

## ФЛОРА, ФАУНА

УДК 581.84:581.824:582.477

Л. И. Лотова

## АНАТОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА КОРЫ КИПАРИСОВЫХ

Вопрос о статусе кипарисовых в общей системе хвойных растений дискутируется давно (Flögin, 1955). В последние годы появились два суждения об объеме семейства кипарисовых. Учитывая сходство кипарисовых и таксодиевых по морфологическим, кариологическим, ксилотомическим признакам (Young, Watson, 1969; Чавчавадзе, 1979) и общность ареалов многих представителей этих семейств, Экенвальдер (Eckenwalder, 1976) считает возможным их объединение в одно семейство Cupressaceae с двумя подсемействами: Sciadopitoideae и Cupressoidae. Наряду с этим существует и мнение о целесообразности разделения семейства кипарисовых на два самостоятельных. Отмечая, что представители трибы можжевельниковых (Junipereae), выделенной А. Л. Тахтаджяном (1956), отличаются от представителей трибы кипарисовых (Cupresseae) многообразием жизненных форм, морфологическим строением листьев и их расположением, а также особенностями строения мегастробилов, семян и пыльцевых зерен, В. М. Джанаева (1969) рекомендует выделить из кипарисовых семейство можжевельниковых (Juniperaceae) с тремя родами: *Caragocedrus*, *Oxycedrus* и *Juniperus*.

Для получения дополнительного материала, подтверждающего правомерность этих суждений, мы провели сравнительно-анатомическое исследование коры молодых побегов и вторичной флоэмы многолетних ветвей и стволов у 16 видов кипарисовых: туи западной (*Thuja occidentalis* L.), туи складчатой (*T. plicata* D. Don.), туевика поникшего (*Thujaops dolabrata* Sieb. et Zucc.), кипарисовика Лавсона (*Chamaecyparis lawsoniana* (Andr.) Parl.), кипариса вечнозеленого (*Cupressus sempervirens* L.), крупноплодного (*C. macrocarpa* Hartw.), лузитанского (*C. lusitanica* Mill.), гвадалупского (*C. guadalupensis* Wats. (syn. *C. macrocarpa* f. *guadalupensis* Mast.), можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.), красного (*J. oxycedrus* L.), сибирского (*J. sibirica* Burgsd.), туркестанского (*J. turkestanica* Kom.), высокого (*J. excelsa* M. B.), зеравшанского (*J. seravschanica* Kom.), казачьего (*J. sabina* L.), полушаровидного (*J. semiglobosa* Rgl.) Материал для исследования собран в Никитском, Батумском ботанических садах, в совхозе «Южные культуры» в Адлере, в Ботаническом саду АН ТаджССР, в оранжереях Ботанического сада МГУ и ГБС, в Подмоскowie и на Беломорской биологической станции МГУ.

Одно-двухлетние побеги кипарисовых имеют хорошо выраженные листовые подушки, поэтому их стебли в поперечном сечении лопастные. У родов с супротивными листьями на поперечном срезе стебля заметны две крупные и две чередующиеся с ними мелкие лопасти (рис. 1, 1).

У можжевельника, характеризующегося мутовчатым листорасположением, стебли в очертании трехлопастные (рис. 1, 3).

Эпидермис состоит из клеток с очень толстыми наружными стенками, в которых часто откладываются мелкие кристаллы оксалата кальция (Solms-Laubach, 1971 b). Под эпидермисом находится гиподерма в виде сплошного слоя (кипарис гвадалупский, можжевельник красный, можжевельник высокий) или отдельных тяжей (кипарис вечнозеленый) волокон с толстыми одревесневшими стенками. Наиболее тонкая гиподерма у кипариса лузитанского. Большая часть листовой подушки состоит из рыхлой крупноклеточной паренхимы, лишь наруж-

ные слои ее клеток, прилегающие к гиподерме и содержащие хлоропласты, расположены плотно. В листовых подушках встречаются клетки с дубильными веществами. Особенно много их у кипариса лужитанского и можжевельника высокого. Часто эти клетки сосредоточены вокруг смоляных каналов.

У большинства родов в листовых подушках расположен один смоляной канал, у некоторых кипарисов их три (рис. 1, 1). Наиболее крупный из них проходит посередине листовых подушки. Более узкопросветные боковые каналы, пройдя вдоль подушки, слепо заканчиваются на разных уровнях. Поэтому на поперечных срезах стеблей в листовых

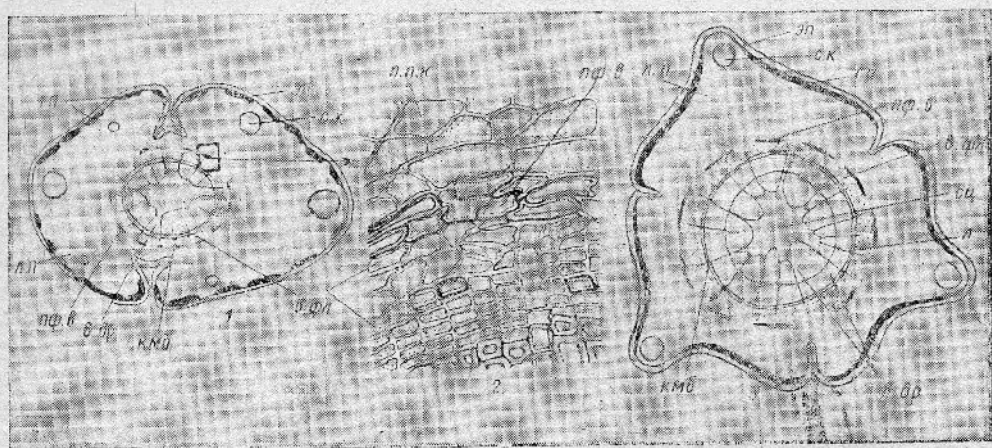


Рис. 1. Строение молодых стеблей кипариса вечнозеленого (1, 2) и можжевельника красного (3): л.п. — листовая подушка, э.п. — эпидермис, г.п. — гиподерма, п.п.к. — паренхимные клетки первичной коры, п.ф.в. — волокна протофлоэмы, в.ф.л. — вторичная флоэма, к.м.б. — камбий, в.д.р. — вторичная древесина, л. — лубо-древесинные лучи, с.ц. — сердцевина, с.к. — смоляной канал

подушке можно видеть или все три канала, или только средний или средний и один из боковых.

Первичная кора состоит из тонкостенных паренхимных клеток. Феллоген закладывается под листовыми подушками в первый, второй, реже третий годы жизни побега. После формирования перидермы листовые подушки могут сохраняться на стебле в течение 2—3 лет. У красного можжевельника перед их опадением нередко лигнифицируются клетки феллодермы и эпителия смоляных каналов. К этому времени увеличивается и число клеток с дубильными веществами.

В стебле кипарисов и некоторых можжевельников на границе с вторичной флоэмой заметен прерывистый слой более или менее толстостенных, обычно деформированных клеток с красновато-бурым содержимым (рис. 1). По расположению и структурным особенностям эти клетки представляют собой, вероятно, волокна протофлоэмы, дифференцирующиеся в листовых следах. Из других хвойных толстостенные элементы первичной флоэмы описаны нами у представителей семейства таксодиевых (Лотова, 1977). Вторичная флоэма в однолетних стеблях чрезвычайно мелкоклеточная, с тремя-четырьмя одпорядными тангентальными слоями одревесневших элементов.

При изучении анатомического строения кипарисовых структурным особенностям вторичной флоэмы не придавали большого таксономиче-

ского значения, хотя сведений об отдельных признаках этой ткани у наиболее распространенных представителей в литературе довольно много (Moeller, 1882; Chang, 1954; Outer, 1967). Строение слагающих флоэму элементов, их топография лучше всего выражены в многолетних стеблях и стволах.

Для кипарисовых характерна тангентальная слоистость флоэмы: на поперечном срезе между двумя однорядными слоями волокон находятся три слоя тонкостенных клеток. Наружный и внутренний из них, примыкающие к волокнам, состоят из ситовидных элементов, средний — из клеток тяжелой паренхимы (рис. 2, 1, 4). Чередование однорядных слоев гистологических элементов свойственно не только кипарисовым, но также таксодиевым (Outer, 1967; Miyakawa а. о., 1973; Лотова, 1977) и некоторым представителям тиссовых, головчатотиссовых и ногоплодниковых (Лотова, 1979). Слоистость определяется ритмичностью деятельности камбия и синхронной дифференциацией элементов, находящихся на разных радиусах. Исследования развития луба у казацкого и обыкновенного можжевельников (Courtot, Baillaud, 1968) показали, что в начале сезона всегда образуются элементы мягкого луба, а затем чередующиеся слои твердого и мягкого луба, причем число этих слоев, отложенных камбием в течение одного вегетационного периода, может варьировать. По мнению Губера (Huber, 1961), четырехклеточная цикличность луба устанавливается не сразу. В молодых стеблях нередко наблюдается увеличение числа ситовидных клеток в радиальном ряду. У взрослых деревьев годичный прирост луба составляет обычно один-два четырехрядных слоя, но зависит от общего возраста дерева и внешних факторов (Huber, 1939).

Ситовидные клетки в поперечном сечении более или менее прямоугольные. По очертаниям паренхимные клетки в проводящей зоне флоэмы сходны с ситовидными, в непроводящей они округлые и значительно крупнее ситовидных клеток (рис. 2, 4). Стенки элементов мягкого луба подвергаются минерализации шавелевокислым кальцием (Solms-Laubach, 1871 а, b; Strasburger, 1891; Sinz, 1924; Holdheide, 1951).

На срезах флоэмы размеры и очертания поперечных сечений волокон сильно варьируют. Мощное утолщение стенок и крупные размеры поперечного сечения характерны для волокон ранней флоэмы, образованной камбием в начале вегетации, узкопросветные, тонкостенные — для поздней (Holdheide, 1951; Huber, 1949). В этом отношении флоэма многих кипарисовых сходна с флоэмой криптомерии (Miyakawa а. о., 1973), у которой в течение года образуются два четырехрядных слоя, включающих полностью дифференцированные волокна с толстыми одревесневшими стенками, не полностью дифференцированные со слабо утолщенными стенками и тонкостенные недревесневшие волокна. Деятельность камбия заканчивается образованием волокон или паренхимных клеток.

Правильность расположения элементов в лубе кипарисовых нередко нарушается вследствие выпадения какого-либо слоя клеток или удвоения слоев однородных элементов. Так, в исследованных нами образцах коры туи складчатой на больших участках среза не было паренхимных клеток, у кипарисовика в радиальном ряду клеток часто наблюдались двоянные волокна.

Лучи у всех исследованных растений преимущественно однорядные. Наиболее низкие лучи высотой 2—6 клеток обнаружены у туи западной, наиболее высокие — до 17 клеток — у кипариса вечнозеленого. В ствольной флоэме большинства других представителей семей-

ства чаще всего встречаются лучи высотой 11—13 клеток. По нашим исследованиям, лучи гомогенные, однако, судя по данным литературы, они могут быть и гетерогенными, если составляющие их клетки физиологически неоднородны. Страсбургер (Strasburger, 1891), Хрислер

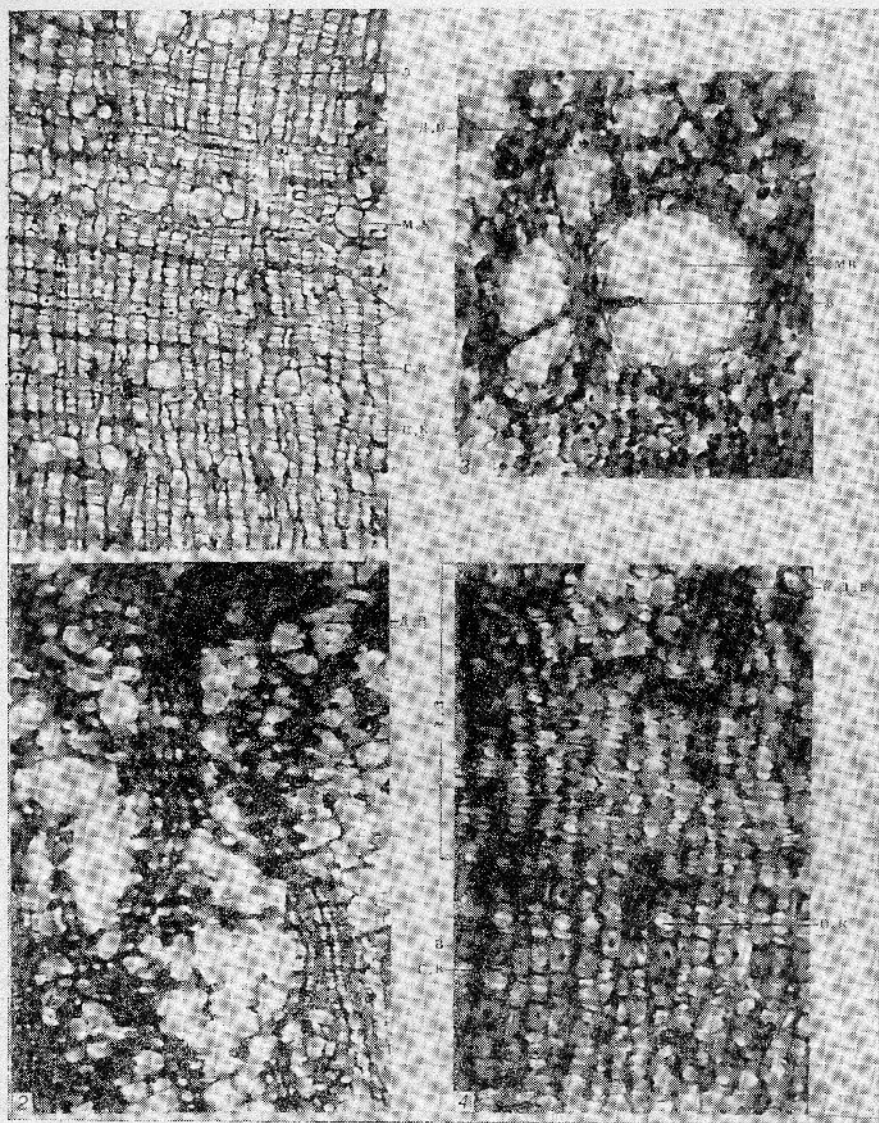


Рис. 2. Строение вторичной флоэмы кипарисовика Лавсона (1, 2) и кипариса лузитанского (3, 4) на поперечных срезах: с.к — ситовидные клетки, в — волокна, п.к — паренхимные клетки, м.к — масляные клетки, л — лучи, смв — смоломестилища, д.п — дилатированная паренхима, д.з. — зона дилатации непроводящей флоэмы, к.д.в — клетки с дубильными веществами

(Chrysler, 1913, 1915), В. Ф. Раздорский (1949), Оутер (Outer, 1967) отмечают, что у кипарисовых «альбуминовые», или «белковые», клетки, аналогичные сопровождающим клеткам флоэмы покрытосеменных растений, встречаются не только в тяжевой, но и в лучевой паренхиме.

У туи западной дифференциацию лучевой паренхимы на «альбуминовые» и запасающие клетки Бэннен (Bannan, 1936) обнаружил только в многолетних ветвях и стволах, в молодых побегах «альбуминовых» клеток в лучах нет.

Изменения в строении флоэмы по мере ее старения прежде всего проявляются в дилатации паренхимы, однако у большинства видов паренхимные клетки в наружной зоне луба слабо дилатируют, лишь перед заложением феллогена объем паренхимы немного увеличивается. Вероятно поэтому у многих представителей семейства луб и корка тонкие (Ванин, 1938, 1940; Деревья и кустарники СССР, 1949). Корка чаще всего кольцевая (Esau, 1969), реже — чешуйчатая, опадающая мелкими чешуйками или разрывающаяся на отдельные пластинки или продольные ленты.

Из исследованных растений наиболее толстую кору имеет кипарисовик Лавсона. По нашим наблюдениям, разрастание паренхимы у кипарисовика начинается после образования камбием семи-восьми слоев волокон. Вследствие многократных делений паренхимных клеток в наружной части флоэмы появляются большие группы тонкостенных паренхимных клеток, между которыми сохраняются узкие участки почти неизмененных элементов (рис. 2, 2). Активную экспансию паренхимных клеток отмечает у кипарисовика и туи Шимакура (Schimakura, 1936). Довольно мощная дилатационная зона обнаружена нами также в образцах коры туефика и лузитанского кипариса (рис. 2, 4). Склерификация паренхимных клеток кипарисовым, по-видимому, не свойственна, только у кипарисовика встречаются иногда одиночные склереиды.

Клетки тяжелой паренхимы участвуют в формировании секреторных вместилищ, приуроченных к более старым слоям вторичной флоэмы (Лотова, 1979 б). У кипарисовика они представлены идиобластами — очень крупными, вытянутыми в продольном направлении клетками тяжелой паренхимы, имеющими угловатые очертания поперечного сечения (рис. 2, 1). Их называют «масляными» клетками (Holdheide, 1951; Васильев, 1977). У других родов развиваются многоклеточные схизо-лизигенные вместилища (рис. 2, 3). У туи они имеют вид длинных каналов, диффузно распределенных во флоэме (Адамович, 1964; Лотова, 1979 б).

\* \*  
\*

Структурный тип флоэмы, характеризующийся чередованием однорядных тангентальных слоев элементов, Губер (Huber, 1961) называет *Cupressaceae*-типом. Мы предлагаем для него название тип *Taxaceae* (Лотова, 1975). У тиссовых, головчатотиссовых и ногоплодниковых только намечается тенденция к определенной последовательности в расположении тангентальных слоев клеток флоэмы, лишь у некоторых подокарпусов наблюдается четкая закономерность в чередовании элементов в каждом радиальном ряду клеток (Лотова, 1979 а). Оптимальный вариант структуры типа *Taxaceae* встречается у таксодиевых, флоэма которых по строению и расположению элементов очень сходна с флоэмой кипарисовых (Лотова, 1977). Анатомическое сходство между двумя семействами состоит также в наличии у однолетних побегов гиподермы из толстостенных одревесневших клеток и волокон протофлоэмы, развивающихся в листовых следах.

Е. С. Чавчавадзе (1967) считает, что оба семейства находятся на одном эволюционном уровне по структуре древесины, но кипарисовые, по ее мнению, более специализированы в биохимическом отношении,

так как гораздо активнее, чем таксодиевые, синтезируют ароматические вещества, обуславливающие защиту древесины от древоразрушителей. Если в древесине кипарисовых синтез физиологически важных соединений осуществляется обычными клетками древесинной паренхимы, то в коре эти функции выполняет специализированная выделительная система, которая не развивается у таксодиевых. Наличие секреторных вместилищ позволяет рассматривать флоэму кипарисовых как высший этап развития структурного типа *Taxaceae*.

Если учитывать анатомические особенности флоэмы, то вряд ли оправданно объединение таксодиевых и кипарисовых в одно семейство, как предлагает Экенвальдер (Eckenwalder, 1976). Вызывает возражения и выделение из состава кипарисовых семейства *Juniperaceae*, как это сделано В. М. Джанаевой (1969), так как не только по строению луба, но и по строению всего проводящего аппарата можжевельник практически не отличается от других родов кипарисовых. Анатомические данные подтверждают целесообразность сохранения таксодиевых и кипарисовых в ранге самостоятельных семейств, объединенных в порядок *Cupressales* (Жизнь растений, 1978).

L. I. Lotova

#### THE ANATOMICAL STRUCTURE OF THE BARK OF CUPRESSACEAE

The phloem of 16 species belonging to 5 genera of the Cupressaceae were investigated. The phloem structure of Cupressaceae is similar to the same of Taxodiaceae. The phloem of both families is characterized by the alternation of the one rowed tangential layers of histological elements in strict sequence. In contrast to Taxodiaceae there are the schizo-lysigenous resin cavities in the nonconducting phloem of the Cupressaceae. To the author's mind the anatomical features of the secondary phloem are of great taxonomical importance.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Адамович Э. И. 1964. Смоляные вместилища туи западной. — Бот. журн., 43, № 3, 403—404. Ванин С. И. 1938. Макроскопическое строение коры главных древесных пород. — Тр. ЛТА им. С. М. Кирова, № 51, 3—25. Ванин С. И. 1940. Определитель древесных пород по коре. — В кн.: Определитель древесных пород. Под общ. ред. В. Н. Сукачева. Л., с. 461—476. Васильев А. Е. 1977. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л. Деревья и кустарники СССР. 1949. Т. 1. М.—Л. Джанаева В. М. 1969. Определитель семейства можжевельников. Фрунзе. Жизнь растений. 1978. Т. 4. М. Лотова Л. И. 1975. Направления структурной эволюции вторичной флоэмы хвойных. Тез. докл. на 12 Международн. бот. конф., т. 1. Л., с. 225. Лотова Л. И. 1977. Анатомия молодых побегов и вторичной флоэмы таксодиевых. — Вестн. Моск. ун-та, Сер. биол., № 4, 21—29. Лотова Л. И. 1979а. Об анатомии коры тиссовых, головчатотиссовых и ногоплодных. — Вестн. Моск. ун-та, Сер. биол., № 3, 3—13. Лотова Л. И. 1979б. Смоловыделительная система коры хвойных растений. — Науч. докл. высш. школы. Биол. науки, № 3, 55—62. Раздорский В. Ф. 1949. Анатомия растений. М. Тахтаджян А. Л. 1956. Высшие растения, т. 1. М.—Л. Чавчавадзе Е. С. 1967. К вопросу об эволюции семейств хвойных (по данным анатомии древесины). Материалы к науч.-техн. конф. ЛТА им. С. М. Кирова. Л., с. 16—19. Чавчавадзе Е. С. 1979. Древесина хвойных. Л. Ваппан М. W. 1936. A comparison of the distribution of albuminous and tracheary cells in the Gymnosperms. — Amer. J. Bot., 23, N 1, 36—40. Chang Ying-pe 1954. Bark structure of North American conifers. — Technical Bull. N 1095 of U. S. Dept. of Agriculture. Washington. Chrysler M. A. 1913. The origin of the erect cells in the phloem of the Abietineae. — Bot. Gaz., 56, N 1, 36—50. Chrysler M. A. 1915. The medullary rays in *Cedrus*. — Bot. Gaz., 59, N 5, 387—396. Courtot Y., Baillaud L. 1968. Les périodicités de structure du liber, leur place parmi les rythmes de l'ontogenèse des végétaux. — Mem. Soc. bot. France, 1966, p. 37—54. Eckenwalder J. E. 1976. Re-evaluation of Cupressaceae and Taxodiaceae a proposed merger. — Madrono, 23, N 5, 237—256. Esau K. 1969. The phloem. Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd 5, Teil 2. Stuttgart. Florin R. 1955. The systematics of the gymnosperms. — In: A century of progress in the natural sciences 1853—1953. San Francisco, p. 323—403. Holdheide W. 1951. Anatomie mitteleuropäischer Ge-