

Л. И. ЛОТОВА

АНАТОМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ КОРЫ АРАУКАРИЕВЫХ

Для выявления родственных отношений между семействами хвойных необходимо изучение большого числа морфолого-биологических и анатомических признаков. Морфологические особенности, свойственные представителям семейства *Araucariaceae*, позволяют рассматривать это семейство как связующее звено между вымершими голосеменными и ныне живущими хвойными, достигшими высокой степени эволюционного развития. По наличию во вторичной древесине трахеид с очередной 3—4-рядной поровостью, отсутствию торуса в окаймленных порах араукариевые обнаруживают сходство с кордаитами (Яценко-Хмелевский, 1954; Greguss, 1955; Тахтаджян, 1956), по внешнему облику некоторые из них напоминают лебахисвые (Комарницкий и др., 1975), по строению однорядных гомогенных древесинных лучей, состоящих из клеток с тонкими гладкими стенками, и общности ареалов они сходны с ногоплодниковыми (*Podocarpaceae*), а в серологическом отношении — с сосновыми (*Pinaceae*) (Greguss, 1955).

О строении коры араукариевых сведения очень скудны. Краткое описание некоторых топографических и гистологических особенностей первичной и вторичной коры *Araucaria cunninghami* G. Don. и *Dammara robusta* Moore (*D. macrophylla* Lindl.) приведены И. Мёллером (Moeller, 1882). Расположение и структура склеренд в побегах нескольких видов араукарии и агатиса описаны индийскими ботаниками (Rao, Malaviya, 1964; Rao, Sharma, 1968).

Ниже изложены результаты изучения анатомического строения коры араукарии и агатиса. Исследована кора молодых побегов *Aghatis australis* (Lamb.) Steud из оранжереи Ботанического сада МГУ; образцы стволовой коры *A. loranthifolia* Salisb., привезенные из Малайи, и *Araucaria araucana* (Molina) O. Koch., привезенные из Чили, получены из Музея БИН им. В. Л. Комарова в Ленинграде, а *Ar. bidwillii* Hook. — из Батумского ботанического сада.

Молодой побег агатиса ребристый (рис. 1, А). Под клетками эпидермиса с сильно утолщенными минерализованными наружными стенками находятся тужи толстостенных почти не одревесневших волокон. Отдельные волокна расположены также по всей толще первичной коры среди паренхимных клеток неправильной формы. Многие из них запол-

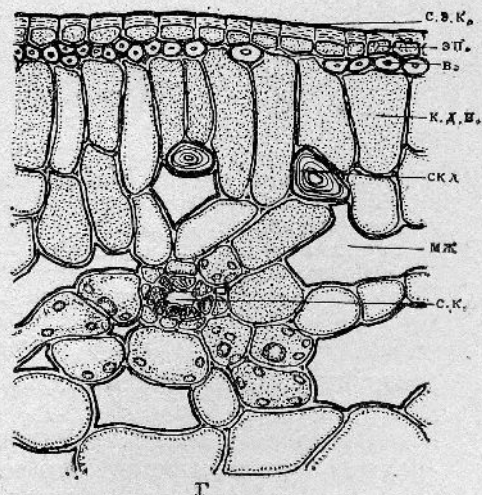
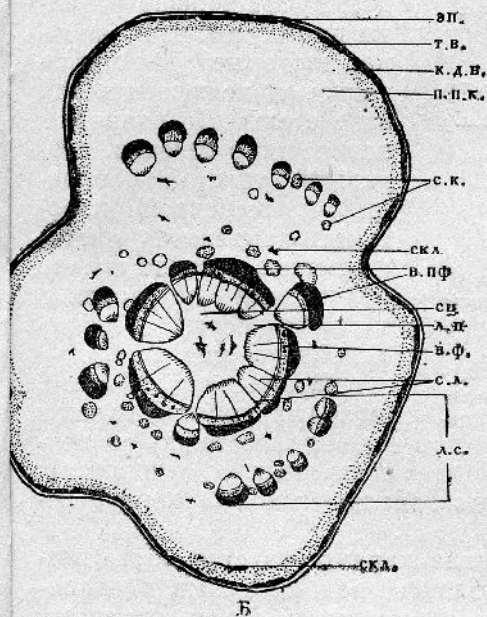
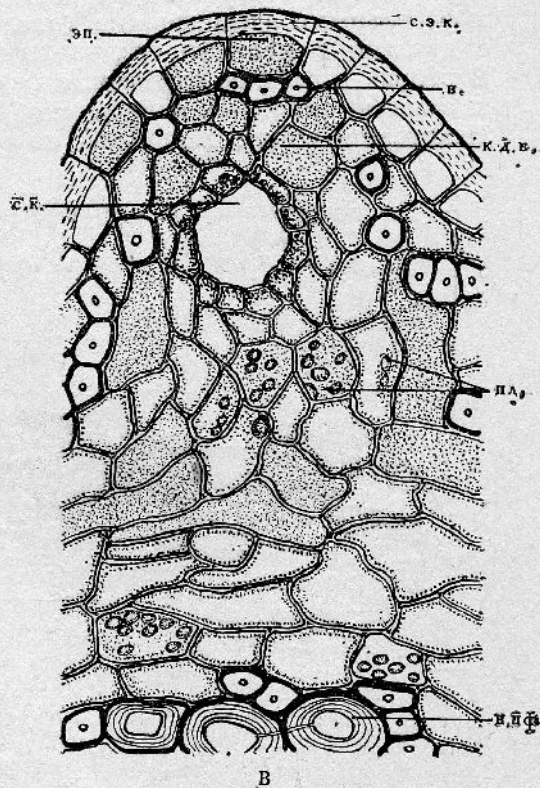
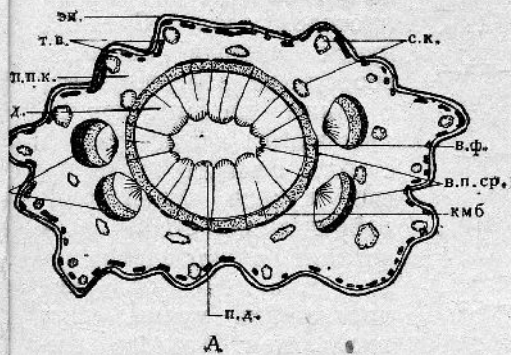


Рис. 1. Строение молодых стеблей *Aghatis australis* (А, Б) и *Araucaria bidwillii* (Б, Г): А, Б — схемы строения стебля, В, Г — строение первичной коры; эп — эпидермис, с.э.к. — минерализованные стенки эпидермальных клеток, т.в. — субэпидермальные тяжи волокон, в — волокна первичной коры, в.пф. — волокна протофлоэмы, п.п.к. — паренхима первичной коры, пл — пластиды, мж — межклетник, к.д.в. — клетки с дубильными веществами, кмб — камбий, в.ф. — вторичная флоэма, в.д. — вторичная древесина, п.д. — первичная древесина, с.к. — смоляные каналы, сц — сердцевина, л.с. — листовые следы, л.п. — листовые прорывы, скл. — склериды, в.п.ср. — волокна протофлоэмы

нены красновато-бурым содержимым, богатым дубильными веществами и фенольными соединениями (рис. 1, В). Нередко встречаются клетки с друзами и мелкими одиночными кристаллами оксалата кальция. В ребрах и в более глубоких слоях первичной коры расположены вертикальные смоляные каналы с обкладкой из крахмалоносных клеток. Некоторые клетки первичной коры и сердцевинные склерифицированы.

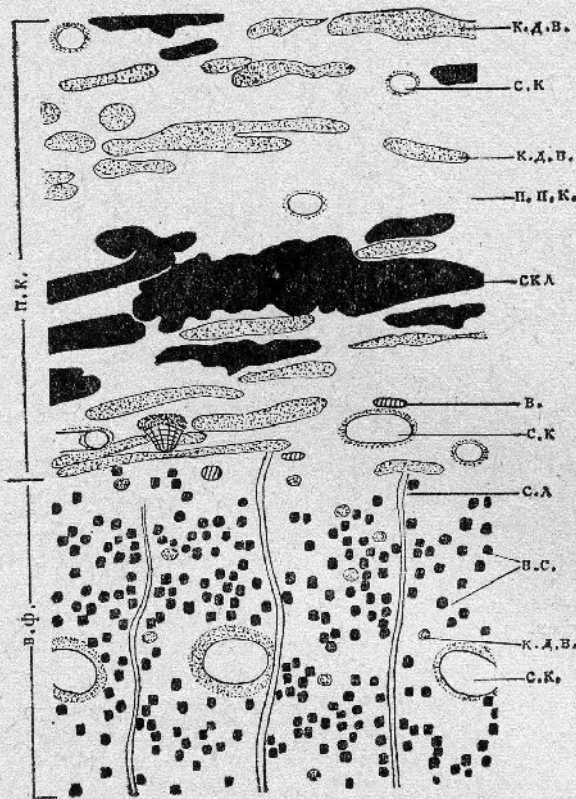


Рис. 2. Схема строения створовой коры *Araucaria bidwillii*: п.к. — первичная кора, в.ф. — вторичная флоэма, с.к. — смоляные каналы, п.п.к. — паренхима первичной коры, к.д.в. — клетки с дубильными веществами, в — волокна первичной коры, в.с. — волокнистые склереиды, с.л. — сердцевинный луч

ситовидных и паренхимных клеток, часто заполненных дубильными веществами.

Молодой стебель араукарии Бидвилла характеризуется более широкими субэпидермальными тяжами волокон, под которыми расположен 2—4-рядный слой клеток с бурым содержимым. Многочисленные смоляные каналы приурочены главным образом к средней и внутренней зонам первичной коры.

Листовой след у араукарии многопучковый (рис. 1, Б). Склереиды с оболочками, инкрустированными мелкими кристаллами щавелевокислого кальция, встречаются не только в первичной коре (рис. 1, Г) и в сердцевине, но и во вторичной флоэме.

Первичная кора у араукарии сохраняется и в старых стволах, сос-

Средняя жилка в основании листовой пластинки состоит обычно из пяти пучков. Перед вхождением в стебель они соединяются в двухпучковый листовой след. Средний пучок иногда остается свободным и соединяется с одним из двух пучков листового следа уже в стебле. Вхождение листовых пучков в центральный цилиндр стебля происходит значительно ниже узла. На большом протяжении пучки идут вдоль центрального цилиндра, не образуя листовых прорывов. В каждом пучке хорошо развиты протофлоэмные волокна, которые находятся также в периферической зоне стелы. По размерам поперечного сечения, слоистости толстой оболочки, пересеченной поровыми каналами, протофлоэмные волокна сильно отличаются от волокон кортикального происхождения (рис. 1, В).

Вторичная флоэма молодых побегов состоит преимущественно из тонкостенных элементов:

ми
ки
ия.
ер-
жк.
ны.
ос-
та-
из-
ж-
ое-
ый
ий
ся
ся
ов
в
го-
ль-
ро-
ни-
ом
гут
ди-
пи-
ж-
ви-
ок-
гся
кой
ам
по-
оч-
ро-
то-
но
кон
ис-
ма
зит
он-
ов:
ве-
ни-
по-
ые
ей
ды
ис-
в
ос-

тавляя широкую зону, окруженную снаружи мощно развитой пробкой, сложенной тонкостенными клетками. Активные процессы склерификации, приводящие к образованию огромных скоплений склереид, обуславливают механическую прочность первичной коры (рис. 2). В коре

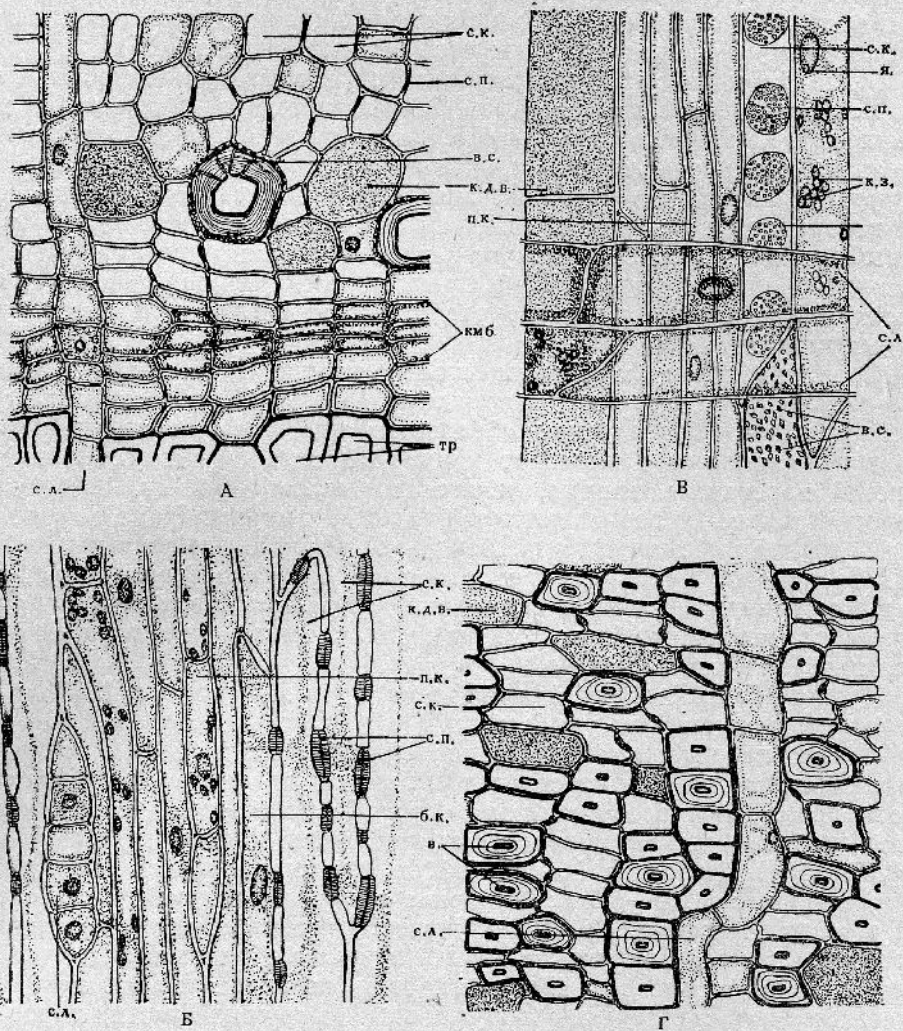


Рис. 3. Вторичная флоэма араукариевых. А — поперечный, Б — тангентальный, В — радиальный срезы флоэмы *Araucaria bidwillii*, Г — поперечный срез флоэмы *Aghatis loranthisfolia*, с.к. — ситовидные клетки, с.п. — ситовидные поля, к.д.в. — клетки с дубильными веществами, п.к. — клетки тяжевой паренхимы, б.к. — «белковая» клетка, с.л. — сердцевинные лучи, в.с. — волокнистые склереиды, в — волокна, я — ядро, к.з. — крахмальные зерна, к.м.б. — камбий, тр — трахеиды

много клеток с дубильными веществами и смоляных каналов, проходящих в разных направлениях и часто соединяющихся между собой.

Вторичная флоэма в стволе араукарии состоит из ситовидных клеток, тяжелой паренхимных элементов, длинных волокнистых склереид и смоляных, обычно вертикальных, каналов. В прилегающей к камбию проводящей флоэме элементы расположены более или менее радиальными рядами.

Ситовидные клетки длиной 2—2,5 мм в поперечном сечении обычно прямоугольные или многоугольные с многочисленными округлыми или угловатыми ситовидными полями, расположенными равномерно по всей длине радиальной стенки (рис. 3, А, В). Клетки Страсбургера, или «белковые» клетки, физиологически связанные с ситовидными элементами и аналогичные в этом отношении сопровождающим клеткам покрытосеменных растений, находятся в тяжелой паренхиме (рис. 3, Б).

В периферической зоне проводящей и в непроводящей флоэме ситовидные клетки более широкие, чем близ камбия. Правильность их расположения, как правило, нарушается вследствие сильного разрастания отдельных паренхимных клеток, заполняющихся дубильными веществами, и образования волокнистых склереид, размеры поперечного сечения которых значительно больше, чем ситовидных клеток. Кроме крупных паренхимных клеток, приуроченных к склерифицирующимся элементам, в непроводящей флоэме имеются также тяжи узких, довольно коротких паренхимных клеток, расположенных группами среди ситовидных клеток.

Сердцевинные лучи преимущественно низкие, высотой в 1—6 клеток (60—200 мкм), гомогенные, однорядные (рис. 3, Б). Клетки лучевой и тяжелой паренхимы, а также «белковые» клетки после отмирания ситовидных элементов выполняют крахмалоносную функцию. Из клеток тяжелой паренхимы, видимо, лизигенным путем (Moeller, 1882) в непроводящей флоэме возникают вертикальные смоляные каналы (рис. 2).

Волокнистые склереиды длиной 3—4 мм часто расщеплены на концах. Они имеют очень толстую слоистую одревесневшую оболочку с многочисленными поровыми каналами. Наружные слои оболочки инкрустированы мелкими кубическими или ромбическими кристаллами оксалата кальция (рис. 3, В).

Существенных различий в строении коры *Araucaria bidwillii* и *Ar. araucana* обнаружить не удалось.

Агатис характеризуется мощной склерификацией первичной коры, сохраняющейся и в старых стволах, и особым типом строения вторичной флоэмы, даже непроводящая зона которой сохраняет тенденцию к расположению элементов радиальными рядами. Волокнистых склереид у *Aghatis loranthifolia* нет. Механическую функцию выполняют многочисленные длинные (2,5—5,5 мм) волокна с гладкой толстой, часто слоистой оболочкой (рис. 3, Г). Одревеснение затрагивает только срединную пластинку и самые наружные слои вторичной оболочки. Оболочки волокон не минерализованы. Инкрустированную оксалатом кальция стенку имеют лишь склереиды, образующиеся в наружной части непроводящей флоэмы. Мелкие одиночные кристаллы встречаются в клетках тяжелой паренхимы. Сердцевинные лучи немногочисленные гомогенные, однорядные, высотой 2—9 клеток (440—1260 мкм). Смоляных каналов у исследованного вида агатиса мало.

В структуре коры араукариевых сочетаются признаки, встречающиеся и у представителей других семейств хвойных. Так, длительное сохранение первичной коры и обилие клеток с дубильными веществами характерны для пихты (*Abies*) (Иванов, 1961; Лотова, 1971). Как и у араукариевых, у большинства родов сосновых, за исключением сосны (*Pinus*), происходит склерификация паренхимных клеток (Лотова, 1975а), а у лиственницы (*Larix*) и жетсуги (*Pseudotsuga*) из клеток веретенной паренхимы (Srivastava, 1963) образуются длинные волокнистые склереиды (Лотова, 1970). Для сосновых характерно также отложение в клетках тяжелой паренхимы кристаллов оксалата кальция, что наблюдается, хотя и в слабой степени, у агатиса.

Образование специализированных волокон свойственно не только агатису, но и представителям всех семейств хвойных, кроме сосновых. Минерализация стенок механических элементов — признак, отмеченный у араукариевых, происходит также и у тисовых (Taxaceae), причем наиболее сильно этот процесс выражен у *Torreya*.

Вертикальные смоляные каналы во вторичной флоэме встречаются среди кипарисовых у *Thuja*, а более или менее вытянутые лизигенные смолоносные полости, возникающие вследствие преобразования тяжелой паренхимы, — у *Cupressus*, *Chamaecyparis*, *Juniperus*.

Благодаря такому сочетанию разнообразных признаков тип строения вторичной флоэмы, свойственный араукариевым, мы имеем основание рассматривать как исходный для структурной эволюции этой ткани у остальных хвойных растений (Лотова, 1975б).

ЛИТЕРАТУРА

- Иванов Л. А. 1961. Биологические основы добывания терпентина в СССР. М.—Л. Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А. 1975. Систематика растений. М.
- Лотова Л. И. 1970. Сходство и различия в анатомической структуре коры листовницы, ели и лжетсуги. — «Вестн. Моск. ун-та. Биол., почв.», № 6, 29—36.
- Лотова Л. И. 1971. Анатомическая структура коры некоторых видов пихты. — «Вестн. Моск. ун-та. Биол., почв.», № 3, 50—56.
- Лотова Л. И. 1975а. О корреляции анатомических признаков древесины и луба в семействе сосновых. — «Вестн. Моск. ун-та. Биол., почв.», № 1, 41—51.
- Лотова Л. И. 1975б. Направленная структурной эволюции вторичной флоэмы хвойных. — «Тезисы докл. на XII Международн. Бот. конгр.», т. 1. Л., с. 255.
- Тахтаджян А. Л. 1956. Высшие растения. М.—Л.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1954. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.—Л.
- Greguss P. 1955. Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest.
- Moeller J. 1882. Anatomie der Baumrinden. Berlin.
- Rao A. R., Malaviya M. 1964. The distribution, structure and ontogeny of sclereids in some species of *Araucaria*. — «Proc. Nat. Inst. Sci. India», 30, N 1, 25—35.
- Rao A. R., Sharma Manju. 1968. On the sclereids of three species of *Aghatis*. — «Proc. Nat. Inst. Sci. India», 34, N 5, 244—253.
- Srivastava L. M. 1963. Secondary phloem in the Pinaceae. — «Univ. Calif. Publ. Bot.», 36, N 1, 1—69.

Поступила в редакцию
13.4 1976 г.

Биологический факультет,
кафедра высших растений

L. I. Lotova

ANATOMICAL FEATURES OF THE BARK OF ARAUCARIACEAE

The secondary phloem of Araucariaceae is characterized by the presence of fibers, fiber sclereids and resin canals. The albuminous cells and large cells with tannic substance are concentrated in the axial parenchyma. The parenchyma cells in nonconducting phloem dilate and sclerify actively. The phloem rays are low and homogeneous. The cortex preserves for a long time. *Aghatis* is characterized by numerous fibers with non-lignified smooth walls. The thick lignified walls of fiber sclereids of *Araucaria* and sclereids of both these genera are encrusted by small crystals of calcium oxalate. Having summarized the results of our own investigations dealing with the secondary phloem of conifers, we suppose that the phloem structure of Araucariaceae one can consider an initial type for the structural evolution of this tissue in the Coniferales.