

# Вестник МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 3 — 1971

УДК 581.824.2:582.475.2

Л. И. ЛОТОВА

## АНАТОМИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА КОРЫ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ ПИХТЫ

В литературе, посвященной структуре проводящего аппарата пихты, отражены главным образом анатомические особенности ее древесины. О строении вторичной флоэмы публикаций мало. В отечественной литературе основное внимание уделено строению смолоносной системы коры сибирской пихты *Abies sibirica*, из живицы которой получают ценный бальзам, терпентин и продукты его переработки (Иванов, 1961; Никитин, 1961). Сравнительноанатомическое исследование вторичной флоэмы белой (*A. alba*) и сибирской пихт, различающихся между собой по объему твердого луба, проведено П. Б. Раскатовым (1964, 1968). Данные о строении отдельных элементов луба *A. alba*, *A. magnifica*, *A. pectinata*, *A. concolor*, *A. canadensis* и некоторых других, преимущественно североамериканских видов, приведены в зарубежной литературе (Moeller, 1882; Kirchner u. a., 1908; Huber, 1939; Holdheide, 1951; Chang Ying-pe, 1954; Srivastava, 1963; Outer, 1967).

Нами исследовано анатомическое строение первичной и вторичной коры однолетних побегов, многолетних ветвей и стволов шести видов пихты: сибирской (*A. sibirica* Ldb.), Нордмана, или кавказской (*A. nordmanniana* (Stev.) Spach), греческой (*A. sephalonica* Loud.), испанской (*A. pinsapo* Boiss.), алжирской (*A. numidica* De Lannoü) и североамериканской одноцветной (*A. concolor* Lindl. et Gord) (Флора СССР, 1934; Деревья и кустарники СССР, 1949; Качалов, 1970).

За исключением сибирской пихты, образцы коры которой привезены М. С. Двораковским из Костромской обл., материал для исследования остальных видов собран в Никитском ботаническом саду и любезно предоставлен Г. Д. Ярославцевым.

Однолетние побеги пихты (рис. 1, А) покрыты эпидермисом, несущим иногда 2—3-клеточные шиловидные простые волоски (*A. sibirica*, *A. nordmanniana*). Эпидермис обычно сохраняется 2—3 года. Стенки клеток слегка древеснеют. Толщина наружных стенок эпидермальных клеток вместе с покрывающей их кутикулой варьирует от 1,8 мк (*A. pinsapo*) до 12 мк (*A. sephalonica*) — 20 мк (*A. numidica*).

3—4 субэпидермальные слоя клеток с утолщенными, слегка одревесневшими стенками отличаются от обычных клеток первичной коры

многоугольными очертаниями поперечного сечения и более плотным соединением. Эту периферическую зону стебля мы считаем возможным называть гиподермой. По мнению А. А. Никитина (1961), у сибирской пихты гиподермы нет. В самом наружном слое гиподермы закладывается феллоген, образующий крупные тонкостенные клетки феллемы, слегка вытянутые в радиальном направлении, и 2—3 ряда клеток феллодермы. Феллоген функционирует несколько лет, и в пробке часто наблюдается годовичная слоистость, так как клетки пограничного слоя, отложенного в конце вегетационного периода, имеют толстые, часто слоистые наружные тангентальные стенки.

В первичной коре однолетних побегов много вертикальных смоляных ходов, расположенных кольцом вокруг центрального цилиндра. В поперечном сечении они обычно округлые, в многолетних ветвях овальные, вытянутые в тангентальном направлении. В первичной коре испанской пихты смоляные каналы распределены беспорядочно, размеры их поперечных сечений сильно варьируют (рис. 1, А, Б). Число выступающих смоляные каналы эпителиальных клеток особенно велико у одноцветной и греческой пихт (до 33), у остальных видов обычно не превышает 20.

Некоторые клетки первичной коры заполнены бурым слизистым содержимым, представляющим собой смесь смол, дубильных веществ и фенолов. Нередко эти клетки пусты, так как при фиксации материала спиртом их содержимое растворяется. Клетки имеют прозенхимную форму и по размерам поперечного сечения превышают не только обычные клетки коровой паренхимы, но и мелкие смоляные каналы (рис. 1, Б). В узлах они искривлены; входя в лист, клетки обычно располагаются вдоль проводящего пучка. Прозенхимными слизевыми клетками особенно богаты испанская и алжирская пихты.

Кора однолетних побегов, как правило, не имеет механических элементов, в 2—3-летних ветвях встречаются редкие склереиды.

Первичная кора сохраняется долго, у сибирской пихты — до 70—80 лет (Иванов, 1961). Присутствие первичной коры в старых стволах деревьев объясняется активной дилатацией паренхимы и поздним образованием корки. Дилатированная коровая паренхима обычно сильно склерифицируется, и образуются крупные массивы каменистых клеток. Смоляные каналы разрастаются, вытягиваясь в тангентальном направлении, иногда соединяются вследствие разрушения радиальных стенок.

Чешуйчатая корка обычно покрывает лишь нижнюю часть ствола. Участки омертвевшей коры разделены 30—50 рядами тонкостенных клеток пробки. За исключением гладкокорой сибирской пихты, у исследованных нами видов в старой корке образуются продольные трещины (Деревья и кустарники СССР, 1949).

Вторичная флоэма пихты состоит из ситовидных, паренхимных и механических элементов. По строению проводящей зоны флоэмы между различными родами сосновых нет больших различий (Huber, 1939; Лотова, 1969, 1970). Радиальные ряды ситовидных клеток пререзаны короткими тангентальными цепочками клеток тяжелой паренхимы. Механических элементов нет.

Ситовидные клетки несут на радиальных стенках однорядные округлые в очертаниях ситовидные поля. У некоторых ситовидных элементов греческой пихты ситовидные поля узкие, вытянутые поперек радиальной стенки. Правильность расположения ситовидных полей иногда нарушается, число их рядов увеличивается, ситовидные поля приобретают угловатые контуры. Такие ситовидные элементы сходны

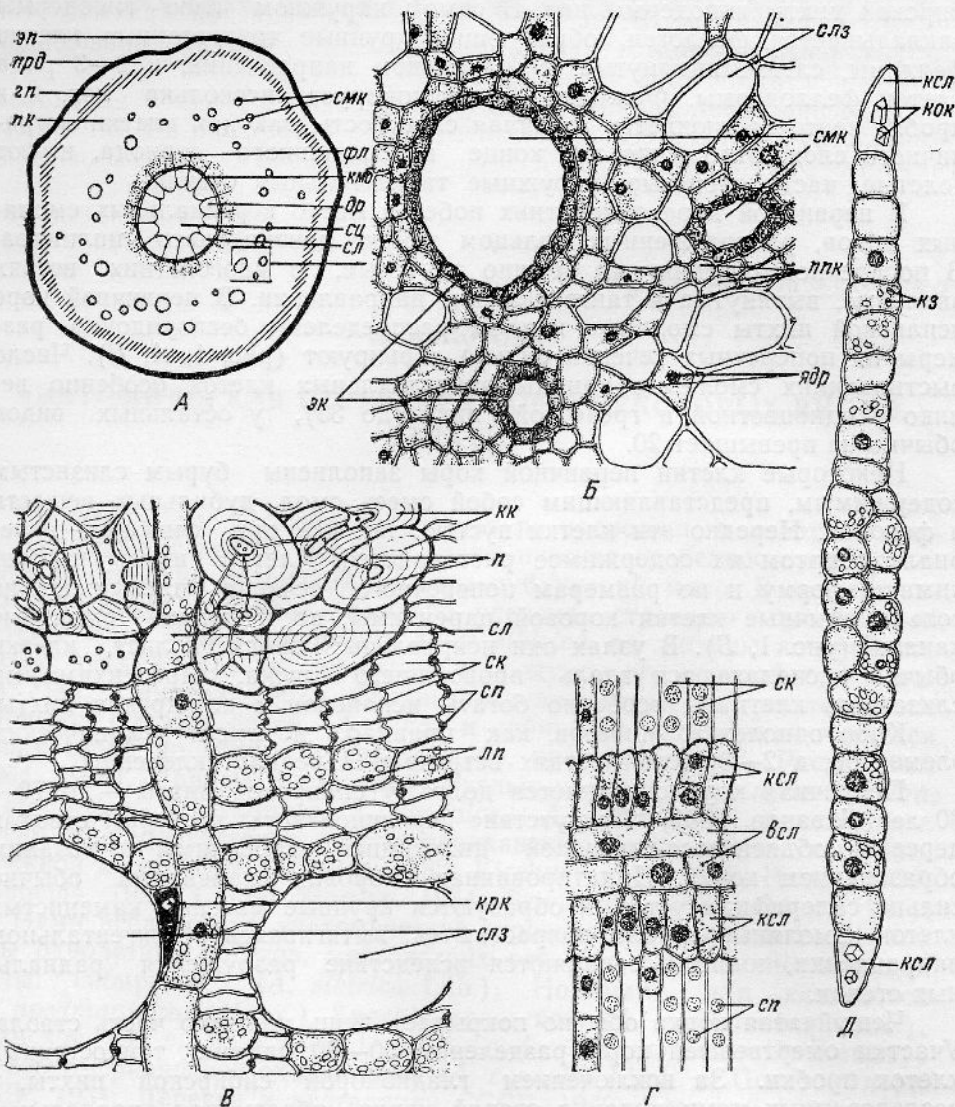


Рис. 1. Анатомическое строение первичной коры и вторичной флоэмы: А, Б — строение однолетнего стебля *Abies pinsapo*, В — строение непроводящей флоэмы *A. serphatolonica* (поперечный срез), Г — гетерогенный сердцевинный луч *A. nordmanniana* (радиальный срез), Д — двурядный сердцевинный луч *A. pinsapo*; эп — эпидермис, прд — перидерма, гл — гиподерма, лк — первичная кора, смк — смоляные каналы, фл — флоэма, кмб — камбий, др — древесина, сц — сердцевина, сл — сердцевинные лучи, слз — слизевые клетки, эк — эпителиальные клетки, ядр — ядра, кк — каменистые клетки, п — поры, ск — ситовидные клетки, сп — ситовидные поля, лп — лубяная паренхима, кок — кристаллы оксалата кальция, крк — кристаллоносные паренхимные клетки, ксл — краевые клетки сердцевинных лучей, всл — внутренние клетки сердцевинного луча, кз — крахмальные зерна

с более примитивными по структуре проводящими элементами флоэмы, свойственными гинкго (Moeller, 1882) и некоторым саговниковидным (Тахтаджян, 1956). Клетки тяжелой паренхимы в проводящей флоэме в поперечном сечении квадратные или прямоугольные и заполнены темным содержимым. В них рано появляется запасной крахмал, а в клетках, расположенных в наиболее старых участках проводящей зоны, — кристаллические включения.

Строение сердцевинных лучей у исследованных видов варьирует. Морфологически гомогенные лучи отмечены у *A. pinsapo* и *A. numidica*. Типичные гетерогенные лучи с хорошо выраженными краевыми стоячими клетками встречаются у *A. sibirica*, *A. concolor*. Краевые клетки лубяных лучей, примыкающие к ситовидным элементам, выполняют функцию «белковых» клеток (Strasburger, 1891). На контактирующих с ними радиальных стенках ситовидных элементов возникает обычно несколько мелких угловатых в очертаниях ситовидных полей. У одноцветной пихты «белковые» клетки расположены иногда и в средней части луча. После отмирания ситовидных элементов «белковые» клетки также теряют содержимое и впоследствии отмирают. Остальные клетки лучевой паренхимы выполняют запасающую функцию.

В исследованных образцах коры *A. cephalonica*, *A. nordmanniana* гетерогенный характер лучей хорошо выражен лишь вблизи камбиальной зоны (рис. 1, Г). В более старых слоях луба гетерогенность сердцевинных лучей незаметна. «Белковые» клетки разрастаются, так же, как и все остальные клетки лучевой паренхимы, и функционируют как запасающие или кристаллоносные (рис. 1, Д).

Отложение кристаллов оксалата кальция в лучевой паренхиме свойственно многим видам пихты. Они отмечены в древесинных лучах некоторых американских видов, в том числе *A. amabilis*, *A. balsamea*, *A. fraseri*, *A. lasiocarpa* (Kennedy а. о., 1968) и у *A. pinsapo* (Greguss, 1955), в лубяных лучах *A. magnifica* (Srivastava, 1963). Кристаллы оксалата кальция обнаружены нами в концевых клетках лубяных лучей *A. cephalonica*, *A. nordmanniana*, *A. pinsapo*.

Серцевинные лучи обычно однорядные, у испанской пихты в средней части иногда двурядные (рис. 1, Д). В древесине двурядные лучи имеются у греческой и одноцветной пихт (Будкевич, 1961).

Наиболее высокие лучи — 108—504 мк (в среднем 345 мк), состоящие из 3—27 этажей клеток, характерны для греческой пихты. У остальных исследованных видов лучи более низкие, высотой 10—12 клеток (224—296 мк). Наибольшая плотность лучей на 1 мм<sup>2</sup> тангентальной поверхности наблюдается у *A. concolor* (36—82) и *A. pinsapo* (27—73), наименьшая — у *A. cephalonica* и *A. sibirica* (18—55).

Непроводящая флоэма отличается от проводящей сильной деформацией отмерших ситовидных элементов, разрастанием тяжелой паренхимы, более высоким содержанием кристаллических включений, а также появлением твердого луба и крупных слизевых клеток (рис. 1, В).

Кристаллы оксалата кальция, заполняющие клетки тяжелой, реже лучевой паренхимы, обычно одиночные, кубической или призматической формы. Их размеры сильно варьируют не только у разных видов, но и в одной и той же клетке. Более или менее кубические кристаллы с размерами граней 8—24 мк, встречаются у сибирской, испанской и алжирской пихт. У остальных видов кристаллы призматические, длиной 12—32, шириной 4—12 мк. Вследствие отмирания живого содержимого кристаллоносные клетки сильно деформируются под давлением окружающих элементов.

Твердый луб представлен группами каменистых клеток, возникающих при склерификации тяжелой паренхимы, клетки которой могут предварительно делиться. В периферических слоях непроводящей флоэмы одноцветной пихты передки ветвистые склериды. Наиболее длинные склериды встречаются у кавказской пихты.

Отдельные клетки тяжелой, а иногда и лучевой паренхимы сильно увеличиваются в размерах, приобретая при этом сферическую форму, и заполняются красновато-бурым содержимым, состоящим из смеси фенольных соединений, танинов, смол. На срезах, сделанных с фиксированного материала, клетки обычно пустые. Из-за присутствия слизи эти клетки называют слизевыми (Moeller, 1882). Наличие слизевых клеток — наиболее характерная особенность вторичной флоэмы пихты, позволяющая использовать этот признак для диагностики рода.

Степень развития слизевых и каменистых клеток коррелирует с некоторыми биологическими особенностями исследованных видов.

А. А. Никитин (1961) считает возможным рассматривать слизевые клетки как «приспособление, способствующее лучшему накоплению и сохранению влаги» в растении (стр. 163). Высокое содержание слизевых клеток характерно для наиболее влаголюбивой (Качалов, 1970) кавказской пихты, твердый луб у которой развит очень слабо (рис. 2, А). Мощное развитие твердого луба — отличительный признак засухоустойчивых видов (*A. pinsapo*, *A. numidica*) (рис. 2, Б). У этих пород слизевые клетки обильны лишь в первичной коре молодых побегов, во вторичной флоэме стволов их мало. В коре *A. cephalonica*, *A. concolor*, *A. sibirica*, более морозоустойчивых по сравнению с видами, перечисленными выше, степень развития слизевых и каменистых клеток примерно одинакова (рис. 2, В). Присутствие слизевых клеток и развитие твердого луба, по мнению П. Б. Раскатова (1968), обуславливают высокие защитные функции коры пихты.

Для жизни дерева огромное значение имеет способность к выделению смолы. Смоловыделение представляет собой не только ответную реакцию организма против неблагоприятных последствий механических повреждений. Оно повышает также устойчивость против заболеваний различной этиологии и обеспечивает возможность существования в суровых климатических условиях (Greguss, 1955; Яценко-Хмелевский, 1954; Крамер, Козловский, 1963).

Наиболее мощную систему защиты приобрела кора сибирской пихты, в которой кроме слизевых клеток и смоляных каналов, расположенных в долго сохраняющейся первичной коре, в периферических слоях луба, иногда непосредственно в феллодерме, с возрастом возникают замкнутые смоловместилища, которые, разрастаясь, приподнимаются над поверхностью коры в виде крупных желваков (Иванов, 1961; Никитин, 1961; Раскатов, 1968). Одиночные мелкие смоловместилища формируются также у кавказской пихты (рис. 2, А).

Несмотря на установленные анатомические различия, возможность видовой диагностики пихты по строению коры сомнительна, так как большинство исследованных признаков характерно не для одного, а для целой группы видов. Количественный анализ также не дает положительных результатов, ибо размеры элементов и их содержание в коре варьируют не только у разных деревьев, но и в образцах, взятых с одного дерева.

Отсутствие в древесине специализированной смоловыделительной системы, коррелирующее с развитием довольно скудной древесинной паренхимы и наличием гомогенных сердцевинных лучей, состоящих из однородных толстостенных паренхимных клеток, ксилотомисты

(Greguss, 1955, Яценко-Хмелевский, 1954; Будкевич, 1961; Чавчавадзе, 1967) считают признаками низкой эволюционной организации проводящего аппарата сосновых, присущей родам *Abies*, *Keteleeria*, *Pseudotsarix*.

Вследствие гетерохронного развития, между структурными признаками древесины и вторичной флоэмы пихты нет полной корреляции. В отличие от древесины, в коре исследованных видов имеется

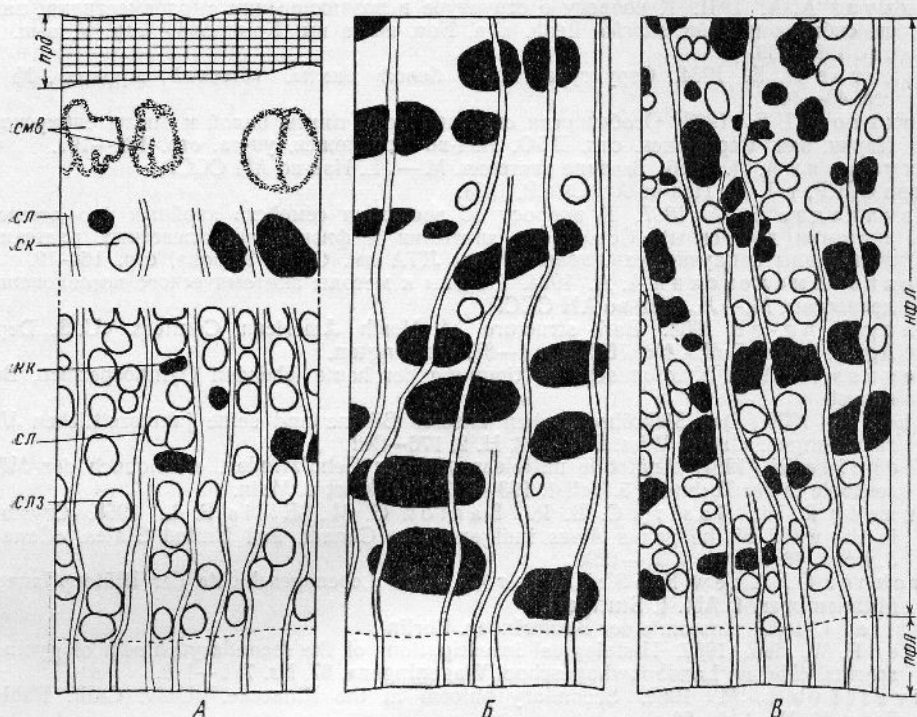


Рис. 2. Схема строения коры *A. nordmanniana* (А), *A. numidica* (Б), *A. concolor* (В): прд — перидерма, нфл — проводящая флоэма, нфл — непроводящая флоэма, смв — смоловместилища в периферической зоне непроводящей флоэмы, сл — сердцевинные лучи, слз — слизевая клетка, нк — каменистые клетки

явная тенденция к образованию гетерогенных лучей, клетки которых не только физиологически, но и морфологически разнородны. Лишь у *A. pinsapo*, в древесине которой встречаются редкие лучевые трахеиды (Greguss, 1955), структурная эволюция древесинных лучей несколько опередила эволюцию сердцевинных лучей флоэмы, сохранивших гомогенный характер.

Если древесинная паренхима пихты не способна трансформироваться в смоловыделительную ткань, то в коре потенциально любая клетка тяжевой, реже лучевой паренхимы может стать смоловыделительной слизевой клеткой. Помимо этого во вторичной коре могут возникнуть схизогенным путем из дилатированных клеток тяжевой паренхимы и более крупные смоловместилища, в формировании которых, однако, никогда не участвуют клетки сердцевинных лучей.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Будкевич Е. В. 1961. Древесина сосновых. М.—Л., Изд-во АН СССР.  
 Деревья и кустарники СССР, т. I. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949.  
 Качалов А. А. 1970. Деревья и кустарники. М., «Лесная промышленность».

- Иванов Л. А. 1961. Биологические основы добывания терпентина в СССР. М.—Л., Гослесбумиздат.
- Лотова Л. И. 1969. Структурные изменения вторичного дуба сосен в связи с образованием корки. «Вестн. Моск. ун-та», биология, почвоведение, № 6, стр. 53—62.
- Лотова Л. И. 1970. Сходство и различия в анатомической структуре коры лиственницы, ели, лжетсуги. «Вестн. Моск. ун-та», биология, почвоведение, № 6, стр. 29—36.
- Крамер П., Козловский Т. 1963. Физиология древесных растений. М., Гослесбумиздат.
- Никитин А. А. 1961. К вопросу о структуре и возникновении смолосместилищ пихты сибирской *Abies sibirica* Ledb. «Тр. Бот. ин-та им. Комарова», сер. V, вып. 9, стр. 159—168.
- Раскатов П. Б. 1964. Структура коры белой пихты. «Лесной журнал», № 3, стр. 40—44.
- Раскатов П. Б. 1968. Особенности строения коры пихты белой и пихты сибирской. Научн. зап. Воронежск. отд. ВБО. Изд-во Воронежск. ун-та, стр. 184—191.
- Тахтаджян А. Л. 1956. Высшие растения. М.—Л., Изд-во АН СССР
- Флора СССР, т. I. Л., Изд-во АН СССР, 1934.
- Чавчавадзе Е. С. 1967. К вопросу об эволюции семейств хвойных (по данным анатомии древесины) Сообщ. по анатомии и физиологии древесных растений. Материалы к научно-техн. конференции ЛТА им. С. М. Кирова, стр. 16—19.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1954. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Chang Ying-ре 1954. Bark structure of North American Conifers. «U.S. Dept. Agric., Techn. Bull.», No. 1095, pp. 1—87 Washington.
- Greguss P 1955. Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest.
- Huber B. 1939. Das Siebröhrensystem unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen. «Jahrb. Wiss. Bot.», 88, H. 2, 176—242.
- Holdheide W. 1951. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden. «Handbuch der Mikroskopie in der Technik», 5, Teil 4, 193—367 Frankfurt a. Main.
- Kennedy R. W., Sastry C. B. R., Barton G. M., Ellis E. L. 1968. Crystals in the wood of the genus *Abies* indigenous to Canada and United States. «Canad. J. Bot.», 46, No. 10, 1221—1228.
- Kirchner O., Loew E., Schröter C. 1908. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. 1, Abt. I. Stuttgart.
- Moeller J. 1882. Anatomie der Baumrinden. Berlin.
- Outer R. W. den. 1967. Histological investigations of the secondary phloem of gymnosperms. «Meded. Landbouwhogeschool Wageningen», 67, Nr. 7, 1—119.
- Srivastava L. M. 1963. Secondary phloem in the Pinaceae. «Univ. Calif. Publ. Bot.», 36, No. 1, 1—69.
- Strasburger E. 1891. Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in der Pflanzen. Histologische Beiträge, H. 3. Jena.

Поступила в редакцию  
21.3 1970 г.

Кафедра  
высших растений