

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ДВУХЛЕТНИХ ПОБЕГОВ ТОПОЛЕЙ СЕКЦИЙ AEGIRUS DOBY И ТАСАМАНАСАЕ L. SPACH

Приведены результаты исследований анатомического строения двухлетних побегов настоящих тополей в условиях Правобережного степного Приднепровья. У тополей секции *Tasamahacae* L. Spach (*Populus candicans* Ait., *P. suaveolens* Fisch. и *P. simonii* Carr.) формируется меньшая первичная кора, тогда как у видов секции *Aegirus Doby* (*P. deltoides* Marsh. и *P. italica* (Du Roi) Moench) — меньшая вторичная. Для последних характерно заложение твердого луба как отдельными метамерами, так и сплошными тяжами, тогда как для представителей секции *Tasamahacae* — отдельными метамерами. Древесина всех исследованных видов рассеянного типа. Сердцевина у побегов *P. deltoides*, *P. italica*, *P. candicans* и *P. suaveolens* имеет звездчатую форму, а у *P. simonii* — более округлую.

Настоящие тополя являются ценной древесной породой. Они относятся к быстрорастущим видам, имеют красивую крону, осенью долго сохраняют листву, а также довольно долговечны. Крупнослойная мягкая древесина тополей хорошо поддается механической обработке и применяется в строительной промышленности, для производства бумаги и спичек [13, 14, 19]. Тополя хорошо растут в городских условиях, перенося загрязнение воздуха пылью и газами, поэтому широко используются при благоустройстве и озеленении населенных пунктов [1, 2, 6, 12].

В Украине при создании культурбиогеноценозов часто используют виды и гибриды тополей секций *Leuce Doby*, *Tasamahacae* L. Spach, *Leucoides* Spach и *Aegirus Doby* с широкими ареалами естественного произрастания [4, 5, 7–9, 19]. К секции *Aegirus* (черные тополя) относятся виды с европейским и азиатским ареалами естественного распространения (*P. nigra* Marsh., *P. italica* (Du Roi) Moench, *P. cataracti* Kom. и др.), а также североамериканского происхождения (*P. deltoides* Marsh., *P. angulata* Ait. (Michx.) и др.). В секцию *Tasamahacae*

(бальзамические тополя) отнесены *P. simonii* Carr., *P. suaveolens* Fisch. и *P. maximowiczii* Henry с ареалом в центральной и восточной Азии, а также *P. balsamifera* L., *P. candicans* Ait., *P. trichocarpa* Torr. et Gray. с ареалом в Северной Америке.

В доступной литературе мы не обнаружили публикаций о сравнительном анализе анатомического строения вегетативных органов разных видов настоящих тополей [3, 15–18, 20]. Поэтому целью работы было изучение особенностей анатомического строения двухлетних побегов тополей секций *Aegirus Doby* и *Tasamahacae* L. Spach.

Объектами исследований были двухлетние побеги *P. italica*, *P. deltoides*, *P. suaveolens*, *P. simonii* и *P. candicans*, произрастающих в дендрарии Криворожского ботанического сада НАН Украины. Для изучения использовали побеги 25–30-летних экземпляров, отобранные из средней части кроны южной экспозиции. Отрезки длиной 2,5–3,0 см нарезали, отступив от основания побега на 1,5–2,0 см, и фиксировали в смеси 70° спирт + формалин (96 : 4). Подготовку препаратов выполняли принятыми в ботанической микротехнике методами с дифференциацией одревесневших тканей флороглюцином и соляной кислотой [10]. Для

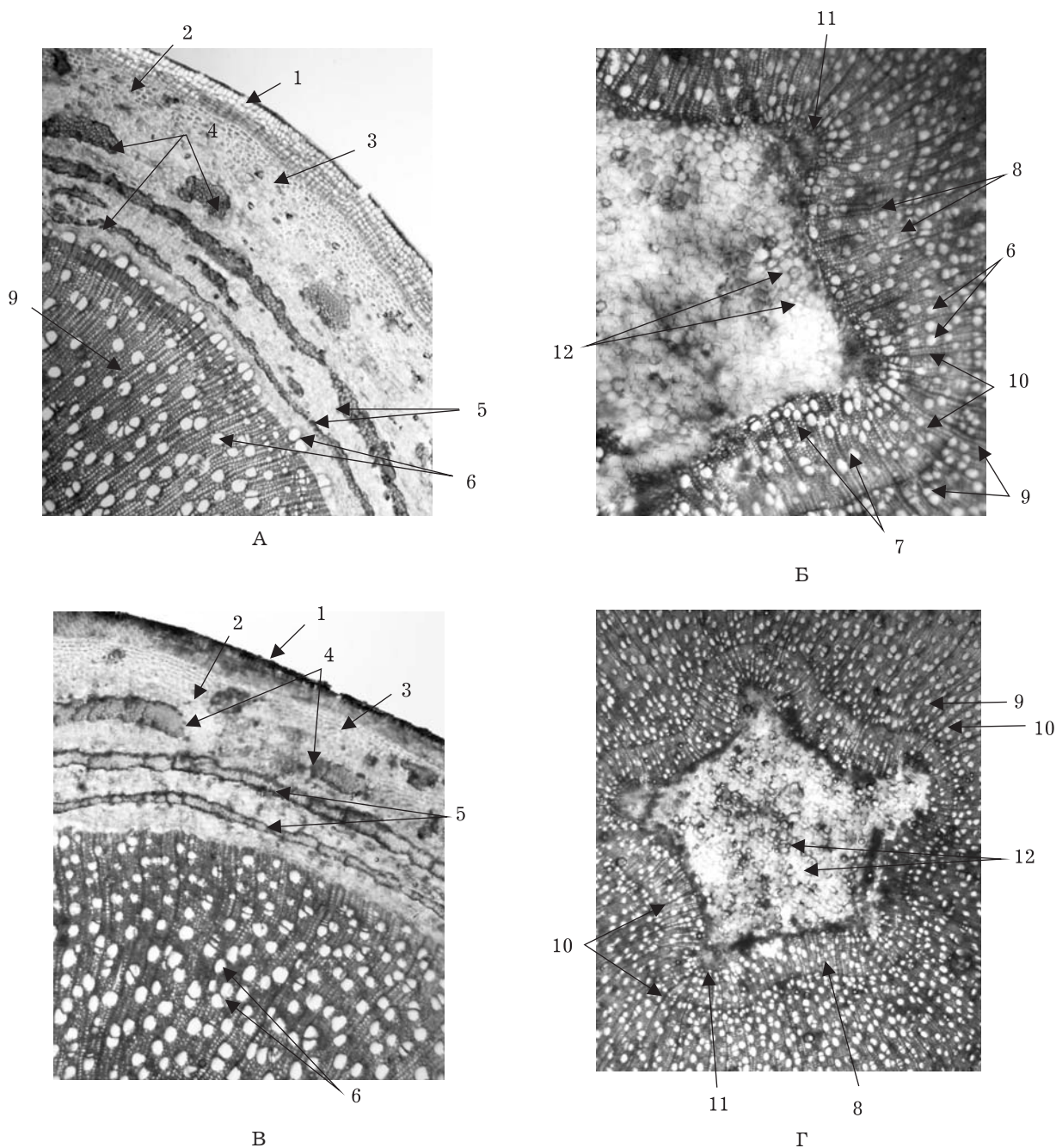


Рис. 1. Поперечный срез двухлетних побегов *P. italica* (А, Б) и *P. deltoides* (В, Г), здесь и на рис. 2: 1 – феллема; 2 – феллодерма; 3 – клетки коровой паренхимы; 4 – метамеры твердого луба; 5 – сплошной тяж твердого луба; 6 – трахеи древесины; 7 – либриформ; 8 – древесина первого года; 9 – древесина второго года; 10 – сердцевинный луч; 11 – рудименты протоксилемы; 12 – клетки сердцевинной паренхимы. $\times 20$

определения особенностей анатомического строения использовали микроскоп "Микмед-2" (Россия).

Проведенные исследования анатомического строения двухлетних побегов позволили установить, что однослойная эпидер-

ISSN 1605-6574. *Інтродукція рослин, 2010, № 2*

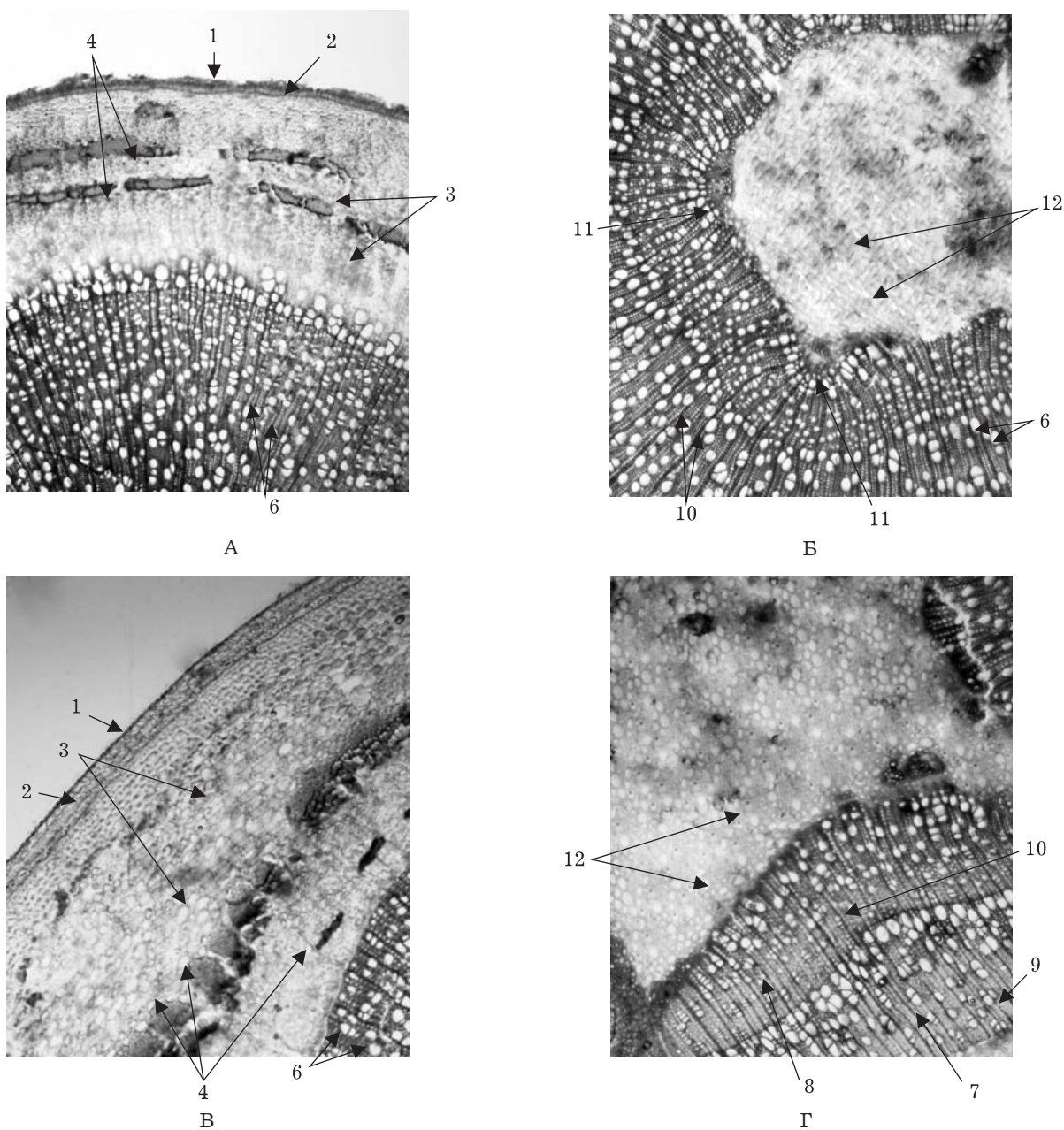


Рис. 2. Поперечный срез двухлетних побегов *P. simonii* (А, Б) и *P. candicans* (В, Г). $\times 20$

ма, которая существует на ранних стадиях развития однолетних побегов тополей, ко второму году, как и у большинства других древесных пород, отмирает и слущивается [11, 18]. У всех изученных видов к концу второго года побеги снаружи покрываются однослойной пробкой (феллемой), клетки

которой полигональные, слегка радиально сплюснутые, плотно примыкают друг к другу, их стенки пропитываются суберином и заполняются буроватой массой, что и придает им характерный темный цвет на срезе (рис. 1, А, В и 2, А, В). Пробка у тополей представляет часть тканевого

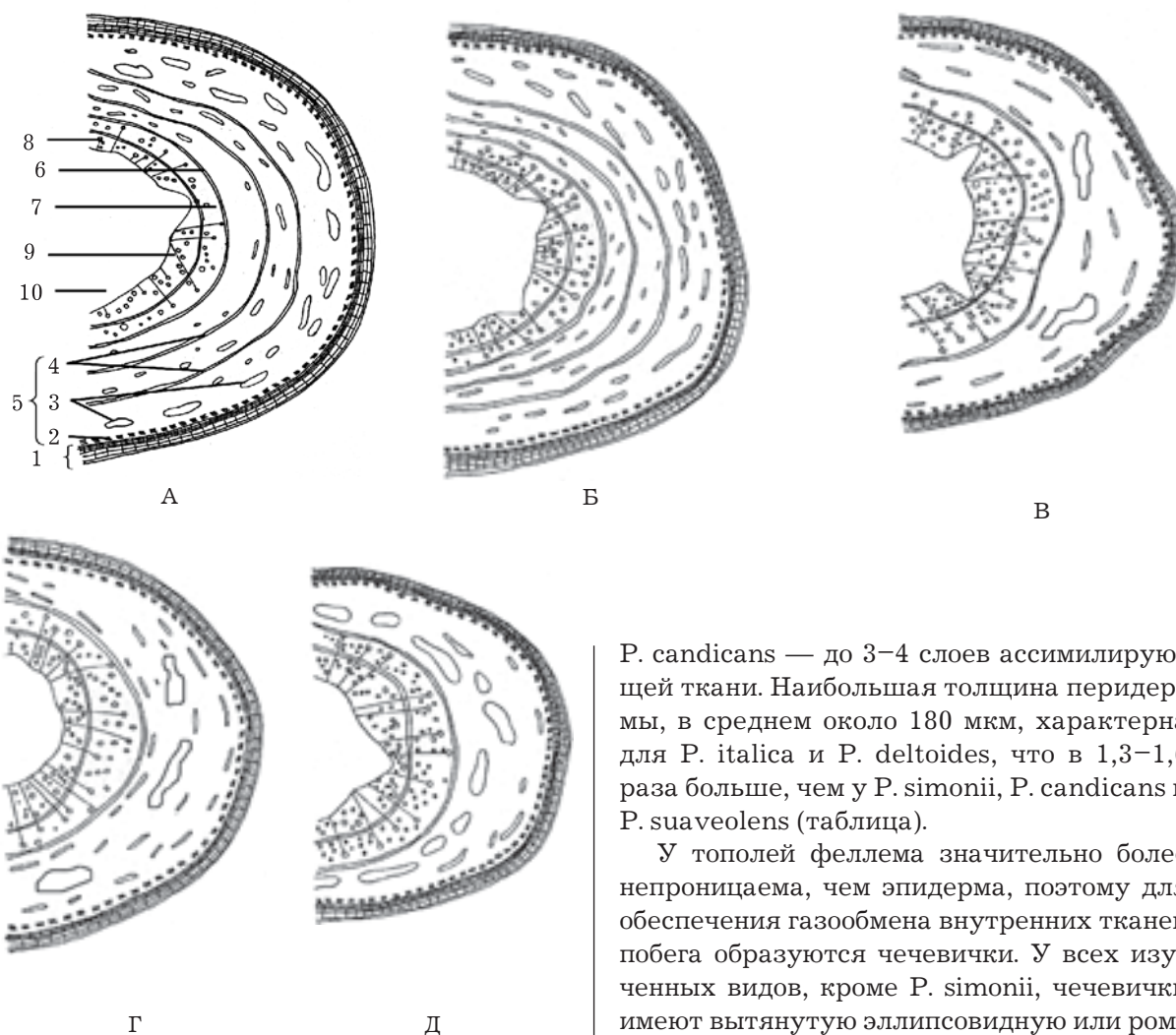


Рис. 3. Схема анатомического строения двухлетних побегов *P. italica* (А), *P. deltoides* (Б), *P. suaveolens* (В), *P. simonii* (Г) и *P. candicans* (Д): 1 — перидерма; 2 — эндодерма; 3 — метамеры твердого луба; 4 — сплошной тяж твердого луба; 5 — вторичная кора; 6 — камбий; 7 — древесина второго года; 8 — древесина первого года; 9 — сердцевинные лучи; 10 — сердцевина. ×20

комплекса перидермы, который включает феллоген и феллодерму (рис. 3). Последние два вида тканей перидермы представлены живыми клетками, которые имеют хлоропласты и функционируют как фотосинтезирующие или запасующие. У *P. italica* откладывается до 7, тогда как у *P. deltoides* и

P. candicans — до 3–4 слоев ассимилирующей ткани. Наибольшая толщина перидермы, в среднем около 180 мкм, характерна для *P. italica* и *P. deltoides*, что в 1,3–1,6 раза больше, чем у *P. simonii*, *P. candicans* и *P. suaveolens* (таблица).

У тополей феллема значительно более непроницаема, чем эпидерма, поэтому для обеспечения газообмена внутренних тканей побега образуются чечевички. У всех изученных видов, кроме *P. simonii*, чечевички имеют вытянутую эллипсоидную или ромбовидную форму и светло-коричневую окраску, а у *P. simonii* — округлую форму и темно-коричневую окраску (рис. 4, А). Диаметр чечевичек *P. simonii* составляет до 0,2 см, тогда как у остальных видов — до 0,5 см удлиненной оси. Анатомическое строение сформированной чечевички типично для всех тополей. Центральная ее часть заполнена суберинизированными клетками заполняющей ткани, которые выступают наружу, к ним по краям примыкает четырехрядный слой клеток феллодермы, за которым расположен слой феллогена (рис. 4, Б). На зиму чечевички у тополей закрываются замыкающим слоем клеток. У *P. candicans* он представляет собой пластинку

Показатели анатомического строения двухлетних побегов тополей, n = 50

Показатель	P. pyramidalis		P. deltoides		P. simonii		P. suaveolens		P. candicans	
	M ± m	V, %	M ± m	V, %	M ± m	V, %	M ± m	V, %	M ± m	V, %
Толщина перидермы, мкм	184,3 ± 1,5	5,8	173,4 ± 1,88	7,65	144,0 ± 0,91	4,5	112,2 ± 2,62	16,5	124,8 ± 2,42	13,7
Толщина первичной коры, мкм	206,7 ± 1,57	5,4	193,8 ± 3,22	11,8	172,0 ± 2,64	10,9	118,9 ± 1,71	10,2	136,3 ± 3,14	16,3
Ширина наименьшего метамера твердого луба, мкм	66,9 ± 0,78	8,3	54,1 ± 0,87	11,4	41,60 ± 0,79	13,5	14,4 ± 0,56	27,5	47,4 ± 0,79	11,7
Количество слоев клеток, шт.	5,9 ± 0,12	14,0	2,9 ± 0,11	26,8	1,76 ± 0,12	46,7	1,0 ± 0,00	0,00	2,4 ± 0,09	26,4
Ширина наибольшего метамера твердого луба, мкм	208,8 ± 2,83	9,6	172,6 ± 3,08	12,6	206,56 ± 2,67	9,2	123,7 ± 2,06	11,8	148,0 ± 2,56	12,2
Количество слоев клеток, шт.	13,3 ± 0,1	5,5	10,1 ± 0,13	9,1	18,5 ± 0,11	4,1	6,6 ± 0,12	13,1	6,9 ± 0,12	11,9
Количество тяжей твердого луба, шт.	2 – 1	–	2,0 ± 0,0	0,0	Нет		Нет		Нет	
Толщина вторичной коры, мкм	717,0 ± 8,97	8,9	800,6 ± 11,43	10,1	759,4 ± 12,25	11,4	914,4 ± 8,85	6,8	937,9 ± 9,17	6,9
Толщина камбия, мкм	9,1 ± 0,4	30,7	9,0 ± 0,37	29,3	15,1 ± 0,63	29,7	13,4 ± 0,53	28,0	18,9 ± 0,55	20,6
Толщина древесины первого года, мкм	804,5 ± 8,69	7,6	1415,9 ± 15,3	7,6	697,7 ± 7,47	7,6	698,4 ± 11,53	11,7	634,4 ± 6,88	7,7
Толщина древесины второго года, мкм	390,1 ± 4,28	7,8	522,3 ± 5,79	7,8	674,4 ± 7,47	7,8	753,0 ± 8,19	7,7	504,6 ± 5,52	7,7
Диаметр сердцевины, мкм	1878,6 ± 20,3	7,6	1395,2 ± 15,01	7,6	1580,4 ± 16,99	7,6	940,9 ± 10,25	7,7	2160,1 ± 23,21	7,6

из двух слоев клеток с опробковевшими стенками. Весной замыкающий слой разрывается под давлением массы заполняющих клеток, образованных феллогеном.

За феллодермой у всех изученных видов тополей располагаются клетки коровой паренхимы первичной коры, в которых количество хлоропластов снижается,

то есть они в большей степени выполняют запасную функцию (накопление пластических веществ и кристаллических отложений) [11, 16, 17]. Пограничным слоем между первичной и вторичной корой является однослойная эндодерма. У двухлетних побегов тополей секции *Aegirus* откладывается более толстый слой пер-

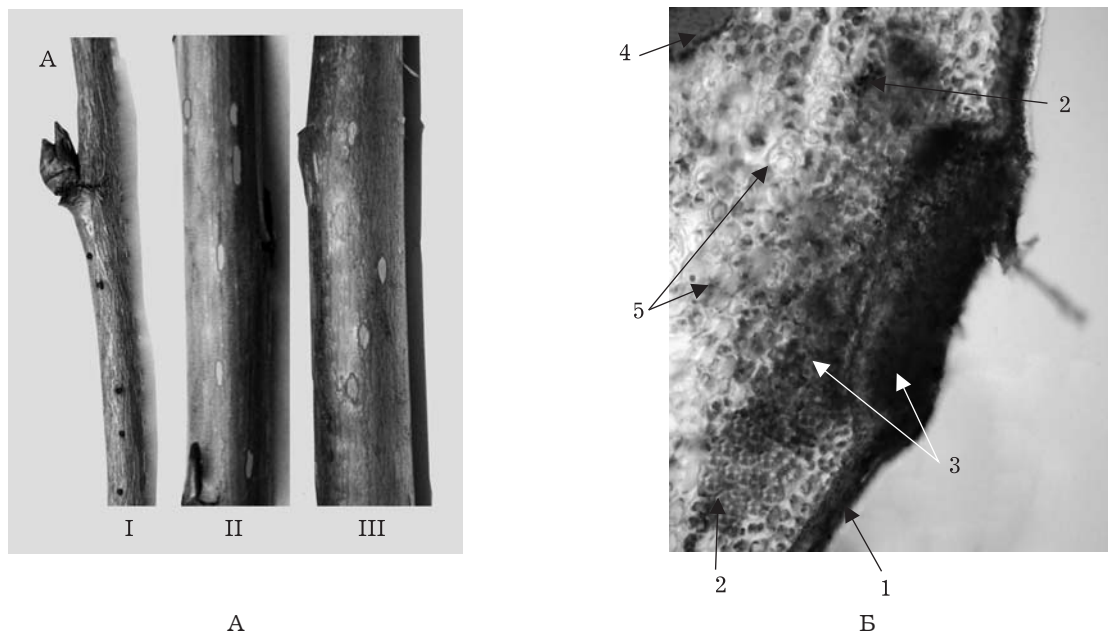


Рис. 4. Чечевички двухлетних побегов *P. simonii* (I), *P. deltoides* (II) и *P. candicans* (III): А — внешний вид, Б — поперечный срез через чечевичку *P. candicans*; 1 — феллема; 2 — феллодерма; 3 — суберинизированные клетки заполняющей ткани; 4 — метамеры твердого луба; 5 — клетки мягкого луба. $\times 20$

вичной коры (то есть сохраняется тенденция, установленная для перидермы). Так, у *P. italica* и *P. deltoides* ее толщина составляет более 190 мкм, что на 15–40 % больше, чем у изученных видов тополей секции *Tasamanhaeae* (см. таблицу).

Вторичная кора у тополей представлена клетками лубяной паренхимы, ситовидными трубками с клетками-спутницами и клетками лубяных волокон (твердого луба). Удлиненные клетки последних мелкопросветные, стенки, за счет отложения лигнина, слоистые, толщиной от 3,33 до 3,75 мкм у *P. italica* и *P. candicans* соответственно. По морфологическим признакам строение вторичной коры изученных видов отличается. Так, у видов секции *Tasamanhaeae* (*P. simonii*, *P. candicans*, *P. suaveolens*) толстостенные лубяные волокна располагаются во вторичной коре не равномерно, а собраны в пучки на отдельных участках (в виде метамеров различного размера) и всегда отделяются живыми клетками лубяной паренхимы (см. рис. 2, А, В). Располагаясь тангентальными рядами,

клетки твердого луба образуют метамеры, которые могут иметь вытянутую шнуроподобную (*P. simonii*) или прямоугольную (*P. candicans*) форму. У *P. italica* и *P. deltoides* твердый луб откладывается в виде как отдельных метамеров, так и двух сплошных кольцевых тяжей (см. рис. 1, А, В). В вытянутых метамерах насчитывается от 1 (*P. suaveolens*) до 6 (*P. italica*) тангентально расположенных слоев клеток, тогда как в метамерах *P. simonii* их может быть до 18–19 (см. таблицу). Наибольшие размеры метамеров прямоугольной формы характерны для *P. italica* и *P. simonii*, тогда как у *P. deltoides*, *P. candicans*, и *P. suaveolens* они на 20–40 % меньше. Для *P. simonii* и *P. candicans* характерно также формирование вытянутых метамеров наименьших размеров. Среди исследованных видов наибольшую толщину вторичной коры имеют двухлетние побеги *P. candicans* и *P. suaveolens* (более 900 нм).

Вторичную кору от древесины отделяет камбий, который состоит из одного слоя

живых меристематических клеток (см. рис. 3). Толщина его у видов секции *Tacamahacaе* составляет в среднем 15 мкм, а у видов секции *Aegirus* — не превышает 9 мкм (см. таблицу).

Далее к центру побега располагается древесина второго и первого года. Анатомическое строение древесины тополей обусловлено выполнением проводящей, механической и запасующей функций и включает следующие гистологические элементы: комплекс сосудов, либриформу и древесинную паренхиму. Нам не удалось установить наличие в древесине двухлетних побегов изученных тополей трахеид. Диаметр округлых трахей колеблется от 32 до 55 мкм, они имеют простую пластинчатую перфорацию. На продольном срезе однотипные лучи представлены преимущественно трапецевидными клетками длиной 200 мкм. У *P. italica* хорошо просматриваются сосуды, которые соединяются между собой в однорядные лучи, их средняя высота составляет 10–30 клеток [20]. На боковых стенках клеток сосудов четко выражены многорядные окаймленные поры диаметром 3,6 мкм. Для исследованных видов тополей характерна древесина с равномерным распределением сосудов, то есть рассеянно-сосудистого типа [11], поэтому в ней нет четко выраженного различия между весенней, летней и осенней древесиной.

В древесине двухлетних побегов тополей механическая ткань представлена клетками либриформа. Прозенхимные клетки либриформа плотно прилегают друг к другу, хотя стенки их менее толстые (3,33–3,57 мкм), чем у других древесных. Клетки древесинной паренхимы иногда собраны в прерывистые терминальные группы, но она скорее может быть отнесена к разброзанному апотрахеальному типу [15–17]. Для *P. simonii*, *P. candicans*, и *P. suaveolens*) характерно наличие только первичных сердцевинных лучей, тогда как у видов секции *Aegirus* встречаются и вторичные,

которые не доходят до сердцевины (см. рис. 3). У всех изученных тополей сердцевинные лучи узкие и состоят из одного ряда паренхимных клеток (см. рис. 1, Б, Г, рис. 2, Б, Г). Результаты измерения толщины древесины свидетельствуют о том, что у *P. deltooides* и *P. pyramidalis* в первый год формирования побегов откладывается в 1,3–2,2 раза более широкий слой древесины, чем у остальных видов, тогда как на второй год толщина отложенной древесины или меньше (*P. pyramidalis*), или сопоставима (*P. deltooides*) с таковой у видов секции *Tacamahacaе* (см. таблицу).

В центре побега тополей, как и у всех видов древесных растений расположена сердцевина, состоящая из паренхимных клеток, оболочки которых не пропитываются лигнином, чаще рыхло связаны между собой. Размеры клеток уменьшаются, а толщина клеточных оболочек возрастает в направлении от центра сердцевины к периферии (перимедулярной зоне). Внешний участок перимедулярной зоны представлен протоксилемой, а внутренний — метаксилемой. Рудименты первой четко видны на поперечных срезах двухлетних побегов у всех изученных тополей (см. рис. 1, Б, Г, рис. 2, Б, Г). Клетки сердцевинной паренхимы постепенно заполняются воздухом. Однако среди них четко просматриваются группы клеток, содержащих дубильные вещества и слизи (имеющие более темную окраску). Клетки сердцевины выполняют запасующую функцию. В весенний период, когда у растений возникает острая потребность в питательных веществах, последние по сердцевинным лучам транспортируются во вторичную кору и дальше в почки к формирующимся листьям [15, 16].

По классификации В.Ф. Раздорского [11] сердцевина побегов *P. deltooides*, *P. pyramidalis*, *P. candicans* и *P. suaveolens* имеет звездчатую форму, а у *P. simonii* — более округлую. Особенностью звездчатого строения сердцевины у тополей является то, что на концах лучей имеются остатки

протоксилены, которые четко различимы. Наибольший диаметр сердцевинны характерен для двухлетних побегов *P. candicans* (свыше 2000 мкм), он на 15–35 % больше, чем у остальных видов (см. таблицу).

Полученные результаты позволяют сделать следующие выводы. К концу второго года вегетации у побегов тополей формируется как первичная, так и вторичная кора со всеми характерными гистологическими элементами. У тополей секции *Tasamahacae* (*P. candicans*, *P. suaveolens* и *P. simonii*) откладывается менее мощная первичная кора, тогда как у видов секции *Aegirus* (*P. deltoides* и *P. italica*) — менее мощная вторичная. Впервые показано, что во вторичной коре исследованных тополей секции *Aegirus* твердый луб закладывается как в виде отдельных метамеров, так и в виде сплошных тяжей твердого луба, тогда как у тополей секции *Tasamahacae* — только в виде отдельных метамеров. Древесина всех исследованных видов рассеянного типа, в ее состав входят трахеи, либриформ и древесинная паренхима. Сердцевина у побегов *P. deltoides*, *P. pyramidalis*, *P. candicans* и *P. suaveolens* имеет звездчатую форму, а у *P. simonii* — более округлую. Наибольший диаметр сердцевинны характерен для *P. candicans*.

1. Гришко В.М. Ріст деревних рослин в умовах техногенного забруднення // Укр. ботан. журн. — 2002. — 59, № 1. — С. 79–89.
2. Гришко В.Н., Данильчук А.В. Изменение прироста побегов у *Populus italica* в различных экологических условиях // Бюл. Никит. ботан. сада. — 1999. — Вып. 79. — С. 48–52.
3. Данильчук А.В., Гришко В.Н. Особенности анатомического строения двухгодичных побегов тополей // Материалы XI съезда рус. ботан. о-ва (18–22 авг. 2003 г., Новосибирск, Барнаул). — Барнаул: Азбука, 2003. — Т. 2. — С. 38–40.
4. Дендрофлора України. Дикорослі й культивовані дерева і кущі. Покритонасінні. Частина 1: Довідник / М.А. Кохно, Л.І. Пархоменко, А.У. Зарубенко, Н.Г. Махновська та ін. — К.: Фітосоціоцентр, 2002. — 448 с.

5. Деревья и кустарники СССР. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. — Т. 2. — 610 с.
6. Древесные растения в оптимизации техногенной и рекреационной среды Приазовья / А.К. Поляков, И.Е. Малюгин, В.П. Тарабрин и др. — К.: Наук. думка, 1992. — 172 с.
7. Каталог растений Донецкого ботанического сада / Л.Р. Азарх, В.В. Баканова, Р.И. Бурда и др.; под ред. Е.Н. Кондратюка. — К.: Наук. думка, 1988. — 528 с.
8. Каталог растений Криворожского ботанического сада. Справочное пособие / Л.И. Бойко, Е.В. Василенко, Л.В. Вечканова и др.; под ред. А.Т. Гревцовой. — К.: Фитосоциоцентр, 2000. — 164 с.
9. Каталог растений Центрального ботанического сада им. Н.Н. Гришко / Е.В. Афанасьева, П.Е. Булах, А.Ф. Галицкая и др.; под ред. Н.А. Кохно. — К.: Наук. думка, 1997. — 436 с.
10. Основы микротехнических исследований в ботанике / Р.П. Барыкина, Т.Д. Веселова, А.Г. Девятов и др. — М.: Изд-во МГУ, 2000. — 127 с.
11. Раздорский В.Ф. Анатомия растений. — М.: Совет. наука, 1949. — 524 с.
12. Федоровский В.Д., Мазур А.Е. Древесные растения Криворожского ботанического сада. Итоги интродукции (за 25 лет). — Днепропетровск: Проспект, 2007. — 256 с.
13. Шевченко С.В. Тополя та її культура в західних областях УРСР. — Львів: Просвіта, 1958. — 106 с.
14. Щепотьев Ф.Л. Дендрологическая характеристика тополей // Культура тополей. — Харьков, 1959. — С. 7–61.
15. Dickison W.C. Integrative plant anatomy. — N.Y.: Academic Press, 2000. — 533 p.
16. Evert R. Esau's plant anatomy: meristems, cells, and tissues of the plant body their structure, function, and development. — 3rd ed. — N.Y.: John Wiley & Sons Inc., 2006. — 601 p.
17. Fahn A. Plant anatomy. — 4th ed. — London: Pergamon Press, 1990. — 600 p.
18. Matthias A., Fromm J. Seasonal change in the drought response of wood cell development in poplar // Tree Physiology. — 2007. — Vol. 27. — P. 985–992.
19. Stettler R., Bradshaw T., Heilman P., Hinckley T. Biology of populus and its implications for management and conservation. — Ottawa: NRC Research Press, 1996. — 542 p.
20. Wood anatomy. — Режим доступа: http://www.woodanatomy.ch/species_group.ph.

Рекомендував до друку
Ф.М. Левон

В.М. Гришко, О.В. Данильчук

Криворізький ботанічний сад НАН України,
Україна, м. Кривий Ріг

АНАТОМІЧНА БУДОВА ДВОРІЧНИХ
ПАГОНІВ ТОПОЛЬ СЕКЦІЙ AEGIRUS DOBY
И TACAMAHAcae L. SPACH

Наведено результати дослідження анатомічної будови дворічних пагонів справжніх тополь в умовах Правобережного степового Придніпров'я. У тополь секції *Tacamahacaе L. Spach* (*Populus candicans* Ait., *P. suaveolens* Fisch. и *P. simonii* Carr.) формується менша первинна кора, тоді як у видів секції *Aegirus Doby* (*P. deltoides* Marsh. и *P. italica* (Du Roi) Moench) — менша вторинна. Для останніх характерне закладання твердого лубу як окремими метамерами, так і суцільними тяжами, тоді як у представників секції *Tacamahacaе* — окремими метамерами. Деревина всіх досліджених видів розсіяного типу. Серцевина у пагонів *P. deltoides*, *P. pyramidalis*, *P. candicans* и *P. suaveolens* має зіркоподібну форму, а у *P. simonii* — більш округлу.

V.N. Gryshko, A.V. Danilchuk

Kryvyi Rig Botanical Garden, National Academy
of Sciences of Ukraine, Ukraine, Kryvyi Rig

ANATOMIC STRUCTURE OF TWO-YEAR
POPLARS SHOOTS FROM SECTIONS AEGIRUS
DOBY AND TACAMAHAcae L. SPACH

The anatomic structure of two-year shoots of the real poplars in the conditions of Right-Bank Steppe Pridneprov'ya is studied. At the poplars of *Tacamahacaе L. Spach* section (*Populus candicans* Ait., *P. suaveolens* Fisch. and *P. simonii* Carr.) is formed less primary bark, while at the species of *Aegirus Doby* section (*P. deltoides* Marsh. and *P. italica* (Du Roi) Moench) is the less second bark. For the last is characteristic the laying of hard bast both separate metameremes and continuous layers, while for the representatives of *Tacamahacaе* section — separate metameremes. Wood of all investigated species is dissipated type. Core at *P. deltoides*, *P. pyramidalis*, *P. candicans* and *P. suaveolens* shoots has a starry form, and at *P. simonii* — more rounded.