

- Sachin B., Özdemir T.* Epiphytic algae on mosses in the Altindere Valley National Park (Maçka-Trabzon/Turkey) // *Pakistan J. Biol. Sci.* 2008. Vol. 11. N 18. P. 2278—2281.
- Solheim B., Zielke M.* Associations between Cyanobacteria and Mosses / Cyanobacteria in symbiosis. A. N. Ray, B. Bergman, U. Rasmussen (eds). Netherlands, 2002. P. 137—152.
- Soni M., Soni S., Shukla S. P.* Study on algal flora of algac-moss association on barks of some selected tree species at Rono-Hills of Papum Pare district in Arunachal Pradesh, India // *Bull. arunachal forest research*, 2006. Vol. 22. N 1—2. P. 1—8.
- Tatsuro M.* Ecological study of the moss community and microorganisms in the Vicinity of Syowa station Antarctica // *JARE scientific reports. Ser. E, Biology*, 1968. Vol. 29. P. 1—58.
- Watanabe S.* New and Interesting Green Algae from Soils of Some Asian and Oceanian Regions // *Arch. Protistenk.*, 1983. Bd 187. Hf 3. S. 223—334.

SUMMARY

The results of studies of algal species diversity in association with *Rhytidium rugosum* in the biogeocenosis of Sokhondo Reserve (Zabaikalsky Territory, Russia) are presented. The algal flora in association with mosses is diverse.

УДК 581.821.2

Бот. журн., 2012 г., т. 97, № 8

© А. В. Копанина, В. М. Еремин

АНАТОМИЯ КОРЫ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА *ERICACEAE*, ПРОИЗРАСТАЮЩИХ НА САХАЛИНЕ И КУРИЛЬСКИХ ОСТРОВАХ

A. V. KOPANINA, V. M. YEREMIN. BARK ANATOMY OF SOME *ERICACEAE* SPECIES FROM SAKHALIN AND KURIL ISLANDS

Институт морской геологии и геофизики Дальневосточного отделения РАН

693022 Южно-Сахалинск, ул. Науки, 1 Б

Тел./факс (424-2) 791-517

E-mail: nauka@imgg.ru

Поступила 26.07.2010

Окончательный вариант получен 22.03.2012

На основе сравнительного структурного анализа выявлены особенности анатомии коры 6 представителей сем. *Ericaceae*, произрастающих на Сахалине и Курильских островах: *Ledum hypoleucum*, *Menziesia pentandra*, *Gaultheria miqueliana*, *Vaccinium hirtum*, *Vaccinium ovalifolium* и *Vaccinium praestans*. Определен комплекс видоспецифичных структурных признаков коры молодых стеблей, скелетных многолетних побегов и стволиков исследуемых видов. Охарактеризованы тенденции структурных возрастных перестроек в коре.

Ключевые слова: кора, возрастные изменения, флоэма, перидерма, флоэмные лучи, ствол, корка, *Ericaceae*, Сахалин, Курилы.

Сравнительное анатомическое исследование коры выполнено на примере древесных растений различных жизненных форм представителей *Ericaceae* Juss., произрастающих на Сахалине и Курильских островах: *Ledum hypoleucum* Kom., *Menziesia pentandra* Maxim., *Gaultheria miqueliana* Takeda, *Vaccinium hirtum* Thunb., *V. ovalifolium* Smith и *V. praestans* Lamb. Ограниченность сведений в литературе о строении коры указанных видов определила необходимость детального рассмотрения этого вопроса.

Сложный гистологический состав, многообразие признаков коры и их сочетаний позволяют установить различия на видовом уровне и вычлнить большое количество диагностических признаков, что нашло подтверждение в работах по изучению структуры коры как отдельных видов, так и крупных таксонов (Лотова, 1987; Бойко, 1996; Еремин, Бойко, 1998; Еремин и др., 2001; Лотова, Тимонин, 2005;

Evert, 2006; Копанина, Еремин, 2008, и др.). Довольно широко освещена в литературе анатомия древесины *Ericaceae* в систематическом, филогенетическом и экологическом аспектах в современных работах зарубежных исследователей (Lens et al., 2004a, b, c; 2007, и др.) и ряде более ранних публикаций. В то же время исследование структуры коры представителей этого обширного семейства менее многочисленны. Изучено анатомическое строение коры ряда видов *Ericaceae*, в том числе *Pieris japonica* D. Don (Furuno, 1990), 4 представителей *Vaccinium* L. (Бойко, 1993; Бойко, Еремин, 1993; Еремин и др., 1994; Бойко, 1995; Еремин, Бойко, 1998; Еремин и др., 2001; Копанина, 2004, 2005). В. И. Бойко (1996) определены диагностические признаки для 32 видов *Ericaceae*, в том числе для близких к исследуемым авторами видам — *Ledum palustre* L., *Vaccinium arctostaphylos* L., *V. myrtillus* L., *V. uliginosum* L., *V. vitis-idaea* L.

Целью настоящей работы является сравнительное исследование структуры коры и ее возрастных изменений 6 представителей *Ericaceae*. Основные задачи работы: выявление разнообразия анатомических признаков коры, выявление структурных признаков, ценных в диагностическом отношении, изучение возрастных изменений коры.

Материал и методика

Выполнены натурные описания растительных сообществ и отбор образцов для анатомического анализа и гербария (табл. 1). Все образцы собраны А. В. Копаниной на юге о-ва Сахалин в 2003—2005 гг., о-ве Кунашир в 2006 и 2007 гг. и хранятся

ТАБЛИЦА 1
Список исследованных видов

Исследуемые виды	Систематическое положение (по Stevens, 2001 onwards; Gillespie, Kron, 2010; GRIN, 2010)	Пункт полевых работ	Место сбора
<i>Ledum hypoleucum</i> Kom.	Подсем. <i>Ericoideae</i> Link	О-в Кунашир, окр. оз. Серебряное	Ельник кустарниково-лизихитовый (<i>Picea glehnii</i> — <i>Menziesia pentandra</i> + <i>Hydrangea paniculata</i> — <i>Lysichiton camtschaticense</i>)
<i>Menziesia pentandra</i> Maxim.	То же	Там же	То же
<i>Vaccinium hirtum</i> Thunb.	Подсем. <i>Vaccinioideae</i> Endl.	Там же	То же
<i>Gaultheria miqueliana</i> Takeda	То же	О-в Кунашир, северо-западный склон вулкана Менделеева	Заросли кедрового стланика с кустарниками (<i>Pinus pumila</i> — <i>Vaccinium hirtum</i> + <i>Ledum hypoleucum</i>)
<i>Vaccinium ovalifolium</i> Smith	» »	О-в Сахалин, предгорье Сусунайского хребта, близ истока р. Уюмовки	Каменноберезняк кустарниково-разнотравный (<i>Sorbus commixta</i> + <i>Betula ermanii</i> — <i>Viburnum furcatum</i> + <i>Euonymus sachalinensis</i> + <i>Vaccinium ovalifolium</i>)
<i>Vaccinium praestans</i> Lamb.	» »	Там же	То же

в Учреждении Российской академии наук Институте морской геологии и геофизики Дальневосточного отделения РАН (ИМГиГ ДВО РАН). Образцы коры отбирали у каждого вида от разновозрастных стеблей: одно-, дву-, трех-, четырехлетних, многолетних скелетных побегов и стволиков (5—17 лет). Собранный материал фиксировали в день сбора в 96%-этиловом спирте, а затем выдерживали в смеси 96%-го этилового спирта и глицерина в соотношении 3 : 1. Из фиксированного материала на санном микротоме с замораживающим столиком готовили поперечные и продольные (тангентальные и радиальные) срезы 15—20 мкм толщ. По стандартной методике (Прозина, 1960; Юрцев, Пухальский, 1968) изготавливали временные и постоянные препараты. Срезы окрашивали регрессивным методом сафранином и нильским синим, заключали в канадский бальзам. Анализ микропрепаратов осуществляли на световых микроскопах «Микмед-6», «Биолам-И» и Axioskop 40 CarlZeiss. Компьютерную обработку изображений микросрезов для измерения биометрических параметров и получения микрофотографий производили с использованием программного обеспечения AxioVision 40v4.6.3.0. и цифровой камеры AxioCam MRCarlZeiss.

Результаты

Ledum hypoleucum — геоксильный вегетативноподвижный зимнезеленый кустарник до 1.5 м выс. Распространен в Японии, северном Китае, на Дальнем Востоке России — в Приморском, Хабаровском, Уссурийском краях, а также на Сахалине и южных Курильских о-вах. Произрастает на сфагновых болотах, каменистых осыпях в подгольцовом поясе, в разреженных смешанных и светлохвойных лесах. Стебель в сечении округлый.

Кора однолетнего стебля. Эпидерма однослойная (рис. 1, 1). Основные эпидермальные клетки прямоугольные по форме на поперечном и продольных срезах. Устьица встречаются редко. Трихомы простые (одно- и многоклеточные), присутствуют крупные железки. Преобладают крупные многоклеточные трихомы до 900—1000 мкм дл. Под железками располагается колленхиматозная паренхима, образующая плотно сложенные группы в 6—8 слоев. Колленхима округлого типа состоит из 2, реже 3 слоев плотно сложенных овальных в поперечном сечении клеток (табл. 2, 3). Паренхима первичной коры гетерогенная, состоит из мелких хлорофиллоносных клеток и крупных тонкостенных вакуолизированных идиобластов, которые к концу вегетационного периода образуют рексигенные полости (рис. 1, 1). В идиобластах откладываются очень редкие кристаллы в форме призм с «оплавленными» гранями и актиноморфные друзы. Кольцо первичных механических элементов гетерогенное, прерывистое, образовано группами из 2—16 элементов, между которыми располагаются клетки паренхимы. В состав групп входят толстостенные, тонкостенные волокна и брахисклереиды, образующиеся за счет склерификации паренхимы.

Феллоген закладывается в первый год роста стебля в первичной флоэме сплошным кольцом и формирует 2—4 слоя феллемы (табл. 2). Феллема гомогенная, тонкостенная (рис. 1, 1). Клетки феллемы образуют правильные радиальные ряды. В поперечном сечении они прямоугольные и квадратные. Феллодерма однослойная, форма слагающих ее клеток сходна с формой клеток феллемы. Таким образом, корка формируется уже в первый год роста стебля, а через 3—4 года ткани, расположенные снаружи от феллемы, слущиваются полностью.

Вторичная флоэма сложена ситовидными трубками, клетками спутницами, аксиальной, лучевой паренхимой и редкими волокнами (рис. 1, 1). Утолщение продо-

ТАБЛИЦА 2
Количественные признаки коры изученных видов

Признак	<i>Ledum hypoleucum</i>	<i>Menziesia pentandra</i>	<i>Galtheria miqueliana</i>	<i>Vaccinium hirtum</i>	<i>Vaccinium praestans</i>	<i>Vaccinium ovalifolium</i>
Однолетний стебель						
Ширина коры, мкм	100 (160) 340	200 (330) 430	190 (230) 260	140 (170) 230	50 (90) 150	190 (360) 640
кутикулы, мкм	2 (4) 10	—	1 (2) 4	3 (4) 6	—	5
эпидермы, мкм	12 (14) 17	6 (11) 22	7 (10) 13	10 (17) 20	6 (9) 14	17 (19) 22
колленхимы, мкм	13 (21) 33	—	15 (22) 32	17 (31) 53	—	13 (18) 23
перидермы, мкм	24 (39) 52	18 (29) 42	22 (28) 37	—	19 (27) 35	—
феллемы, мкм	20 (27) 44	11 (19) 25	13 (19) 27	—	13 (21) 30	—
Число клеток феллемы в радиальном ряду, шт.	2 (3) 4	3 (4) 5	1 (1) 2	—	2 (3) 4	—
Радиальный размер клеток феллемы, мкм	4.0 (7.5 ± 0.55) 16.7	3.9 (8.1 ± 0.50) 12.7	4.3 (16.0 ± 1.27) 26.7	—	4.1 (6.9 ± 0.37) 10.2	—
Тангентальный размер клеток феллемы, мкм	8.3 (11.9 ± 0.43) 16.4	9.1 (13.1 ± 0.43) 19.4	10.7 (14.7 ± 0.71) 24.2	—	6.4 (9.9 ± 0.32) 12.5	—
Ширина парепхимы первичной коры, мкм	43 (64) 90	80 (190) 305	68 (122) 160	117 (84) 527	100 (283) 320	117 (228) 527
кольца механических первичных элементов, мкм	7 (11) 16	15 (31) 41	11 (21) 35	8 (18) 34	12 (23) 29	13 (24) 40
стенок первичных волокон, мкм	2 (2) 3	2 (3) 4	2 (4) 5	2 (5) 7	3 (4) 6	2 (4) 7
вторичной флоэмы, мкм	13 (23) 32	24 (31) 43	17 (33) 32	14 (28) 42	11 (40) 24	21 (32) 50
Диаметр ситовидных трубок, мкм	4 (8) 11	5 (7) 18	4 (7) 10	4 (7) 12	3 (7) 6	5 (8) 11
Длина члеников ситовидных трубок, мкм	56.0 (76.2 ± 2.50) 106.0	46.0 (72.2 ± 4.00) 117.0	52.0 (80.6 ± 3.43) 106.0	69.0 (134.9 ± 10.49)) 258.0	33.0 (120.2 ± 6.72) 136.0	50.0 (82.1 ± 4.61) 106.0
Общее число клеток флоэмы в радиальном ряду, шт.	3 (4) 6	3 (4) 6	4 (5) 7	4 (5) 6	2 (5) 4	2 (4) 5
Число ситовидных трубок в радиальном ряду, шт.	0 (2) 3	0 (1) 3	1 (2) 3	1 (2) 3	0 (2) 3	2 (3) 4

Общее число флоэмных лучей на 1 мм ² тангентального среза, шт.	25 (30) 33	63 (83) 132	20 (25) 31	18 (27) 37	63 (99) 164	3 (4) 5
Слойностью 1—3 на 1 мм ² , шт.	6 (8) 10	25 (44) 82	6 (7) 8	14 (20) 31	57 (87) 145	0 (3) 4
4—6 на 1 мм ² , шт.	14 (16) 18	6 (16) 32	12 (15) 18	2 (5) 8	6 (10) 13	1 (4 и более)
7 и более на 1 мм ² , шт.	4 (5) 6	1 (23) 32	2 (3) 4	2	6	—
Высота лучей, мкм	105 (255) 615	55 (200) 440	105 (200) 320	125 (180) 385	55 (195) 385	55 (75) 230

Многолетний стебель

Возраст стволиков, лет	5	17	7	12	8	15
Ширина коры, мкм	120 (150) 190	300 (400) 460	150 (190) 250	230 (270) 330	50 (75) 110	360 (410) 485
перидермы, мкм	15 (22) 28	24 (37) 62	41 (42) 103	5 (71) 113	32 (49) 68	36 (63) 97
годового слоя феллемы, мкм	7 (15) 21	21 (30) 42	17 (21) 34	31 (41) 62	22 (42) 68	13 (25) 50
Число клеток феллемы в радиальном ряду, шт.	1 (2) 3	3 (4) 5	4 (5) 10	6 (8) 13	1 (3) 4	2 (3) 4
Радиальный размер клеток феллемы, мкм	4.9 (6.6 ± 0.24) 9.3	5.4 (9.6 ± 0.44) 15.5	4.1 (7.1 ± 0.35) 12.5	1.0 (3.6 ± 0.24) 5.5	7.7 (15.0 ± 0.98) 26.4	2.2 (5.0 ± 0.32) 9.2
Тангентальный размер клеток феллемы, мкм	8.6 (14.5 ± 1.04) 31.0	9.2 (19.8 ± 1.99) 47.0	12.0 (18.4 ± 1.26) 38.1	8.7 (12.7 ± 0.55) 19.1	4.1 (9.2 ± 0.61) 15.2	9.1 (16.1 ± 0.76) 24.2
Ширина дилатационной зоны флоэмы, мкм	41 (53) 81	55 (89) 160	25 (36) 48	5 (86) 106	—	—
Общая ширина непроводящей флоэмы, мкм	65 (101) 162	55 (89) 160	46 (67) 105	113 (175) 227	8 (13) 21	13 (250) 277
Ширина проводящей флоэмы, мкм	28 (40) 54	57 (75) 94	14 (25) 32	37 (54) 73	11 (20) 35	114 (82) 168
Диаметр ситовидных трубок, мкм	5 (7) 10	7 (10) 13	4 (6) 9	5 (8) 10	4 (6) 8	8 (13) 18
Длина члеников ситовидных трубок, мкм	78.0 (102.8 ± 2.94) 128.0	61.0 (107.2 ± 7.85) 196.0	58.0 (72.6 ± 1.82) 88.0	55.0 (85.0 ± 4.33) 158.0	67.0 (106.2 ± 5.38) 174.0	59.0 (119.1 ± 5.74) 179.0
Общее число клеток проводящей флоэмы в радиальном ряду, шт.	4 (5) 6	7 (9) 12	3 (5) 7	8 (11) 14	3 (4) 4	11 (16) 18
Число ситовидных трубок в радиальном ряду, шт.	2 (3) 4	3 (5) 6	1 (3) 4	3 (5) 8	1 (2) 3	5 (6) 8
Общее число флоэмных лучей и тяжей аксиальной паренхимы на 1 мм ² тангентального среза, шт.	116 (134) 158	128 (156) 188	81 (90) 106	128 (180) 240	168 (181) 204	64 (95) 140

ТАБЛИЦА 2 (продолжение)

Признак	<i>Ledum hypoleucum</i>	<i>Menziesia pentandra</i>	<i>Gaultheria miqueliana</i>	<i>Vaccinium hirtum</i>	<i>Vaccinium praestans</i>	<i>Vaccinium ovalifolium</i>
Общее число флоэмных лучей на 1 мм ² тангентального среза, шт.	100 (114) 130	104 (135) 164	38 (45) 50	112 (158) 208	116 (140) 156	60 (91) 136
Слойностью 1—3 на 1 мм ² , шт.	80 (93) 110	87 (116) 141	14 (18) 45	85 (121) 150	73 (100) 124	40 (83) 116
4—6 на 1 мм ² , шт.	10 (11) 14	8 (15) 20	25 (32) 50	8 (10) 16	12 (24) 36	1 (4) 8
7 и более на 1 мм ² , шт.	4 (8) 16	4 (6) 8	12 (13) 13	8 (10) 16	8 (17) 24	3 (7) 10
Рядность лучей (количество клеток), шт.	1	1	1	3 (4) 6	1	2 (4) 8
Высота однорядных лучей, мкм	110 (215) 390	50 (226) 390	51 (189) 364	46 (127) 128	49 (168) 508	39 (122) 364
Многорядных лучей, мкм	—	—	—	250 (500) 740	—	200 (480) 840
Ширина многорядных луча, мкм	—	—	—	56 (120) 200	—	39 (70) 160

Пр и м е ч а н и е. Значение признаков приведены следующим образом — минимальное (среднее) максимальное.

ТАБЛИЦА 3
Сравнение признаков коры изученных видов

Признаки	Исследуемые виды					
	<i>Ledum hypoleucum</i>	<i>Menziesia pentandra</i>	<i>Gaultheria miqueliana</i>	<i>Vaccinium hirtum</i>	<i>Vaccinium praestans</i>	<i>Vaccinium ovalifolium</i>
Наличие трихом и их тип	Кроющие одно- и многоклеточные, железистые	Кроющие одно- и многоклеточные	Кроющие многоклеточные	Кроющие одно- и многоклеточные, железистые	Нет	Кроющие одно-клеточные, железистые
Наличие коллепхимы и ее тип	Округлая	Округлая	Округлая	Более или менее округлая	»	Округлая
Структура кольца первичных механических элементов	Гетерогенное, прерывистое	Гетерогенное, прерывистое	Гетерогенное, сплошное	Гетерогенное, сплошное	Гетерогенное, сплошное	Гомогенное, прерывистое

Клеточный состав кольца первичных механических элементов	Тонко- и толсто-стенные волокна, тонкостенные брахисклереиды	Тонкостенные волокна, тонкостенные брахисклереиды	Толстостенные волокна, тонкостенные брахисклереиды	Толстостенные волокна с точечным просветом, брахисклереиды	Тонкостенные волокна и брахисклереиды	Толстостенные волокна с точечным просветом
Характер утолщения клеточных оболочек кольца первичных механических элементов	Равномерное	Равномерное	Неравномерное у брахисклереид и равномерное у волокон	Неравномерное (толстые периклиналильные стенками) у брахисклереид и равномерное у волокон	Равномерное	Равномерное
Морфологический тип кристаллов в паренхиме первичной коры	Призмы, актиноморфные друзы	Актиноморфные друзы	Призмы, сростки, двойники, актиноморфные друзы	Призмы, актиноморфные друзы	Призмы, актиноморфные друзы	Призмы, актиноморфные друзы
Длительность функционирования первичных тканей коры, лет	До 3—4	0.5—1	До 2—3	До 2—3	1	До 4—5
Время заложения феллогена	Первый год	Первый год	Первый год	Второй год	Первый год	Второй—четвертый год
Тип феллемы	Гомогенная, тонкостенная	Гетерогенная; тонкостенная и феллоид	Гомогенная	Гомогенная	Гомогенная	Гомогенная и гетерогенная, включающая феллоид в высоком возрасте
Наличие кристаллов во вторичной флоэме	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет
Тип ситовидных пластинок	Простые и сложные	Сложные	Простые и сложные	Простые	Простые	Простые
Форма ситовидных трубок в поперечном сечении	Округлые—квадратные	Квадратные—многоугольные	Прямоугольные—многоугольные	Округлые—овальные, прямоугольные	Прямоугольные—многоугольные	Прямоугольные—многоугольные, овальные
Утолщение ситовидных трубок проводящей флоэмы и его характер	Равномерное	Равномерное	Нет	Нет	Нет	Нет
Утолщение клеток лучевой и аксиальной паренхимы проводящей флоэмы и его характер	Неравномерное	Нет	Нет	Нет	Нет	Нет

льных стенок ситовидных трубок более или менее равномерное на всем протяжении членика. Незначительно утолщены клеточные оболочки флоэмной паренхимы, как правило, по углам клеток. За счет такого характера утолщения ткань на поперечном срезе напоминает колленхиму. Ситовидные пластинки как простые, так и сложные. Поперечные стенки ситовидных трубок наклонные. Волокна редкие, тонкостенные. Аксиальная паренхима диффузная. Лучи однорядные, гомоцеллюлярные, образованные стоячими клетками.

Кора многолетнего стебля и стволиков. Многолетние стебли и стволики покрыты коркой. Первый феллоген функционирует продолжительное время — до 6—8 лет. Повторный феллоген закладывается на периферии дилатационной зоны флоэмы почти по всему периметру одновременно и остается деятельным продолжительно. Поскольку мертвые ткани слущиваются, стволики снаружи покрыты перидермой. Перидерма многолетних стеблей структурно такая же, как и однолетних (рис. 2, 1). Ширина годичного слоя феллемы составляет от 7 до 21 мкм. Клетки значительно сплющиваются в радиальном направлении, образуя ровные радиальные ряды.

Начиная со второго года роста стебля происходят существенные структурные изменения в первом годичном слое вторичной флоэмы (табл. 3). Значительно утолщаются оболочки клеток флоэмной паренхимы первого года, происходит облитерация проводящих элементов. Структурные перестройки вторичной флоэмы многолетних (9—11-летних) стеблей и стволиков связаны со становлением дефинитивных признаков. В многолетних стеблях во вторичной флоэме различаются зоны непроводящей и проводящей флоэмы. На периферии непроводящей флоэмы формируется дилатационная зона (рис. 2, 1). Клеточные оболочки флоэмной паренхимы (аксиальной и лучевой) утолщаются вплоть до потери просвета. Утолщение происходит неравномерно — либо отдельными участками, образуя выступы оболочки внутрь клетки, либо развивается в основном на периклиналильных клеточных стенках. Утолщение стенок ситовидных трубок имеет место в меньшей степени. Лучевая дилатация преобладает над дилатацией аксиальной паренхимы. Волокна встречаются во флоэме очень редко. Ситовидные трубки округлые или квадратные в поперечном сечении. На поперечных наклонных стенках ситовидных трубок расположены сложные ситовидные пластинки. Ширина проводящей флоэмы незначительна (табл. 2). Аксиальная паренхима диффузная. Лучи проводящей флоэмы однорядные, гомоцеллюлярно-палисадные. Число флоэмных лучей на единицу площади тангентального среза увеличивается с возрастом.

Menziesia pentandra — летнезеленый кустарник до 2 м выс., распространен в хвойных и смешанных лесах Японии, южных Курильских островов и южного Сахалина. Стебель в поперечном сечении округлый.

Кора однолетнего стебля. Эпидерма типичная (табл. 2). Трихомы многочисленные простые одно- и многоклеточные. Колленхима округлая, с равномерным утолщением клеточных стенок, 3—4-слойная. В структуре коры междоузлий имеют место субэпидермальные «подушки» колленхиматозной лигнифицированной паренхимы, которые достигают максимальных размеров в узлах стебля. Мы полагаем, что эти структуры выполняют механическую функцию и дополнительно «усиливают» стебель в узлах. Паренхима первичной коры гетерогенная, напоминает аэренхиму с крупными рексигенными полостями. В паренхимных клетках содержатся редкие актиноморфные друзы оксалата кальция. Первичные ткани, расположенные снаружки от кольца волокон очень рано деформируются и отмирают, и к концу вегетационного периода уже не различимы. Кольцо первичных механиче-

ских элементов гетерогенное прерывистое, образовано крупными группами тонкостенных склеренхимных волокон (табл. 2) и единичными склереидами (табл. 3). На поперечном срезе форма волокон многоугольная, несколько вытянутая в радиальном направлении (рис. 1, 2). Под механическим кольцом закладывается феллоген, который формирует 3—4 слоя тонкостенной феллемы. Клетки феллемы незначительно уплощены в радиальном направлении, образуют правильные радиальные ряды. Феллема гетерогенная, включает тонкостенные и толстостенные клетки — феллоид с утолщенными клеточными оболочками, причем наиболее сильно утолщена внутренняя периклиальная стенка.

Первичная флоэма в значительной степени облитерирована. Вторичная флоэма образована ситовидными трубками с клетками спутницами, лучевой и аксиальной паренхимой, волокна отсутствуют. Проводящие элементы флоэмы имеют равномерное утолщение клеточных оболочек. В поперечном сечении ситовидные трубки квадратные или многоугольные, имеющие сглаженные грани, иногда почти округлые (рис. 1, 2). Ситовидные пластинки сложные. Поперечные стенки от перпендикулярных до наклонных. На продольных стенках ситовидные поля округлые, многочисленны. Лучевая паренхима тонкостенная. Среди тяжелой аксиальной паренхимы выделяются клетки, которые также имеют несклерифицированные утолщения клеточной оболочки. Лучи гомоцеллюлярные однорядные.

Кора многолетнего стебля и стволиков. Общая мощность коры с возрастом увеличивается (табл. 2). Молодые стебли (до 6—8 лет) снаружи покрыты перидермой, заложившейся еще в первый год формирования стебля. Структура феллемы аналогична структуре феллемы однолетнего стебля. В поперечном сечении клетки феллоида почти округлые, с точечными или более крупными просветами, расположены неплотными слоями (рис. 2, 2). Стволики и крупные скелетные стебли 8—10 лет имеют уже дефинитивную структуру коры. Кора включает чередующиеся слои тонкостенной феллемы (3—5 слоев), 1 слой феллоида, клетки которого с возрастом разрастаются, феллодерму, а также участки тканей непроводящей флоэмы (3—6 слоев).

В многолетних стеблях вторичная флоэма представлена непроводящей и проводящей (рис. 2, 2). На периферии непроводящей флоэмы формируется дилатационная зона, где флоэмные лучи дилатируют, приобретая форму равнобедренных треугольников, обращенных основаниями к периферии стебля. Ширина этой зоны почти в 2 раза больше, чем в стебле багульника, и составляет 90 мкм (табл. 2). Имеет место также дилатация аксиальной флоэмной паренхимы (табл. 3). Клетки лучей и тяжелой паренхимы значительно вытянуты в тангентальном направлении. В периферической части дилатированных лучей закладывается повторный феллоген. Все флоэмные элементы этой зоны имеют равномерное утолщение клеточных оболочек. Флоэмная паренхима склерифицирована, при этом часто фрагментарно — по углам клеток. В лучах склерификация наименьшая. С периферии эта зона граничит с феллодермой (2—4 слоя), клетки которой имеют утолщенные незначительно склерифицированные стенки. Зона непроводящей флоэмы характеризуется незначительной дилатацией флоэмной паренхимы, при которой поперечный размер клеток увеличивается на 30—40 %, а форма сохраняется. С возрастом проводящие элементы облитерируют, а в клетках флоэмной паренхимы равномерно утолщаются оболочки. Флоэмные лучи однорядные гомоцеллюлярные.

Gaultheria miqueliana — зимнезеленый кустарничек до 0.4 м выс., распространен в хвойно-широколиственных лесах на галечниках по берегам рек и ручьев, в зарослях кедрового стланика и других субальпийских кустарников в Японии, на южных Курильских островах и на севере о-ва Сахалин. Стебель в сечении округлый.

Кора однолетнего стебля. Однолетние стебли покрыты снаружи либо эпидермой, либо при отмирании первичной коры внутренними первичными тканями, включающими фрагменты первичного кольца механических элементов. Трихомы простые одно- и многоклеточные. Колленхима округлого типа, но не всегда четко диагностируется. Часто 1—2 периферических слоев паренхимы первичной коры представлены колленхиматозной паренхимой (табл. 2, 3). Паренхима первичной коры гетерогенная с рексигенными полостями. Идиобласты содержат многочисленные кристаллы в виде актиноморфных друз, сростков неправильной формы, призм и их двойниковых сростков. Кольцо первичных склеренхимных элементов почти сплошное, за счет склерификации паренхимных клеток, периклиальные стенки которых, обращенные к центру стебля, утолщены сильнее (рис. 1, 3). Таким образом, оно гетерогенное и состоит из склеренхимных волокон и брахисклереид. Под кольцом первичных механических элементов закладывается феллоген. К концу первого вегетационного сезона он успевает сформировать 1 или 2 слоя тонкостенной феллемы. Первый годичный слой феллемы образован сравнительно крупными клетками, почти квадратными на поперечном срезе.

Первичная флоэма представлена облитерированными ситовидными трубками и склерифицированной паренхимой. Вторичная флоэма образована ситовидными трубками, сопряженными с тяжами клеток-спутниц, лучевой и аксиальной паренхимой. Волокна отсутствуют. Ситовидные пластинки как простые, так и сложные. Поперечные стенки ситовидных трубок наклонные. Ситовидные трубки в поперечном сечении почти округлые (рис. 1, 3). Лучи однорядные, преимущественно гомогенно-палисадные. Лучевая и в меньшей степени тяжевая паренхима в конце вегетационного периода имеют равномерно утолщенные клеточные оболочки.

Кора многолетнего стебля и стволиков. Многолетние стебли и стволики покрыты коркой. Дефинитивная структура корки складывается к 9—10 годам после заложения повторных перидерм. До этого возраста стебель покрыт отмершими тканями первичной коры (фрагментарно) и перидермой. Феллема стволиков сложена квадратными на поперечном срезе клетками, оболочки которых с возрастом приобретают равномерное утолщение (рис. 2, 3). Феллоген откладывает значительно меньше клеток феллодермы. В стволиках феллоген закладывается каждые 2—3 года в виде слабо вогнутых дуг, различимых на поперечном срезе, формируя корку, отсекая чередующиеся слои вторичной флоэмы (2—3 слоя), феллодермы (1 или 2 слоя) и феллемы (3—4 слоя).

Структурные возрастные изменения в непроводящей флоэме связаны с лучевой и тяжевой дилатацией, склерификацией паренхимных тканей и облитерацией проводящих элементов (табл. 2, 3). В периферической части непроводящей флоэмы выделяются участки, в которых за счет диффузной дилатации тяжевой паренхимы и ее склерификации образуются брахисклереиды с утолщенными внутренними периклиальными стенками. Склереиды меньших размеров образуются за счет склерификации ситовидных трубок. Фрагментарное расположение склереид и склерифицированной паренхимы в непроводящей флоэме связано с повторным заложением феллогена в более глубоких слоях вторичной флоэмы за счет пролиферации паренхимы. В глубже лежащих слоях непроводящей флоэмы паренхима флоэмных лучей дилатирует, но ее клеточные оболочки не утолщаются и не склерифицируются. В проводящей флоэме склерифицированные элементы отсутствуют (рис. 2, 3). Ситовидные трубки в поперечном сечении почти округлые, ситовидные пластинки простые и сложные. Поперечные стенки перпендикулярные или несколько наклонные. В стеблях 5—10-летнего возраста преобладают лучи однорядные, преимущественно гомогенно-палисадные. В стволиках заметное участие в сложении вторич-

ной флоэмы кроме одно- и двурядных лучей принимают 3—4-рядные (табл. 2). Многорядные лучи гетерогенные, образованные лежащими клетками, а краевые клетки стоячие. Имеют место также двурядные низкие лучи, образованные стоячими и редкими лежащими клетками.

Vaccinium hirtum — летнезеленый геоксилный вегетативноподвижный кустарник до 2 м выс. Распространен в хвойно-широколиственных лесах Японии, южных Курильских островов, о-ва Сахалин и Уссурийского края. Стебель в поперечном сечении округлый.

Кора однолетнего стебля. Эпидерма однослойная, ее клетки на поперечном срезе прямоугольной формы. Наружная тангентальная клеточная стенка значительно утолщена. Кутикула равномерно покрывает стебель слоем в 6—10 мкм. Трихомы кроющие и железистые (табл. 3). Кроющие трихомы удлиненные, с более или менее заостренными концами. Дву-, пятислойная колленхима располагается субэпидермально, ее клетки с неравномерно утолщенными стенками (рис. 1, 4). Больше утолщены внутренние периклиальные клеточные стенки. Паренхима первичной коры гетерогенная, с рексигенными полостями. В идиобластах содержатся кристаллы в виде друз и призм. Кольцо первичных механических элементов образовано толстостенными волокнами с точечными просветами, собранными группами, между которыми располагаются крупные склерифицированные паренхимные клетки, брахи- и трихосклерейды. Склерейды имеют характерное утолщение внутренней периклиальной клеточной оболочки. При этом клеточная стенка, ориентированная к периферии стебля, в 1.5—2 раза тоньше.

Первичная флоэма к концу вегетационного периода практически не различима, так как значительно деформирована. Вторичная флоэма включает только проводящие и запасные ткани. На поперечном срезе вторичная флоэма имеет сетчатый рисунок (рис. 1, 4). Ситовидные трубки имеют перпендикулярные и наклонные поперечные стенки, на которых расположены простые ситовидные пластинки овальной формы. Ситовидные поля расположены также на продольных стенках ситовидных трубок. Лучи преобладают однорядные, гомо- и гетероцеллюлярные.

Кора многолетнего стебля и стволиков. Феллоген закладывается на второй год развития стебля в первичной флоэме под кольцом первичных механических элементов (табл. 3). На поперечном срезе клетки феллемы вытянуты в тангентальном направлении и уплощены в радиальном. Периклиальные наружные и внутренние стенки клеток незначительно утолщены. Ежегодно феллоген откладывает 2—3 слоя феллодермы. Многолетние стебли и стволики свыше 8—10 лет после заложения повторного феллогена покрыты коркой (рис. 2, 4). Повторные феллогены закладываются редко, обширными участками, различимыми на поперечном срезе, в виде полуколец или почти сплошных колец в самых периферических слоях непроводящей флоэмы. Годичные слои феллемы выражены отчетливо, их ширина составляет в среднем 41 мкм (табл. 2). В клетках феллемы самого позднего слоя откладываются редкие друзы и призматические кристаллы.

Уже на второй год формирования стебля первый годичный прирост вторичной флоэмы в значительной степени преобразуется. Лучевая и аксиальная паренхима дилатирует, клетки ее вытягиваются в тангентальном направлении, образуя кольцевую 2—3-слойную зону, а в отдельных участках до 6 слоев (рис. 2, 4). Характерной чертой ее является тип утолщения клеточных оболочек дилатационной паренхимы, которое имеет место только на внутренних периклиальных стенках. Ситовидные трубки также склерифицируются, при этом склерификация начинается с пространств на продольных клеточных стенках между ситовидными полями. С

возрастом в многолетних стеблях и стволиках формируется довольно мощная зона склерифицированной непроводящей вторичной флоэмы, причем в более ранних слоях этой зоны утолщаются не только внутренние периклиальные клеточные стенки, но и антиклинальные. По направлению от внутренних слоев вторичной непроводящей флоэмы к наружным наблюдается плавный переход по степени склерификации и утолщению клеточных стенок. Утолщение флоэмной паренхимы и ситовидных трубок начинается по углам клеток, переходя на периклиальные стенки, а затем и на антиклинальные. Лучевая дилатация выражена либо в той же мере, что и аксиальная, либо аксиальная преобладает. Степень склерификации лучевой паренхимы меньше по сравнению с другими флоэмными элементами.

Проводящая флоэма сложена ситовидными трубками с клетками спутницами, аксиальной и лучевой паренхимой (рис. 2, 4). Склеренхимных элементов ткань не содержит. Четких радиальных рядов элементы вторичной флоэмы не образуют. Форма ситовидных трубок и паренхимы на поперечном срезе овальная, прямоугольная, благодаря чему вторичная флоэма имеет сетчатый рисунок. Лучи преобладают гетероцеллюлярные многорядные (3—5-рядные, реже 6-, 7-рядные), с длинными и короткими окончаниями.

Vaccinium ovalifolium — летнезеленый геоксильный вегетативноподвижный кустарник 0.4—2.5 м выс. Ареал дизъюнктивный японо-сахалино-североамериканский, включающий континентальную и островную части дальневосточного региона и Северной Америки. На российском Дальнем Востоке вид фрагментарно встречается в Приморском крае, на Курильских островах и массово на о-ве Сахалин. Произрастает в хвойно-широколиственных лесах, в зарослях кедрового стланика и группировках с курильским бамбуком. Стебель в поперечном сечении ребристый с выраженными 4, реже 3 и 5 ребрами.

Кора однолетнего стебля. В составе эпидермы имеются немногочисленные кроющие трихомы с заостренными концами (табл. 3). Основные эпидермальные клетки на поперечном срезе прямоугольной формы. Наиболее утолщены наружные периклиальные стенки, покрытые слоем кутикулы. Эпидерма сохраняется на стебле в течение нескольких лет, причем дольше (до 5—6 лет) она функционирует на стеблях ювенильных особей. Колленхима округлого типа, клетки расположены плотно. В ребрах стебля колленхима большей мощности — до 4 слоев клеток. Паренхима первичной коры гетерогенная, сложена крупными тонкостенными идиобластами, которые окружены более мелкими хлорофиллоносными клетками (рис. 1, 5). В идиобластах находятся немногочисленные кристаллы оксалата кальция в виде актиноморфных друз и призм. Кольцо первичных механических элементов гомогенное, прерывистое, сложено двуслойными группами толстостенных склеренхимных волокон, часто с точечными просветами (табл. 2). Иногда в образцах 1—3-летних стеблей между групп периваскулярных волокон встречаются склереиды (рис. 1, 5).

Вторичная флоэма сложена ситовидными трубками с клетками спутницами, вертикальной и горизонтальной паренхимой и очень редкими толстостенными волокнами. Проводящие элементы и аксиальная паренхима расположены радиальными рядами, но в силу диффузного расположения клеток аксиальной паренхимы и ее дилатации четкость расположения просматривается не всегда (рис. 1, 5). Ситовидные трубки с простыми ситовидными пластинками. Поперечные стенки перпендикулярные или наклонные. Флоэмные лучи преобладают однорядные (узкие), но есть 2- и 3-рядные, гомо- и гетероцеллюлярные.

Кора многолетнего стебля и стволиков. Многолетние стебли продолжительное время (до 5—8 лет) остаются покрытыми эпидермой, под которой остаются

живыми и деятельными колленхима и паренхима первичной коры. Феллоген закладывается на 2—4-й год жизни стебля глубоко в тканях коры — между первичным склеренхимным кольцом и первичной флоэмой. Феллема в молодых стеблях гомогенная тонкостенная, типичного строения. На поперечном срезе ее клетки образуют сравнительно ровные радиальные ряды. Значительные возрастные изменения происходят в первичной коре и во вторичной флоэме. В рексигенных полостях первичной коры увеличивается содержание кристаллов, кольцо первичных механических элементов становится сплошным за счет склерификации паренхимы и образования склереид. Склереиды по форме округлые и овальные на поперечном срезе с неравномерно утолщенными клеточными оболочками.

Стволики покрыты коркой, структура которой отлична от таковой молодых стеблей. Корка состоит из перидермы и отмершей части непроводящей флоэмы. Феллема гетерогенная (рис. 2, 5), имеет слоистую структуру за счет чередующихся слоев тонкостенной феллемы и феллоида (1—3 слоя) (табл. 3). Клетки феллоида на поперечном срезе прямоугольной формы, вытянуты в тангентальном направлении, образуют плотно сомкнутые слои. Повторные феллогены закладываются на периферии непроводящей флоэмы в широких зонах дилатированных лучей в виде вогнутых дуг. Периодичность заложения повторных феллогенов от 2 до 4 лет.

За счет дилатации паренхимы и облитерации проводящих элементов флоэмы формируется широкая зона непроводящей флоэмы (табл. 2). Дилатации подвержены как аксиальная паренхима, так и лучевая, но преобладает лучевая дилатация. Склерификация в периферической зоне непроводящей флоэмы более или менее равномерная и затрагивает аксиальную паренхиму и проводящие элементы флоэмы. Склерификация флоэмной паренхимы может быть представлена в различной степени: от незначительной по углам и антиклинальным стенкам клеток до формирования типичных склереид. В непроводящей флоэме образуются склереиды из клеток аксиальной и лучевой (редко) паренхимы. Ситовидные трубки имеют простые ситовидные пластинки и перпендикулярные или наклонные поперечные стенки. В непроводящей флоэме лучевая дилатация преобладает над аксиальной. Лучи преобладают гетероцеллюлярные как однорядные, так и 3—5 рядные. Встречаются также гомоцеллюлярные лучи. Реже имеют место сближенные лучи.

Vaccinium praestans — летнезеленый стелящийся вегетативноподвижный кустарничек до 0.2 м выс. Распространен в северной Японии, в Приморском крае, на о-ве Сахалин, южных и средних Курильских островах и п-ове Камчатка. Стебель в поперечном сечении имеет округлую форму.

Кора однолетнего стебля. Кутикула покрывает поверхность стебля ровным слоем шириной 2 мкм (табл. 2). Основные эпидермальные клетки на поперечном срезе прямоугольные и квадратные, их наружная клеточная стенка имеет незначительное утолщение. Колленхима отсутствует. Паренхима первичной коры гетерогенная. Кристаллы, сосредоточенные главным образом в идиобластах различной формы: актиноморфные друзы и различные призмы (табл. 3). К концу первого вегетационного периода на месте идиобластов образуются рексигенные полости. Кольцо первичных механических элементов почти сплошное гетерогенное, образованное волокнами и более крупными в поперечном сечении брахисклереидами (рис. 1, б). Механические элементы тонкостенные, с равномерным утолщением клеточной оболочки. Первичная флоэма облитерирована. Фрагментарно отдельными участками между кольцом первичных механических элементов и вторичной флоэмой закладывается феллоген, формирующий 2—3 слоя тонкостенной феллемы.

Вторичная флоэма образована ситовидными трубками с клетками спутницами, аксиальной и лучевой паренхимой. Волокна отсутствуют. Ситовидные трубки в по-

перечном сечении квадратные, с волнистыми антиклинальными клеточными стенками. Ситовидные пластинки простые. Поперечные клеточные стенки ситовидных трубок перпендикулярные или чуть наклонные. Аксиальная паренхима диффузная, образует тяжи высотой до 5 клеток. Лучи однорядные гомоцеллюлярные, образованные главным образом стоячими клетками.

Кора многолетнего стебля и стволиков. Снаружи скелетные побеги покрыты коркой, включающей отмершие ткани первичного происхождения и перидерму. Перидерма, заложившаяся в первый год нарастания стебля, к 3-му году представляет непрерывное многослойное кольцо (на поперечном срезе) снаружи стебля. В корке, а именно в рексигенных полостях первичной коры, сохраняются многочисленные актиноморфные друзы оксалата кальция. К 4—5 годам ткани первичного происхождения слущиваются. Продолжительность жизни скелетных побегов до 7—10 лет. Феллема гомогенная (табл. 3) образует сравнительно четкие радиальные ряды (рис. 2, б). На поперечном срезе ее клетки квадратные и прямоугольные, вытянутые в тангентальном направлении, заполнены бурым содержимым. Клеточные оболочки тонкие, не имеют выраженных утолщений. Феллодерма и 1—2 слоя клеток дилатированной флоэмной паренхимы с возрастом склерифицируются, причем преимущественно по антиклинальным стенкам.

В непроводящей вторичной флоэме происходит незначительная дилатация лучевой и аксиальной паренхимы и облитерация ситовидных трубок (рис. 2, б). Дилатация преобладает лучевая, клетки лучей разрастаются, увеличиваясь в объеме в 1.5—2 раза (табл. 2). Склерификация и утолщение клеточных оболочек элементов непроводящей вторичной флоэмы не наблюдается. Флоэмные лучи однорядные гомоцеллюлярные.

Обсуждение результатов

Характеризуя структурные изменения тканей коры в онтогенезе исследуемых видов *Ericaceae*, необходимо отметить ряд важных особенностей. Согласно опубликованным работам (Бойко, 1996; Еремин, Бойко, 1998) и нашим исследованиям, у большинства видов топография тканей коры однолетнего стебля типичная для сем. *Ericaceae* (рис. 3). Проводящая система всех исследуемых видов формируется на основе прокамбиального кольца. Первичные ткани имеют различную продолжительность своей деятельности. Сохранение первичных покровных тканей, паренхимы первичной коры и механического кольца связано с заложением первого феллогена глубоко в тканях коры, вероятно, в протофлоэме, и формированием перидермы и корки. У *Menziesia pentandra* первичные ткани периферии, расположенные кнаружи от кольца механических элементов однолетнего стебля, отмирают к концу первого вегетационного периода, у *Ledum hypoleucum* и *Gaultheria miqueliana* остаются структурно значимыми в стебле 2 года, а у *Vaccinium praestans*, *V. ovalifolium* и *V. hirtum* — до 4—5 лет. По литературным данным (Бойко, 1996; Еремин, Бойко, 1998), у представителей *Vaccinium* феллоген закладывается на второй год нарастания стебля. Структура типичной корки, включающей перидерму и участки отмерших тканей вторичной флоэмы, характерна не для всех исследованных видов. Такая типичная корка формируется у *Menziesia pentandra*, *Gaultheria miqueliana*, *Vaccinium ovalifolium*. У остальных видов повторные феллогены функционируют более продолжительное время и отсекают узкие слои тканей непроводящей флоэмы. Поэтому стебли высокого возраста и стволики у этих видов покрыты только перидермой.

Значительные и существенные структурные изменения с возрастом происходят во вторичной флоэме (рис. 4). Проводящие элементы подвергаются облитерации,

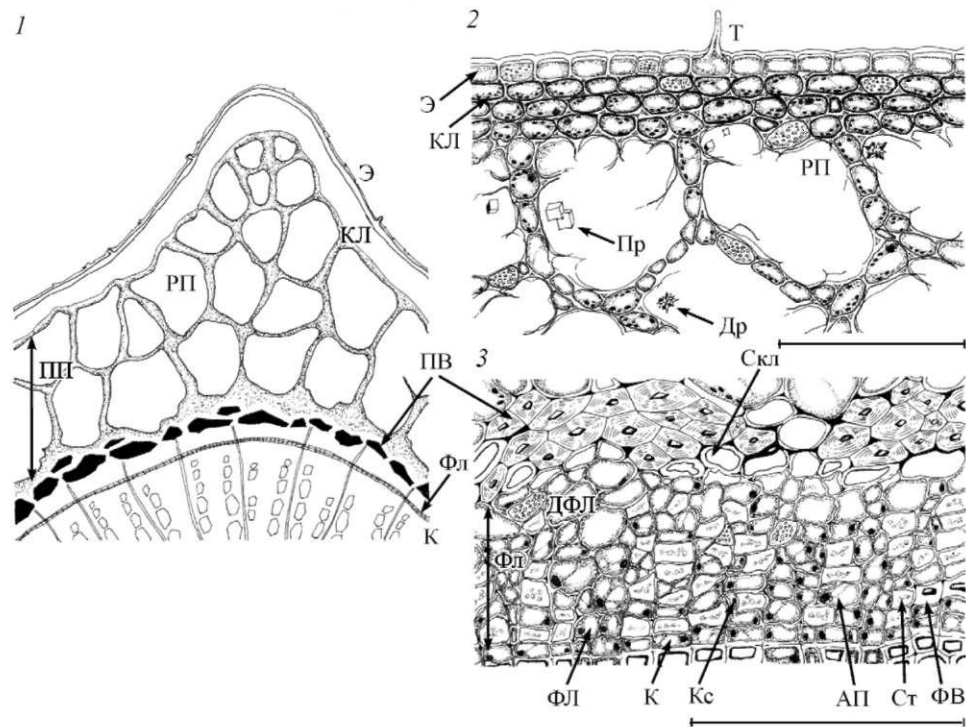


Рис. 3. Схема строения коры однолетнего стебля *Vaccinium ovalifolium* на поперечном срезе. 1 — общий план строения коры, 2 — фрагмент периферии коры, 3 — фрагмент внутренней части коры; Др — друза оксалата кальция, ПВ — первичные волокна, ПП — паренхима первичной коры, Пр — призматический кристалл оксалата кальция; Т — простая трихома. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1, 2.

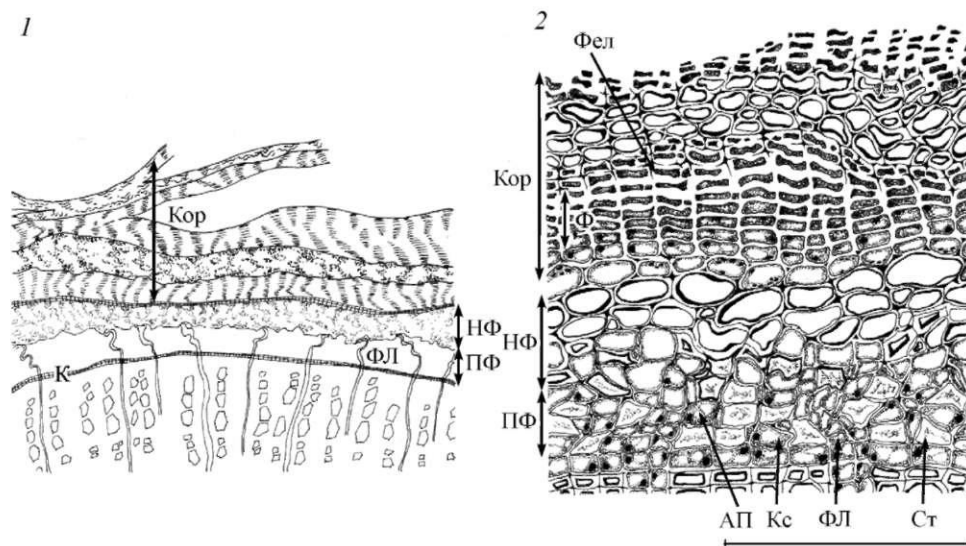


Рис. 4. Схема строения коры многолетнего стебля *Vaccinium ovalifolium* на поперечном срезе. 1 — общий план строения коры, 2 — детальное строение коры. Обозначения те же, что на рис. 1—3.

флоэмная паренхима дилатации, а все флоэмные элементы в различной степени склерификации. С возрастом у видов, которым свойственны различные типы флоэмных лучей, — *Gaultheria miqueliana*, *Vaccinium hirtum* и *V. ovalifolium* — увеличивается доля гетерогенных многорядных лучей.

В связи с ограниченным числом исследованных видов нам трудно выделить структурные особенности коры различных жизненных форм (кустарников, кустарничков, стелящихся кустарничков (стланничков)) у изученных представителей *Ericaceae*. Различия в структуре коры данных древесных жизненных форм в наибольшей степени имеют место в многолетних стеблях — скелетных осях. От кустарников к стланничкам изменяется общая ширина коры, ширина непроводящей флоэмы, ширина перидермы и корки многолетних стеблей и скелетных осей. У самых крупных кустарников, скелетные оси которых функционируют 15—20 лет (*Vaccinium ovalifolium*, *V. hirtum*, *Menziesia pentandra* и *Ledum hypoleucum*), формируется широкая зона непроводящей флоэмы (от 100 до 250 мкм) в различной степени склерифицированная. Ширина проводящей флоэмы, число ситовидных трубок и паренхимы в радиальном ряду годовичного прироста флоэмы, длина члеников ситовидных трубок имеют сходные значения у всех исследованных видов (кустарников, кустарничков и стелящихся кустарничков).

Сравнительный анализ структуры коры не позволяет нам выявить комплекс диагностических признаков надвидовых таксономических единиц (трибы, подрода, рода, подсемейства), поэтому мы обсудим специфические черты коры исследованных видов (табл. 3) в сравнении с ранее изученными европейскими видами. *Ledum hypoleucum* и *Menziesia pentandra*, принадлежащие к одному подсем. *Ericoideae*, имеют в структуре коры такие общие черты, как гетерогенное кольцо первичных механических элементов, утолщенные клеточные стенки элементов проводящей флоэмы, лучи гомоцеллюлярно-палисадные однорядные, незначительную склерификацию в дилатированной флоэме стволиков. Сравнивая структурные особенности коры *Ledum palustre*, представленные в работах (Бойко, Еремин, 1993; Бойко, 1996; Еремин, Бойко, 1998; Еремин и др., 2001), и *Ledum hypoleucum*, отметим их сходство по наличию одно- и многоклеточных игловидных трихом, наличию колленхимы, гетерогенной паренхимы первичной коры, заложению феллогена в первый год, гомогенной феллемы, преобладанию однорядных гомоцеллюлярных флоэмных лучей, эллипсовидным ситовидным полям. Виды различаются по структуре кольца первичных механических элементов и наличию флоэмных волокон. У *Ledum hypoleucum* периваскулярные волокна образуют гетерогенное прерывистое кольцо, а у *Ledum palustre* оно гомогенное. У *Ledum hypoleucum* во вторичной флоэме встречаются редкие волокна, которые отсутствуют у *Ledum palustre*. Сделать выводы о специфических чертах всего рода пока не представляется возможным, для этого необходимо дальнейшее изучение строения коры других видов *Ledum*.

Виды подсем. *Vaccinioideae* сходны между собой по отсутствию утолщений клеточных стенок элементов проводящей флоэмы, наличию гомо- и гетероцеллюлярных, одно- и многорядных лучей проводящей флоэмы. Обозначенная группа признаков не может быть представлена как характеристика подсемейства по признакам коры, хотя при дальнейшем исследовании может послужить некоторым ориентиром в этом плане.

В работах (Бойко, 1993, 1996; Еремин, Бойко, 1998; Еремин и др., 2001) по структурным особенностям коры *Vaccinium arctostaphylos*, *V. myrtillus*, *V. uliginosum* и *V. vitis-idaea* дана характеристика рода *Vaccinium*. Согласно этим работам, виды из рода *Vaccinium* диагностируются по следующим признакам: наличию и форме трихом, наличию колленхимы, структуре первичной коры и механического

кольца, наличию кристаллов оксалата кальция, времени и месту заложения феллогена, характеру утолщения ситовидных элементов непроводящей флоэмы. Данные по исследованным нами дальневосточным видам *Vaccinium* (табл. 3) позволяют дополнить эту характеристику рода. Мы полагаем, что для видов *Vaccinium* общими чертами структуры коры являются: наличие простых ситовидных пластинок, отсутствие утолщения ситовидных трубок проводящей флоэмы, отсутствие механических элементов в проводящей флоэме, наличие в коре высокого возраста склерифицированной дилатированной флоэмы.

Исследуемые виды *Ericaceae* четко различаются по комплексу признаков коры (табл. 3). Диагностическими признаками видового ранга могут служить: наличие и тип трихом, наличие колленхимы, структура и клеточный состав кольца первичных механических элементов, характер утолщения клеточных стенок первичных склереид, длительность функционирования тканей коры первичного происхождения, время заложения феллогена, тип феллемы, наличие феллоида и характер утолщения клеточных оболочек, структура корки стволиков, форма ситовидных трубок в поперечном сечении, утолщение элементов проводящей флоэмы, тип ситовидных пластинок, наличие склеренхимных волокон в проводящей флоэме, тип дилатации флоэмной паренхимы.

Благодарности

Авторы признательны своим коллегам, сотрудникам лаборатории островных экологических проблем ИМГиГ ДВО РАН И. М. Шахову и И. И. Власовой, принимавшим участие в камеральной обработке материала.

Исследования выполнены при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 07-04-00881а), а также ДВО РАН (проекты № 07-III-Д-06-067 и 07-III-Д-06-060).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бойко В. И. Анатомическое строение коры видов сем. *Ericaceae* D. C.: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Воронеж, 1996. 17 с.
- Бойко В. И. Анатомия коры некоторых видов Брусничных. М., 1993. 13 с. Деп. в ВИНТИ 5.05.93., № 1176-В93.
- Бойко В. И. Сравнительная анатомия коры рода Рододендрон // Биологический музей ВУЗа и его роль в научной и профессиональной подготовке студентов: Тез. докл. на Межреспубл. конф. Брест, 1995. С. 62.
- Бойко В. И., Еремин В. М. Анатомия стебля багульника болотного (*Ledum paluste* L. сем. *Ericaceae* D. C.) // Сб. науч. тр. факультета естествознания. Сер. биол. Брест, 1993. Вып. 1. С. 77—80.
- Еремин В. М., Бойко В. И. Анатомическое строение стебля некоторых видов семейства *Ericaceae* // Бот. журн. 1998. Т. 83. № 8. С. 1—15.
- Еремин В. М., Бойко В. И., Рой Ю. Ф. Анатомия коры черники обыкновенной и черники кавказской. М., 1994. 13 с. Деп. в ВИНТИ 23. 03. 94, № 771—В 94.
- Еремин В. М., Рой Ю. Ф., Бойко В. И. и др. Анатомия коры деревьев и кустарников. Брест, 2001. 187 с.
- Копанина А. В. Сравнительно-анатомическая характеристика ксилоризома и надземного стебля черники овальнолистной // Матер. VIII Молодеж. конф. ботаников в Санкт-Петербурге (17—21 мая 2004 г.). СПб., 2004. С. 108—109.
- Копанина А. В. Биология, экология и хозяйственное значение черники овальнолистной (*Vaccinium ovalifolium* Smith) на Сахалине. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Владивосток, 2005. 19 с.
- Копанина А. В., Еремин В. М. Структурные особенности коры стеблей некоторых представителей арборифлоры острова Кунашир в условиях гидросльфатной активности вулкана Менделеева // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: Матер. Всерос. конф. Ч. 1: Структурная ботаника. Эмбриология и репродуктивная биология. Петрозаводск, 2008. С. 195—197.
- Коропачинский И. Ю., Востовская Т. П. Древесные растения Азиатской России. Новосибирск, 2002. 707 с.

- Лотова И. И. Анатомия коры хвойных. М., 1987. 150 с.
- Лотова И. И., Тимонин А. К. Анатомия коры розоцветных: разнообразие, эволюция, таксономическое значение. М., 2005. 264 с.
- Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960. 130 с.
- Хохряков А. П., Мазуренко М. Т. Семейство Вересковые (*Ericaceae*) / Сосудистые растения советского Дальнего Востока. / Отв. ред. С. С. Харкевич. СПб., 1991. Т. 5. С. 119—166.
- Юрцев В. Н., Пухальский В. А. Методическое руководство к лабораторно-практическим занятиям по цитологической и эмбриологической микротехнике. М., 1968. 113 с.
- Evert Ray F. Esau's Plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body: their structure, function, and development. Canada, 2006. 601 p.
- Lens F., Smets E., Steven J. Comparative wood anatomy of *Andromedeae* s. s., *Gaultherieae*, *Lyoniaceae* and *Oxydendreae* (*Vaccinioideae*, *Ericaceae* s. l.) // Bot. J. Linn. Soc. 2004a. Vol. 144. P. 161—179.

SUMMARY

The anatomical structure of bark in six species of *Ericaceae* Juss. (*Ledum hypoleucum* Kom., *Menziesia pentandra* Maxim., *Gaultheria miqueliana* Takeda, *Vaccinium hirtum* Thunb., *Vaccinium ovalifolium* Smith and *Vaccinium praestans* Lamb.) from Sakhalin and Kuril Islands (Russian Far East) is described in details. Type of trichomes, presence of collenchyma, distribution of protophloem fibers and sclereids in primary cortex, pattern of the cell wall thickness in cortical sclereids, type of the calcium oxalate crystals in the cortical parenchyma cells, lifespan of primary tissues, time of phellogen initiation, type of phellem, presence of phelloid, rhytidome structure, shape of sieve tubes in transection, and type of the secondary phloem dilatation are distinguished as the characters of certain diagnostic and taxonomic values at the specific level. Age-related transformation of bark structure in the species under study are revealed.

УДК 582.929.4 : 581.4(477.75)

Бот. журн., 2012 г., т. 97, № 8

© А. Р. Никифоров

ПОБЕГООБРАЗОВАНИЕ И СИНФЛОРЕСЦЕНЦИЯ *LAMIUM GLABBERIMUM* (*LAMIACEAE*) — ЕЛИКТОВОГО ЭНДЕМИКА ГОРНОГО КРЫМА

A. R. NIKIFOROV. SHOOT FORMATION AND SYNFLORESCENCIA OF *LAMIUM GLABBERIMUM* (*LAMIACEAE*), A RELICT ENDEMIC PLANT OF THE MOUNTAIN CRIMEA

Никитский ботанический сад — Национальный научный центр УААН
98648 Крым, Ялта
Тел. (0654) 33-55-30
Факс (0654) 33-53-86
E-mail: nikiiforov.a.r.@ mail.ru
Поступила 22.11.2011

Окончательный вариант получен 22.03.2012

Изучены особенности системы побегов и синфлоресценция растений реликтового эндемика флоры Горного Крыма *Lamium glaberrimum*. Структурной единицей симподиальной системы побегов является одноосный побег. Одноосные побеги берут начало из почек в нижней части растения: от семядольного узла до первых пар листьев одноосных побегов. Геперативные зачатки закладываются после формирования вегетативной сферы побега в пазухах сидячих листьев на его верхушке. Здесь образуется колосовидное соцветие. Ниже в зоне обогащения из пазушных почек черешковых листьев развиваются разветвленные боковые оси с частными соцветиями. Система цветоносных осей формируется из верхушечного простого соцветия и боковых сложных соцветий. Количество бутонов в верхушечном соцветии определяется числом заранее образующихся на верхушке сидячих листьев. Ось соцветия ограничена в росте, хотя терминальный цветок в структуре соцветия отсутствует.

Ключевые слова: *Lamium glaberrimum*, Горный Крым, сезонное развитие, система побегов, синфлоресценция.

К ст. А. В. Копачиной и В. М. Еремина, с.

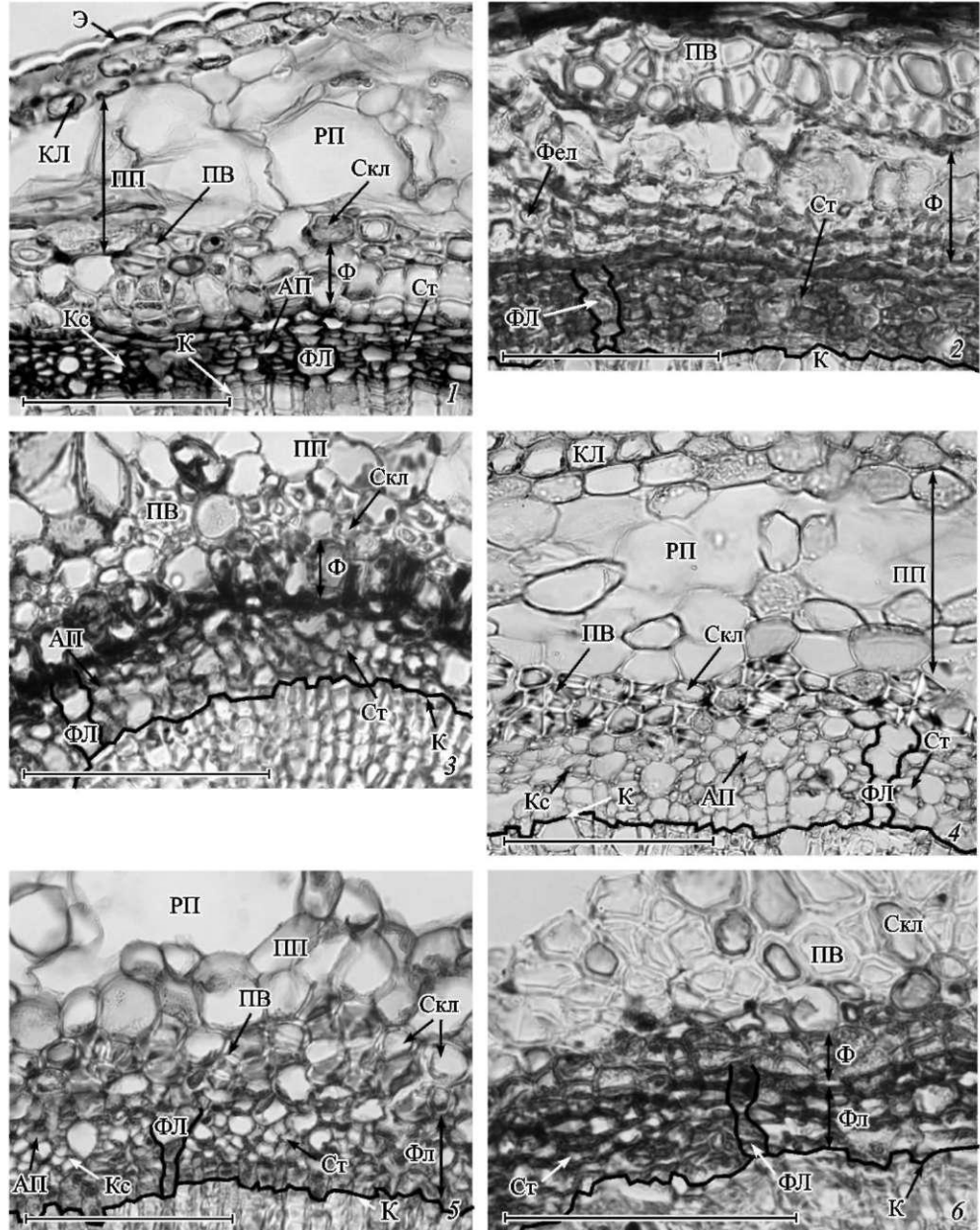


Рис. 1. Микрофотографии коры однолетних стеблей представителей сем. *Ericaceae* на поперечных срезах.

1 — кора *Ledum hyroleucum*, 2 — фрагмент коры *Vaccinium pentandra*, 3 — фрагмент коры *Gaultheria miqueliana*, 4 — фрагмент коры *Vaccinium hirtum*, 5 — фрагмент коры *Vaccinium ovalifolium*, 6 — кора *Vaccinium praestans*. Контурными линиями обозначены: 2—6 — границы флёмного луча, граница между вторичной флёмой и камбием; АП — аксиальная паренхима, К — камбий, КЛ — колленхима, Кс — клетка-спутница, ПВ — первичные волокна, ПП — паренхима первичной коры, РП — ресинная полость, Скл — склереида, Ст — ситовидная трубка, Ф — феллема, Фел — феллоид, ФЛ — флёмный луч, Фл — флёма, Э — эпидерма. Масштабная линейка — 10 мкм.

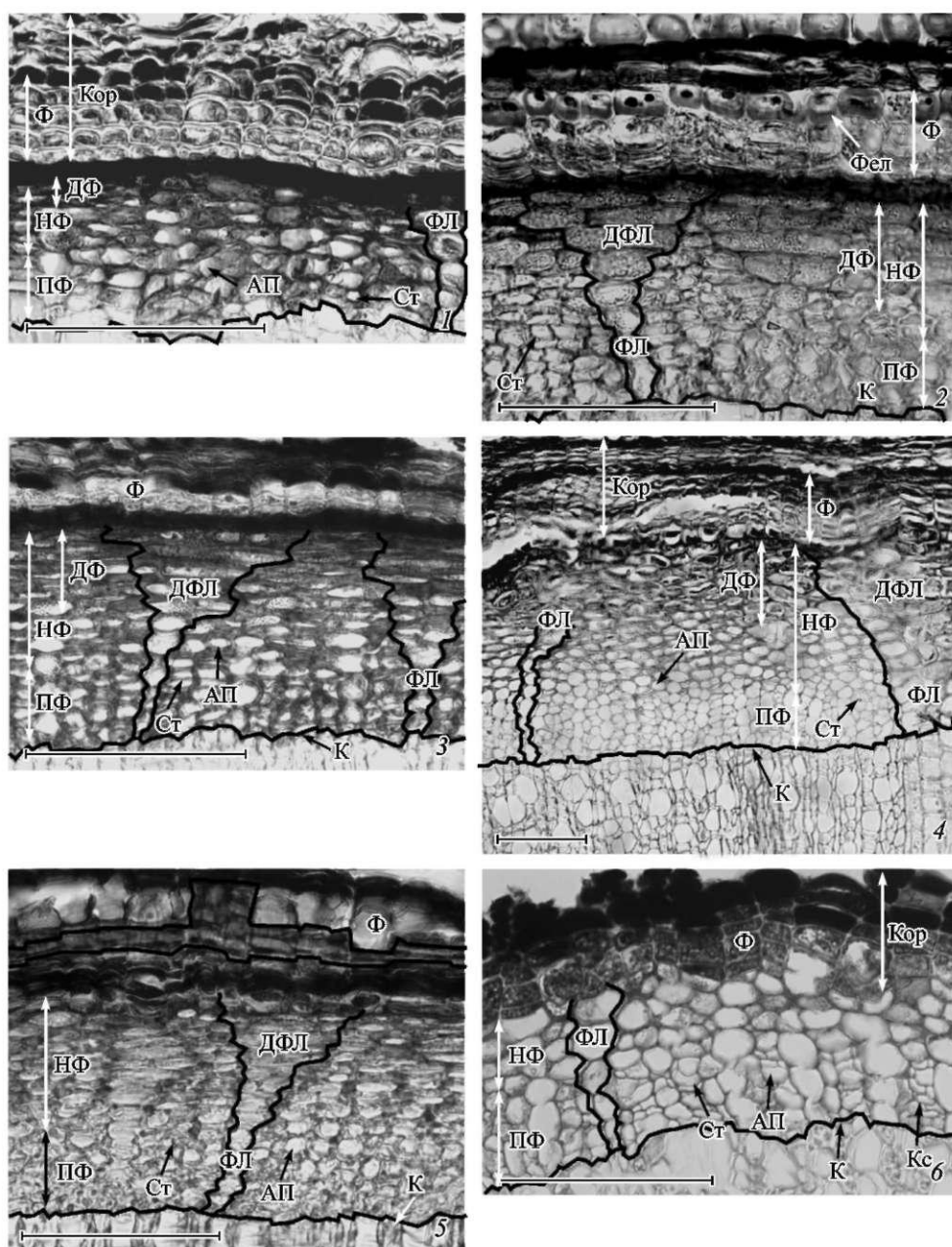


Рис. 2. Микрофотографии коры стволков представителей сем. *Ericaceae* на поперечных срезах. 1 — кора *Ledum hypoleucum*, 2 — фрагменты коры *Menziesia pentandra*, 3 — фрагмент коры *Gaultheria miqueliana*, 4 — кора *Vaccinium hirtum*, 5 — фрагмент коры *Vaccinium ovalifolium*, 6 — кора *Vaccinium praestans*. Контурными линиями обозначены: 1—4. 6 — границы флоэмного луча, граница между вторичной флоэмой и камбием; 5 — границы слоев феллоида, границы флоэмного луча и граница между вторичной флоэмой и камбием; ДФЛ — дилатированный луч, Кор — корка, НФ — непроводящая флоэма, ПФ — проводящая флоэма. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.