка бесспорно, то вопрос о возможности использования внутренней структуры листа, в том числе черешка, для целей таксономии намного сложнее. По анатомии черешка легко различаются отдельные роды. Но черешки у многих близкородственных видов, например родов *Mahonia*, *Berberis*, имеют, по существу, одинаковое строение. На наш взгляд, одних анатомических данных явно недостаточно и для суждения о направлениях эволюции листа (Архарова, Зубкова, 1969; Оганезова, 1974 и др.).

Сравнительное анатомическое изучение листьев разного возраста позволило нам выявить динамику развития листа и ряд структурных особенностей, которые наряду с существующими в литературе сведениями о биохимических, физиологических и цитологических изменениях (Свешникова и др., 1966; Леопольд, 1968; Клячко, Кулаева, 1975) позволяют полнее познать процессы старения органа. Как известно из работ ряда исследователей (Elliot, 1937, Штромберг, 1959, 1966 и др.), главной жилке и черешку большинства вечнозеленых двудольных присуще наличие наряду с первичными вторичных тканей; продолжительность же работы камбия у многих видов ограничена одним, реже двумя вегетационными периодами. Из исследованных нами вечно-

зеленых барбарисовых у *Mahonia nepalensis*, *M. fortunei*, *Berberis pruinosa* деятельность камбия в листе (пластинке и черешке) заканчивалась в конце первого года, после перезимовывания камбий не возобновлял свою работу. Остальным видам свойственна незначительная камбиальная активность и на втором году, но лишь в черешке. При этом весной наряду с додифференциацией отдельных меристематических производных камбия, отложенных в предыдущем году, образовалось небольшое количество (до 3—4 рядов клеток) вторичной флоэмы (*Mahonia japonica*), вторичной ксилемы (*Berberis veitchii*) или той и другой вместе (*Mahonia aquifolia*, *Nandina*). Отложение вторичных проводящих элементов в 2-летних черешках сопровождалось делением тангентальными перегородками клеток межпучковой паренхимы на уровне камбиальной зоны. Наиболее отчетливо это выражено было у *Mahonia japonica* (рис. 4, Ж) и *M. aquifolia*.

Согласно сообщению Винклера (Winkler, 1908), основная причина, побуждающая камбий к отложению сосудов, — это интенсивность транспирации. Между величиной транспирации и числом образующихся сосудов существует строгая пропорциональность. Если в проводящей системе в данный момент содержится необходимое количество элементов для обслуживания транспирации, то, по мнению автора, новых сосудов камбий не откладывает. Максимальная фотосинтезирующая активность листа, а следовательно, и сопряженная с ней транспирация, как отмечает А. Леопольд (1968), примерно совпадает с окончанием роста листа, после чего у них наблюдаются снижение ассимиляционной деятельности, падение интенсивности газообмена и транспирации. Наивысшая фотосинтезирующая активность в большинстве случаев приходится на первый год жизни листа, с возрастом органа она снижается. Рост листа, продолжающийся более одного года, мы отметили у *M. japonica* и *M. aquifolia*, прошлогодние листья которых всегда несколько крупнее листьев текущего года. О продолжающемся росте у 2-летних листьев можно судить также по обнаруживающимся клеточным делениям в эпидермисе (рис. 4, Е) и хлоренхиме, образованию устьиц в пластинке и черешке. Именно этим видам, как было отмечено выше, свойственна наиболее высокая и длительная камбиальная деятельность в проводящих пучках. Незначительный рост черешков в длину на втором году наблюдался у *Berberis pruinosa* и *B. veitchii*.

Вместе с этим живые ткани листа уже в первый год становятся местом отложения запасных питательных веществ. В 2-летних листьях у исследованных барбарисовых, как и у других вечнозеленых форм, запасная функция заметно возрастает при одновременном снижении интенсивности ассимиляции (Лейсле, 1936, 1948). Весной и летом накапливаются обычно крахмал и жиры. Осенью крахмал осаживается и вновь становится обильным в перезимовавшем листе в начале следующего вегетационного сезона. Перед листопадом крахмал полностью исчезает. В цитоплазме клеток мезофилла пластинки и в хлоренхиме черешка старого листа хорошо заметны многочисленные мелкие липонидные капли, которые появляются, по-видимому, вследствие разрушения мембран хлоропластов (Свешникова и др., 1966).

Из других возрастных изменений, выявленных при сравнении листьев первого и последующих лет жизни, можно отметить следующие: некоторое утолщение на втором году кутикулы (*Mahonia japonica*, *Berberis pruinosa*), усиление кутинизации (*B. veitchii*, *Nandina*) и одревеснение оболочек эпидермальных клеток (*Mahonia fortunei*), повышение степени склерификации (образование склерид) эпидермиса (*Berberis pruinosa*) (рис. 4, Б, В), *Mahonia japonica*, *M. bealei*, *M. ne-*

palensis, *M. fortunei*) и одного-двух субэпидермальных слоев губчатого мезофилла (*Berberis veitchii*), накопление в большом количестве дубильных веществ в эпидермисе (рис. 4, Г, Д) и гиподерме (*Mahonia japonica*, *M. fortunei*), появление их в вакуолях клеток устьичного аппарата (*M. nepalensis*, *Berberis pruinosa*); возрастание степени одревеснения всех элементов черешка (*Mahonia nepalensis*) или отдельных тканей, в частности клеток перимедулярного влагалища (*Nandina domestica*); значительное накопление кристаллов оксалата кальция в паренхимной обкладке пучков, хлоренхиме пластинок и черешков (*N. domestica*, *Berberis pruinosa*). Перед опадением листьев в черешках у всех изученных видов клетки рано закладывающегося отделительного слоя в области сочленения округляются, разрыхляются и разъединяются, а нижележащие ряды клеток лигнифицируются; механически разрушаются проводящие ткани; ни закупорки сосудов, ни заложения пробки не наблюдалось. Как видно из изложенного, на фоне общих возрастных структурных изменений в листе выступает и присущая каждому виду специфика.

Итак, сравнительный анализ позволил констатировать наличие в структуре листа вечнозеленых барбарисовых ряда ксероморфных черт: мощной кутикулы, толстостенного эпидермиса, плотной палисадной ткани, сильно развитой склеренхимы (волокон, склереид), дубильных веществ. Наиболее мезоморфны листья у *Nandina domestica*, что сближает ее с листопадными барбарисами.

Развитие механической гиподермы у большинства изученных видов, по-видимому, можно рассматривать как важное экологическое приспособление, связанное с продолжительным существованием листа и обеспечивающее ему прочность, а также снижение транспирации, защищающее от резких температурных колебаний.

Результаты исследования дали возможность уточнить особенности строения черешка, пластинки, включая область средней жилки и край. Пучки имеют явную камбиальную деятельность. Подтверждены суждения о более продолжительной работе камбия в листьях вечнозеленых растений по сравнению с листопадными. Трахеальным и ситовидным элементам пучков в черешке и средней жилке свойственна высокая специализация, благодаря чему обеспечивается нормальное функционирование проводящих тканей в течение нескольких лет без существенного пополнения их новыми клетками.

Возрастные изменения в структурной организации листа сводятся к ослаблению и прекращению камбиальной деятельности (конец первого — начало второго года жизни органа), к усилению кутинизации и одревеснения, повышению степени склерификации, появлению многочисленных липоидных капель в результате деградации хлоропластов, накоплению кристаллов оксалата кальция и дубильных веществ.

R. P. Barykina, N. V. Chubatova

ON SOME TRAITS OF STRUCTURE IN EVERGREEN REPRESENTATIVES OF THE BERBERIDACEAE

Comparative anatomy of the leaves in 8 evergreen members (g. *Nandina*, *Berberis*, *Mahonia*) of the Berberidaceae has been studied. The great attention was paid to analysis of ecological importance of some anatomical signs. The presence of numerous xerophytic traits was shown. The leaves of *Nandina* are more mesomorphic. Cambial activity and structural changes in leaves on the level of genus and species was studied separately. It is confirmed more intensity and duration of cambial work in the leaves of evergreen plants, as compared with deciduous plants; the tracheal and sieve

elements are highly specialized. The intensification of the cutinization and lignification, sclerification of the parenchymatous cells, the increased quantity of the tannic substances and oxalate calcium, the decrease and disappearance of starch, degradation of chloroplasts and appearance of lipoide drops are found as important common tendencies of structural changes in the aging leaf.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Архарова К. Б., Зубкова И. Г. 1969. Анатомическое строение черешка в семействе Berberidaceae Juss.—Бот. журн., 54, № 1, 98—103. Баранова М. А. 1969. Сравнительно-стоматографическое исследование рода *Manglietia* Bl.—Бот. журн., 54, № 12, 1952—1964. Барыкина Р. П. 1971. Морфолого-анатомическое исследование *Berberis vulgaris* f. *atropurpurea* Bgl. и *B. thunbergii* DC. в связи с вопросом преобразования жизненных форм в семействе Berberidaceae.—В кн.: Морфология цветковых растений. М., с. 95—126. Гольшева М. Д. 1973. Гиподерма в эмбриональном и взрослом листе и значение этого признака при решении некоторых вопросов эволюции и систематики в сем. Salicaceae и других таксонах.—Бюл. МОИП. Отд. биол., 78, № 4, 93—106. Клячко Н. Л., Кулаева О. Н. 1975. Факторы старения и омоложения листьев.—В кн.: Проблемы биологии развития. М., с. 214—229. Кренке Н. П. 1940. Теория циклического старения и омоложения растений. М. Куликов Г. В. 1968. Итоги интродукции вечнозеленых видов барбариса в Крым.—Бюл. Никитск. бот. сада, вып. 1 (7), 14—18. Куликов Г. В. 1969. Продолжительность жизни листа вечнозеленых деревьев и кустарников в Крыму.—Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, вып. 72, 61—66. Лейсле Ф. Ф. 1936. Изменение в содержании крахмала и динамика углеводов в листьях некоторых вечнозеленых растений.—Советская ботаника, № 2, 54—62. Лейсле Ф. Ф. 1948. К эколого-физиологической характеристике листьев вечнозеленых растений влажных советских субтропиков.—В кн.: Экспериментальн. бот., сер. 4, вып. 6. Л., с. 147—199. Леопольд А. 1968. Рост и развитие растений. М. Лозина-Лозинская А. С. 1954. Деревья и кустарники СССР, т. 3. М.—Л. Оганезова Г. Г. 1974. Анатомическое строение листа у Berberidaceae S. L. в связи с систематикой семейства.—Бот. журн., 59, № 12, 1780—1794. Одишария К. Ю. 1975. Опадение листьев и образование новых побегов.—Тр. Сухумск. бот. сада АН ГССР, вып. 21, 61—70. Свешникова И. Н., Кулаева О. Н., Болякина Ю. П. 1966. Образование ламелл и гран в хлоропластах желтых листьев под действием 6-бензиламинопурина.—Физиол. раст., 13, вып. 5, 769—774. Серебряков И. Г. 1952. О длительности жизни листа и факторах, ее определяющих.—Уч. зап. МГПИ им. В. П. Потемкина, 19, каф. бот., вып. 1, 3—18. Скворцов А. К., Гольшева М. Д. 1967. О некоторых особенностях строения листа, важных для систематики и филогении рода *Salix* L.—Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, № 5, 91—97. Туманян С. А. 1965. Строение черешка у травянистых форм семейства барбарисовых.—Бюл. Главн. бот. сада АН СССР, вып. 58, 79—85. Штромберг А. Я. 1959. Деятельность камбия в листьях некоторых древесных двудольных растений.—Докл. АН СССР, 124, № 3, 699—702. Штромберг А. Я. 1961. Особенности строения водопроводящей системы летнезеленых и вечнозеленых листьев древесных двудольных.—Бот. журн., 46, № 9, 1321—1324. Штромберг А. Я. 1966. Редукция камбиальной активности в листьях древесных растений.—Вестн. Грузинск. бот. о-ва АН ГССР, 3, 28—33. Elliot J. H. 1937. The development of the vascular system in evergreen leaves more than one year old.—Ann. Bot., 1, N 1, 107—127. Guttenberg H. 1927. Studien über das Verhalten des immergrünen Laubblattes der Mediteraniflora zu verschiedenen Jahreszeiten.—Planta, 4, N 5, 726—779. Lidfors B. 1896. Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora.—Bot. Zbl., 68, 33—44. Metcalf C. R., Chalk L. 1950. Anatomy of the dicotyledons, vol. 1. Oxford. Ohwi J. 1965. Flora of Japan. Washington. Winkler H. 1908. Über die Umwandlung des Blattstiels zum Stengel.—Jahrb. wiss. Bot., 45.

Поступила в редакцию
23.01.78

УДК 582.739:581.3

Л. Н. КОСТРИКОВА

ПОЛИЭМБРИОНИЯ У *SOPHORA FLAVESCENS* AIT. (PAPILIONACEAE)

Мы уже останавливались на распространении полиэмбрионии у представителей разных триб семейства мотыльковых (Кострикова, 1973). Спорадически ее обнаруживали в трибах Genisteeae, Trifolieae.