

АНАТОМИЯ ПОБЕГОВ ДВУХ ЖИЗНЕННЫХ ФОРМ МОЖЖЕВЕЛЬНИКА

Л. И. Лотова

Большое разнообразие жизненных форм современных растений обусловлено приспособлением их к определенным условиям среды. При этом, как пишет А. Л. Тахтаджян (1954), «...эволюция покрытосеменных растений шла от деревьев через кустарники к многолетним и однолетним травам и сопровождалась значительными изменениями структуры осевых органов» (стр. 183)

Травы и кустарники отличаются от родственных им деревьев сильной паренхиматизацией тканей, сравнительно слабым развитием механической системы, укорочением всех элементов, слагающих проводящий цилиндр стебля и корня. Эти особенности анатомического строения трав и кустарников обусловлены деятельностью камбия, активность которого в процессе эволюции покрытосеменных постепенно снижалась (А. Л. Тахтаджян, 1948)

Кустарники встречаются не только среди цветковых растений. Они имеются и в типе голосеменных, хотя подавляющее большинство голосеменных — деревья. Так, некоторые виды родов *Pinus*, *Taxus*, *Juniperus*, относящихся к самому многочисленному и широко распространенному порядку хвойных (Coniferales), тоже характеризуются кустарниковой формой роста.

В этом отношении особенно интересен род *Juniperus* (семейство Cupressaceae). Из 21 вида этого рода, произрастающего в СССР, большинство представлено высокими деревьями. *Juniperus oxycedrus* L. и *J. polycarpus* C. Koch. могут расти и в форме дерева и в форме куста («Деревья и кустарники СССР», 1949; «Флора СССР», 1934). *J. sabina* L., *J. litoralis* Maxim., *J. sibirica* Burgsd., *J. pseudosabina* F et M. и др. — как правило, низкорослые или стелющиеся кустарники.

В настоящее время мы не располагаем сведениями об особенностях микроскопического строения побегов кустарников по сравнению с близкими к ним в систематическом отношении древовидными формами в типе голосеменных. Между тем подобные исследования имеют большое значение для разрешения важной биологической проблемы — эволюции проводящего аппарата высших растений.

Анатомическое строение побегов можжевельника в литературе освещено очень слабо. Лучшее изучено древесина, описание которой дается во всех ксилотомических определителях (В. Е. Вихров, 1959; А. Ф. Гаммерман, А. А. Никитин и Г. Л. Николаева, 1946; P. Greguss, 1955). Наибольший интерес представляют работа Е. В. Будкевич (1934), подробно исследовавшей древесину 9 отечественных видов можжевельника, и руководство по определению древесины голосеменных, составленное Грегушем (P. Greguss, 1955). Краткие сведения о строении коровой части побегов можжевельника (*J. communis* L., *J. virginiana* L., *J. sabina* L.) имеются в работе Мёллера (J. Möller, 1882)

В настоящем сообщении излагаются результаты анатомического анализа коры и древесины ветвей трех видов можжевельника. *J. excelsa* М. В., *J. oxycedrus* L., *J. sabina* L.

Высокий можжевельник (*J. excelsa*) представляет собой дерево высотой до 15 м. Красный, или колючий, можжевельник (*J. oxycedrus*) — кустарник или небольшое дерево высотой до 6 м. Оба вида распространены в Крыму и на Кавказе. Благодаря своей декоративности культивируются в садах и парках засушливого юга, где они встречаются и в диком состоянии. Древесина, обладающая высокой прочностью и твердостью, пригодна для различных столярных изделий и изготовления карандашей (В. Е. Вихров, 1959; «Деревья и кустарники», 1939)

Казацкий можжевельник (*J. sabina*) — декоративный стелющийся кустарник, имеющий лесомелиоративное значение (для закрепления склонов невысоких гор) Встречается в горах Южной и Средней Европы, Малой Азии, в Крыму, на Кавказе, Алтае, в степях Европейской части СССР, где приурочен к сухим каменистым почвам («Деревья и кустарники», 1939; «Деревья и кустарники СССР», 1949; «Флора СССР», 1934).

Материал был собран нами весной 1958 г. в Никитском ботаническом саду. Исследования проводили на боковых ветках 13- и 20—23-летнего возраста, зафиксированных в смеси равных объемов спирта и глицерина.

На поперечных срезах изучали общую топографию тканей побегов, измеряли ширину годичных колец древесины, а также диаметр и толщину стенок трахеид и лубяных волокон с помощью окулярного микрометра АМ9-2М. Длину трахеид, камбияльных и ситовидных клеток, лубяных волокон измеряли на мацерированном материале. Размеры сердцевинных лучей и число их на единицу площади определяли на тангентальных срезах древесины. Цифровой материал был обработан вариационно-статистическим методом. Средние арифметические показатели, приведенные в таблицах, получены из 30—50 измерений.

В центре побега можжевельника находится сердцевина треугольной формы, от вершин которой под углом 120° отходят три первичных сердцевинных луча, слегка расширенных в основании.

Годичные кольца древесины узкие, извилистые, неравномерной толщины. У красного и высокого можжевельника границы годичных приростов хорошо заметны на всех срезах. У казацкого можжевельника годичные кольца могут образовываться иногда лишь на одной стороне ветви, что обуславливает сильную эксцентричность строения и появление широкой зоны креновой древесины.

Древесина состоит из трахеид, тяжелой паренхимы и сердцевинных лучей. Трахеиды ранней и поздней древесины по длине различаются мало. Тенденция к некоторому укорочению поздних трахеид имеется у красного можжевельника, в отличие от высокого, у которого наблюдается удлинение поздних трахеид. Толщина оболочек поздних трахеид больше, а радиальный диаметр их меньше, чем у ранних трахеид годичного кольца (табл. 1). Очень часто встречается спиральная штриховатость оболочек.

Окаймленные поры однорядные, расположенные преимущественно на радиальных стенках.

Древесинная паренхима довольно обильная, диффузная или приуроченная к поздней части годичного кольца, где располагается тангентальными полосками.

Серцевинные лучи гомогенные, однорядные, высотой от 1 до 8 клеток, чаще всего их 2—3. На полях перекреста клеток лучевой паренхимы с трахеидами имеются 1—3 купрессоидные поры.

Смоляных ходов нет. Смола встречается в клетках лучевой паренхимы и в трахеидах.

Е. В. Будкевич (1934) считает, что древесина красного можжевельника отличается от древесины высокого наличием перегородчатых трахеид (автор называет эти образования многоклеточными трахеидами). При составлении ключа для определения древесины различных видов

Таблица 1

Вид и жизненная форма можжевельника	Возраст в годах	Размеры трахеид в μ						Сердцевинные лучи					
		ранних			поздних			средние размеры по годовичному кольцу			Высота в μ	ширина в клетках	число на 1 мм ²
		длина	радиаль- ный диа- метр	толщина стенок	длина	радиаль- ный диа- метр	толщина стенок	длина	радиаль- ный диа- метр	толщина стенок			
<i>J. excelsa</i> дерево	13 23	1226,4 1198,2	17,7 21,2	3,1 3,6	1342,8 1266,1	16,1 14,6	4,3 3,4	1284,6 1232,2	16,9 17,9	3,7 3,5	2,1 52,1	17,0	125,7
<i>J. oxycedrus</i> дерево	13 21	1043,0 1285,9	22,9 25,4	4,3 3,8	1036,8 1259,0	12,4 18,7	4,2 4,4	1039,9 1272,4	17,6 22,1	4,3 4,1	2,5 2,7	15,2 13,3	136,1 86,1
кустарник	13 23	1122,6 1432,8	22,0 26,3	3,8 4,1	928,7 1342,8	20,4 16,6	4,5 4,3	1025,7 1387,8	21,2 21,4	4,1 4,2	2,5 2,9	15,3 17,7	129,0 97,2
<i>J. sabina</i> кустарник								790,7	17,3	3,2	1,7	52,3	116,2
тяговая древесина	22—23							634,2	15,5	5,2			
кронева древесина													

можжевельника Грегуш (1955) принимает во внимание характер стенок лучевой паренхимы, число пор на полях перекреста, число трахеид, сердцевинных лучей и клеток лучевой паренхимы на 1 мм².

Как видно из таблицы 1, самые короткие трахеиды имеет казачий можжевельник. В креновой древесине они значительно короче и более толстостенные, чем в тяговой. На поперечном срезе трахеиды креновой древесины нередко характеризуются округлыми, а не четырехугольными очертаниями, в результате чего между клетками возникает межклетники. Подобные особенности креновой древесины были отмечены для ели Касперсоном (G. Casperson, 1959)

Длина трахеид красного можжевельника (табл. 1), по-видимому, не зависит от жизненной формы растения. Нельзя обнаружить каких-либо закономерных изменений и в характере сердцевинных лучей. С возрастом у этого можжевельника немного увеличивается высота и уменьшается число лучей на единицу поверхности.

Отсутствие существенных различий в размерах гистологических элементов древесины у красного можжевельника объясняется тем, что длина веретеновидных клеток камбия у растений, относящихся к одному виду, подвержена наименьшим эволюционным изменениям. С возрастом камбиальные клетки удлиняются, однако увеличение их длины у древовидной формы, по сравнению с кустарниковой, невелико (табл. 2)

Таблица 2

Жизненная форма <i>J. oxycedrus</i>	Возраст побега в годах	Длина камбиальной клетки в μ	Отношение длины прозенхимных клеток луба и древесины к длине камбиальной клетки		
			трахеиды	ситовидные клетки	лубяные волокна
Дерево . .	13	378,3	3,1	1,6	2,2
	21	575,0	2,2	1,8	2,2
Кустарник .	13	424,6	2,4	1,9	2,7
	23	602,7	2,3	1,9	2,3

Производные камбия, дифференцирующиеся в элементы луба и древесины, в дальнейшем сильно вытягиваются, вследствие скользящего роста, интенсивность которого зависит от характера развивающихся клеток.

Несмотря на то, что камбий представляет собой довольно консервативную в эволюционном отношении ткань (В. Е. Вихров, 1952; А. А. Яценко-Хмелевский, 1954), претерпевающую лишь небольшие изменения, возникновение кустарниковой формы связано с ослаблением его деятельности; это выражается в уменьшении числа отложенных камбием элементов. Неслучайно поэтому годовые кольца древесины, а также вся коровая часть побегов у древовидных можжевельников гораздо шире, чем у кустарников (рис. 1) Измерения, проведенные нами, показали, что у деревьев ширина годовых колец древесины в среднем составляет 317,1 μ (высокий можжевельник) и 336,4 μ (красный можжевельник) У красного можжевельника, растущего в форме куста, ширина годовых приростов не превышает 200 μ (в среднем 178,8 μ). Очень узкие кольца древесины образуются у казацкого можжевельника, но измерить абсолютную ширину их невозможно из-за резкой эксцентricности строения.

Кора можжевельника состоит из ситовидных клеток, паренхимных элементов и лубяных волокон. Наиболее короткие ситовидные клетки

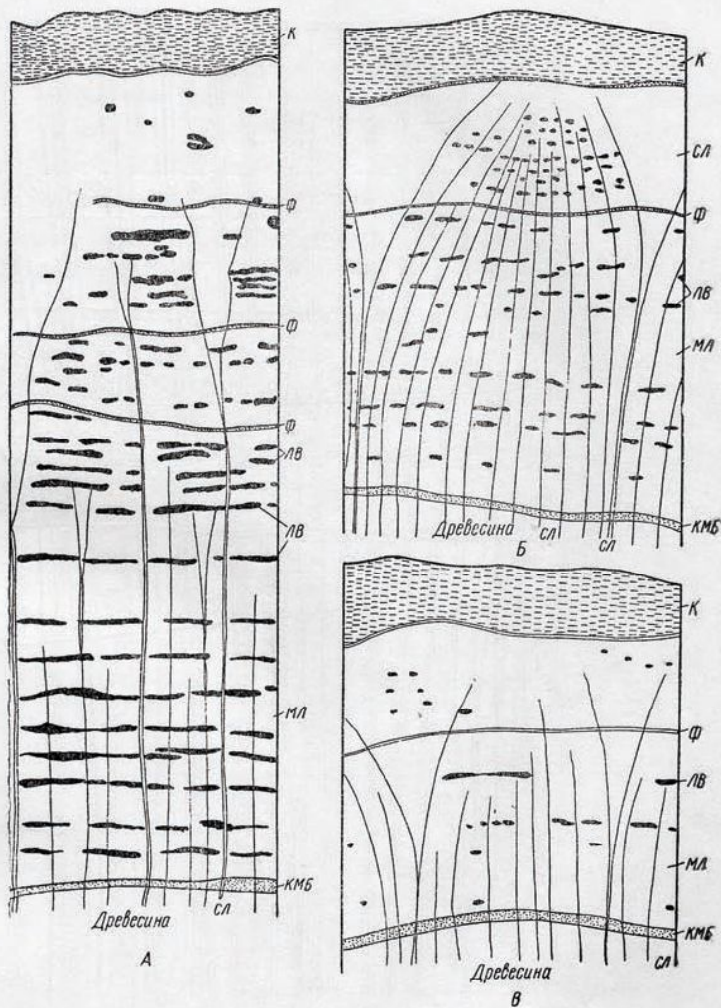


Рис. 1. Схемы строения коры древовидной и кустарниковой форм можжевельника (увел. $4 \times 3,7$). А — *J. oxycedrus* (дерево 20 лет); Б — *J. oxycedrus* (кустарник 20 лет); В — *J. sabina* (кустарник 20 лет): к — корка, ф — феллоген, лв — лубяные волокна, мл — мягкий луб, кмб — камбий, сл — сердцевинные лучи

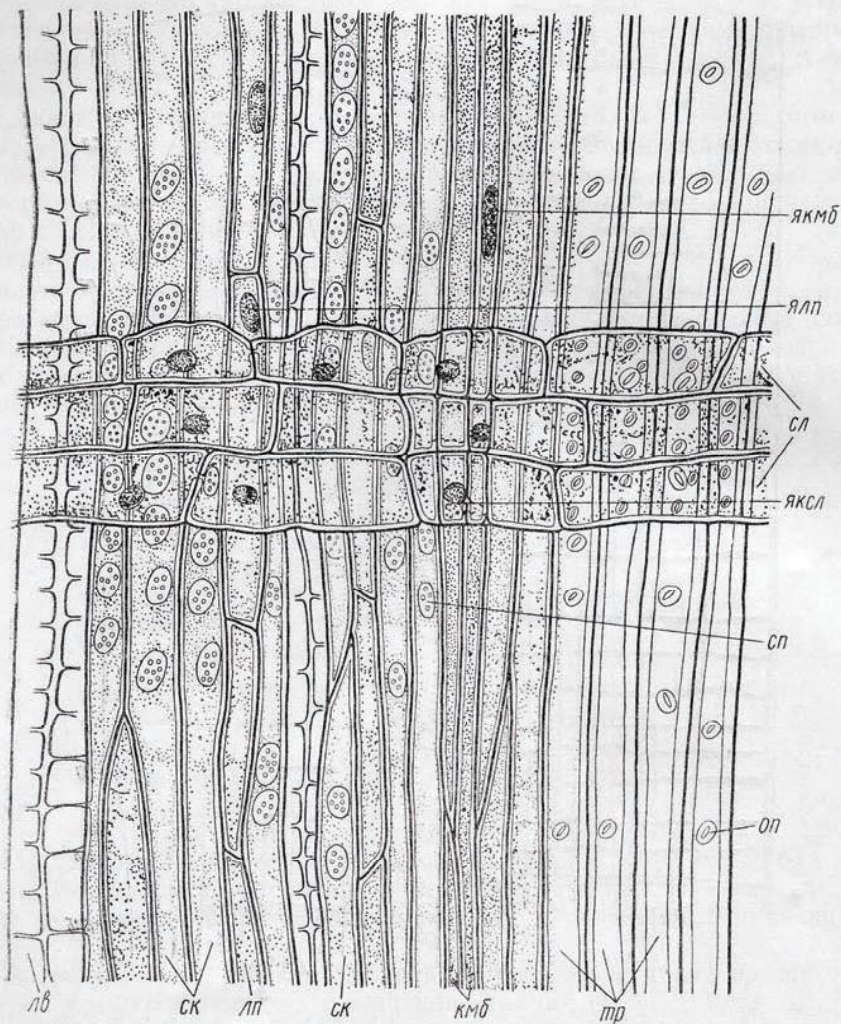


Рис. 2. Радиальный срез коры высокого можжевельника (*J. excelsa*) (увел. 7×40) *тр* — трахеиды, *оп* — окаймленная пора, *кмб* — камбий, *якмб* — ядро камбиальной клетки, *ск* — ситовидные клетки, *сп* — ситовидная пластинка, *лп* — лубяная паренхима, *ялп* — ядро в клетках лубяной паренхимы, *лв* — лубяное волокно, *сл* — сердцевинный луч, *яксл* — ядро клетки сердцевинного луча

имеет казацкий можжевельник. У других видов они довольно длинные, узкопросветные (табл. 3)

Ситовидные пластинки округлые или овальные, расположенные в один ряд на радиальных стенках (рис. 2, 3, А). Лубяная паренхима образует вертикальные тяжи, состоящие из 2—6 удлинненных клеток (рис. 2, 3, А) Сердцевинные лучи слегка расширяются к периферии (рис. 1)

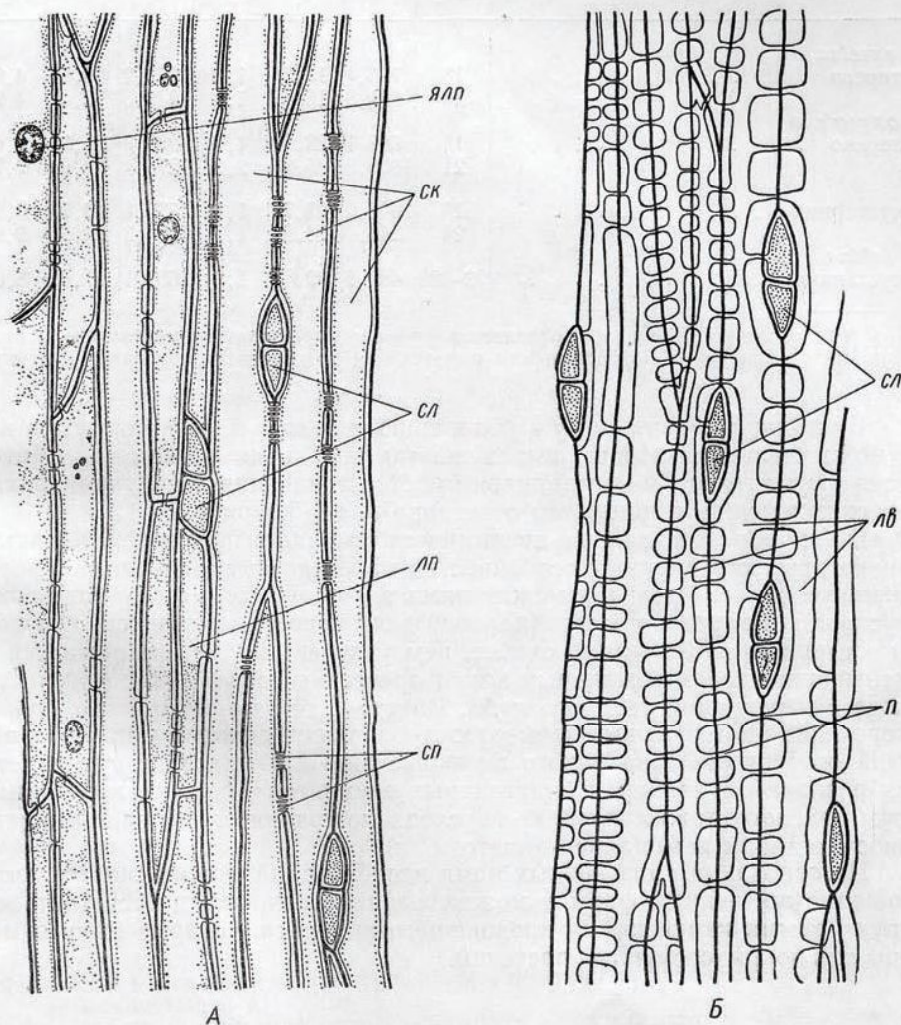


Рис. 3. Тангентальный срез коры высокого можжевельника (*J. excelsa*) (увел. 7×40) А — мягкий луб; Б — твердый луб: ск — ситовидные клетки, сп — ситовидные пластинки, лп — лубяная паренхима, ялп — ядро в клетке лубяной паренхимы, лв — лубяные волокна, п — поровые каналы, сл — сердцевинные лучи

Лубяные волокна двух типов. Одни имеют очень толстые стенки с многочисленными простыми порами (рис. 3, Б). На поперечных срезах поровые каналы идут по диагонали клетки (рис. 4). Во внутренних слоях коры эти волокна располагаются полосами, разделенными лишь сердцевинными лучами (рис. 1, 4). В наружной части коры, где происходит образование корки, правильность рядов лубяных волокон нарушается (рис. 1). Волокна другого типа имеют сравнительно тонкие клеточные стенки и лежат между элементами мягкого луба без особого порядка (рис. 4)

Вид и жизненная форма можжевельника	Возраст побегов в годах	Размеры в μ					
		ситовидных клеток			лубяных волокон		
		длина	диаметр	толщина стенок	длина	диаметр	толщина стенок
<i>J. excelsa</i> дерево	13	795,4	15,5	1,3	979,2	16,5	4,9
	20	641,8	16,0	1,3	849,5	12,5	4,9
<i>J. oxycedrus</i> дерево	13	609,1	23,1	1,7	832,3	21,3	6,6
	21	1060,8	25,2	2,2	1276,4	27,0	9,7
кустарник	13	805,0	21,7	1,7	877,8	23,7	9,9
	23	1143,4	24,9	1,7	1374,3	21,8	9,9
<i>J. sabina</i> кустарник	22—23	487,5	22,6	1,2	652,1	21,8	8,0

Примечание. Размеры определялись на мацерированных элементах самых внутренних участков коры. Возраст побега определялся по годичным кольцам древесины.

Благодаря правильному чередованию твердого и мягкого луба в коре можжевельника хорошо выражена тангентальная слоистость. Интересно отметить, что у кустарников имеется тенденция к редукции механических элементов коры, что отчетливо видно на рисунке 1

Таким образом, данные анатомического анализа свидетельствуют о некоторых структурных особенностях побегов двух жизненных форм можжевельника. Различия между ними в микроскопическом строении обусловлены характером камбиальной деятельности, активность которой у кустарников значительно слабее, чем у деревьев. Это выражается в уменьшении ширины годичных колец древесины, объема коровой части побегов и редукции твердого луба. Вместе с тем может происходить и укорочение прозенхимных элементов луба и древесины, что является видовой особенностью казацкого можжевельника. Отсутствие существенных различий в размерах аналогичных элементов у двух жизненных форм красного можжевельника обусловлено сравнительно малой изменчивостью длины камбиальных клеток.

На основании проведенных нами исследований можно сказать, что эволюция жизненных форм у можжевельника сопровождается теми же структурными изменениями проводящего аппарата, которые были отмечены для покрытосеменных растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Будкевич Е. В. 1934. Анатомия некоторых видов рода *Juniperus*. Сов. ботаника, № 6.
- Вихров В. Е. 1952. Строение и физико-механические свойства древесины дуба в связи с условиями произрастания. Изд-во АН СССР, М.
- Вихров В. Е. 1959. Диагностические признаки древесины главнейших лесохозяйственных и лесопромышленных пород СССР. Изд-во АН СССР, М.
- Гаммерман А. Ф., Никитин А. А. и Николаева Г. Л. 1946. Определитель древесины по микроскопическим признакам. Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Деревья и кустарники. 1939. Тр. Гос. Никитского ботанического сада, т. XXII, вып. 1.
- Деревья и кустарники СССР 1949. Т 1. Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Тахтаджян А. Л. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных. Изд-во Моск. об-ва испытат. природы.
- Тахтаджян А. Л. 1954. Вопросы эволюционной морфологии растений. Изд-во Ленингр. гос. ун-та.
- Флора СССР 1934. Т 1. Изд-во АН СССР, М.—Л.

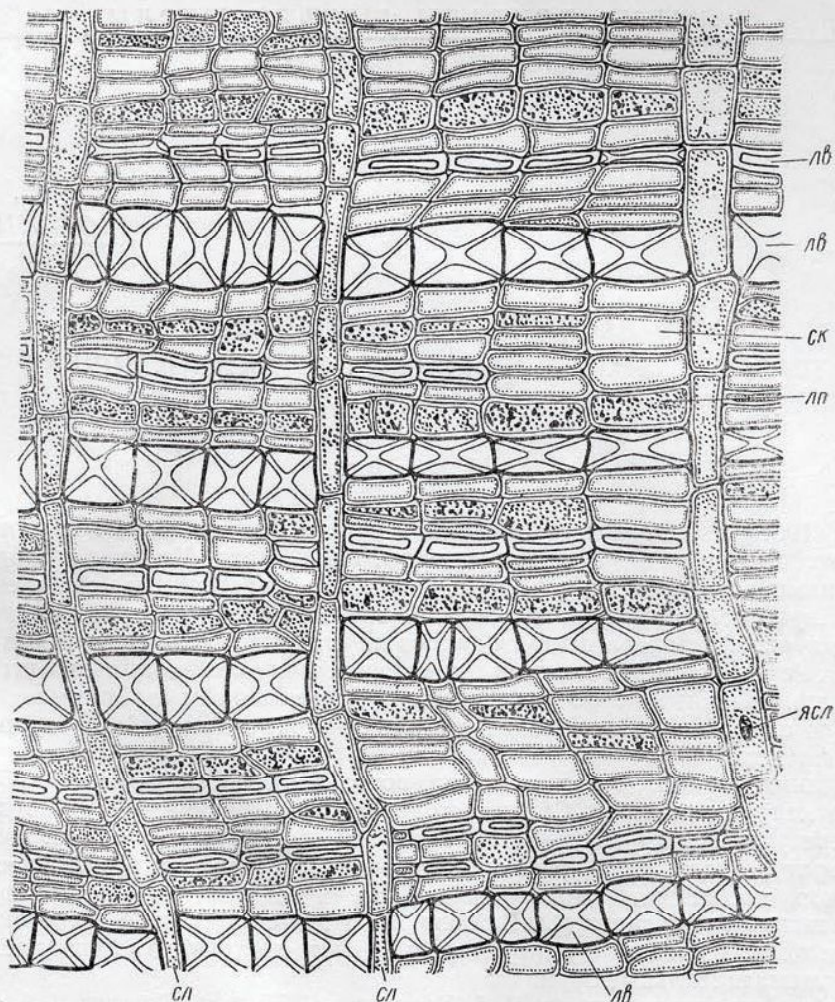


Рис. 4. Поперечный срез коры красного можжевельника (*J. oxycedrus*) (увел. 7×40) ск — ситовидная клетка, лп — лубяная паренхима, лв — лубяные волокна, сл — сердцевинные лучи, ясл — ядро в клетке лучевой паренхимы

- Яценко-Хмелевский А. А. 1954. Основы и методы анатомического исследования древесины. Изд-во АН СССР, М.—Л.
- Casperson G. 1959. Elektronenmikroskopische Untersuchungen des Zellwandaufbaues beim Reaktionsholz der Coniferen. Ber Dtsch. bot. Ges., Bd. 72, № 5—6.
- Greguss P. 1955. Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Academic Kladó. Budapest.
- Möller J. 1882. Anatomie der Baumrinden. Berlin Aufl. J. Springer.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова

Поступила 27 января 1961 г.