

ON THE SOVEREIGNTY OF *AGRIMONIA GRANULOSA* JUS. SPECIES
(ROSACEAE)

S. D. Rumyantsev

Summary

In virtue of original observations in natural conditions, as well as herbarium materials and detailed stem hairs examination in the species of *Pilosae* Skalický series the independent position of *Agrimonia granulosa* was inferred. *A. granulosa* differs from the related species by its ecology and the character of stem hairiness. The species has a restricted area, being noted at the China territory for the first time.

БЮЛ МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. БИОЛ. 1989. Т. 94, ВЫП. 2

УДК 581.824.1:581.824.2

МОРФОЛОГО-ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ ЭВОЛЮЦИИ
ПРОВОДЯЩЕГО АППАРАТА ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Л. И. Лотова

Наиболее достоверную информацию об изменениях анатомического строения растений в процессе их эволюции дает палеоботаника, однако и до сих пор мы не располагаем достаточным фактическим материалом, по которому можно было бы судить об эволюции древесины — ткани, довольно хорошо сохраняющейся в геологических отложениях, а о характере эволюционных преобразований структуры луба палеоботанических сведений очень мало. Не случайно поэтому в исследованиях такого рода большое значение приобрел метод тройного параллелизма, т. е. сопоставление палеоботанических данных с результатами онтогенетического и сравнительно-анатомического анализов представителей современных групп высших растений, которые по ряду морфологических признаков, прежде всего стросию репродуктивных органов, находятся на разных ступенях исторического развития растительного мира. Несоответствие эволюционных уровней морфологической и анатомической организации растений, объясняемое гетеробатмией, создает трудности в изучении эволюции проводящего аппарата и допускает разные решения этой проблемы в зависимости от конкретных задач, стоящих перед исследователем, а также его умения всесторонне рассмотреть фактический материал, накопленный наукой, и правильно интерпретировать полученные результаты.

Анализ анатомических особенностей древесины лиственных пород позволил F. H. Frost (1930, a, b, 1931) составить кодекс примитивности и эволюционной продвинутости признаков ее строения. В этот кодекс, известный также под названием кодекса специализации признаков, позднее были внесены некоторые уточнения и дополнения (Яценко-Хмелевский, 1954).

Согласно кодексу, из исходного типа водопроводящих элементов древесины — трахеиды — в эволюции растений образовались длинные членики сосудов с сильно наклоненными лестничными перфорационными пластинками и лестничной поровостью боковых стенок. Уменьшение длины члеников сосудов как следствие эволюционного укорочения камбиальных инициалей коррелировало с увеличением их диаметров, изменением угла наклона перфорационных пластинок, сокращением числа находящихся на них перфораций, что в итоге привело к появлению простых перфорационных пластинок, занимавших сначала

косое, а затем поперечное положение по отношению к продольным осям клеток. Лестничная поровость боковых стенок в эволюции сосудов преобразовалась в супротивную, а впоследствии — в очередную и беспорядочную.

Исходный тип апотрахеальной тяжевой паренхимы в эволюции древесины дал начало паратрахеальному типу, лучи эволюционировали от гетерогенных (точнее, гетероцеллюлярных — Тахтаджян, 1948) к гомогенным (гомоцеллюлярным).

В нашем столетии были проведены важные исследования, позволившие определить основные направления эволюции древесины хвойных (Jeffrey, 1917; Ярмоленко, 1933; Bailey, 1933; Tirro, 1946; Яценко-Хмелевский, 1954; Будкевич, 1961; Шилкина, Яценко-Хмелевский, 1980; и др.). Наиболее полный кодекс признаков эволюционной специализации этой ткани был опубликован в 1979 г. Е. С. Чавчавадзе. Она отмечает особенности строения трахейд в связи с выполнением ими функций водопроведения и механической, учитывает эволюционные изменения длины трахейд, строение пор, их расположение; описывает структуру лучей, которые, по ее мнению, эволюционировали от простых, не имеющих лучевых трахейд, к сложным, обрамленным лучевыми трахеидами, от низких к высоким; констатирует изменения характера поровости на смежных участках стенок продольных трахейд и клеток лучевой паренхимы от купрессоидной до оконцевой; уделяет внимание очертанию внутренней поверхности стенок лучевых трахейд, расположению и степени развития тяжевой паренхимы; с эволюционных позиций рассматривает появление смолоносной системы, которую А. А. Яценко-Хмелевский (1954) считает важным ароморфозом, значительно усилившим адаптационные возможности хвойных.

Попытки вскрыть характер взаимосвязи признаков строения древесины не по частоте встречаемости, а по функциональным особенностям были предприняты Н. J. Graup (1963) и Г. Б. Кедровым (1967, 1971).

В своих исследованиях оба автора исходят из того, что древесина выполняет две основные функции: проведение воды и механическую. Возникнув как дополнительная, механическая функция древесины стала такой же жизненно необходимой для древесных растений, как и проведение воды; утрата любой из этих функций сделала бы невозможной нормальную жизнь растений.

В древесине, состоящей из трахейд, осуществление обеих функций привело к их дифференциации на ранние и поздние. Проводимость трахейд определяется в большой степени их длиной, размерами полостей, числом и размерами окаймленных пор, механическая прочность — толщиной и одревеснением оболочек, размерами площади контактирования их гладких участков. По представлениям Г. Б. Кедрова (1967), увеличение механической прочности трахейд должно было бы сопровождаться сокращением размеров их полостей, утратой пор, что отрицательно сказалось бы на их водопроводимости. Компенсировать постепенную утрату способности к проведению воды трахеидами могло только образование более специализированных водопроводящих элементов — сосудов.

Проведение воды не только в вертикальном, но также в горизонтальном и тангентальном направлениях возможно лишь при наличии хорошо развитой системы контактов между водопроводящими элементами: трахеидальных, если древесина состоит из трахейд, трахеидально-сосудистых, если связь между сосудами осуществляется через трахеиды, сосудистых, если сосуды связаны между собой, составляя

сложную сеть, как у ясеня. Типы контактов между водопроводящими элементами соответствуют трем уровням организации древесины, характеризующимся постепенным уменьшением доли трахеид в сложении этой ткани, заменой их сосудами и созданием специализированной механической системы, представленной либриформом (Кедров, 1967).

Образование в древесине системы живых клеток, принадлежащих продольной (тяжевой) и лучевой паренхиме, по мнению Г. Б. Кедрова (1971), сделало передвижение воды относительно независимым от транспирационного тока. Паренхимные клетки обладают очень низкой проводимостью. Необходимость быстрой мобилизации сахаров виской, с начала сокодвижения, определяет их обязательную связь с проводящими элементами. В древесине трахеидального уровня организации тяжевая паренхима паратрахеидальная (Braun, Wolkinger, 1970); в древесине, в которой связь между сосудами осуществляется с помощью трахеид, — апотрахеальная; в древесине наиболее высокого эволюционного уровня развития, не имеющей трахеид, но характеризующейся наличием специализированной механической системы, образуется паратрахеальная паренхима, составляющая обкладку вокруг сосудов.

Н. J. Braun (1963) выделил не 3, а 5 ступеней организации древесины, обратив особое внимание на контакты водопроводящих систем двух соседних годовых приростов, тип элементов, составляющих основную массу древесины, и расположение тяжевой паренхимы.

Первая ступень — трахеидальная — отмечена у голосеменных и гомоксилярных двудольных, древесина которых состоит только из трахеид как водопроводящих элементов, тяжевая паренхима паратрахеидальная.

Вторая ступень отличается от предыдущей появлением среди трахеид мелких сосудов, вблизи которых могут дифференцироваться механические элементы; тяжевая паренхима паратрахеидальная и диффузная (пример древесины *Alnus*)

Третья ступень — ограниченно-трахеидальная; ей свойственно наличие либриформа и многочисленных сосудов; в пределах годового прироста сосуды контактируют только с трахеидами, связь между соседними приростами устанавливается путем образования контактов сосудов ранней древесины не только с трахеидами поздней древесины, как у *Quercus*, но и с сосудами, как у *Ulmus*.

Четвертая ступень — сосудисто-волокнистая — отличается от предыдущей отсутствием трахеид, обилием волокон либриформа, между которыми могут быть живые «заменяющие» волокна; контакты только сосудистые (пример древесины *Castanea*)

Пятая ступень — сосудистая — также характеризуется наличием сосудистых контактов как в пределах годового прироста, так и между соседними приростами; полная замена трахеид либриформом приводит к образованию паратрахеальной древесинной паренхимы (пример древесины *Fraxinus*).

Каждая ступень характеризуется несколькими типами строения древесины, которые составляют «экологические ряды». Большое влияние на эволюцию древесины оказывали экологические факторы (Carlquist, 1975). Экологическое значение имеют, в частности, особенности расположения сосудов в пределах годового прироста; в древесинах трех последних ступеней организации встречаются и рассеяннососудистость и кольцесосудистость.

Такой анатомо-функциональный подход, выявляющий связь между элементами древесины, пожалуй, дает больше для понимания эволю-

ции этой ткани как целостной системы, чем ранжировка отдельных признаков по степени их эволюционной продвинутости.

Древесина составляет лишь одну часть проводящего аппарата растений, другая — представлена флоэмой, или лубом. Общее происхождение обеих тканей из прокамбия или производных камбия, осуществление ими функции проведения веществ, хотя и разных по природе и в разных направлениях, обуславливает некоторый параллелизм их структурной эволюции, сочетающийся с функциональной специализацией гистологических элементов (Лотова, 1975). Прежде всего параллелизм проявляется в морфологии проводящих элементов: у всех архегониальных растений трахеидам древесины соответствуют ситовидные клетки луба, трахеиды могут иметь разные типы поровости боковых стенок, а ситовидные клетки — разные варианты расположения ситовидных полей (Лотова, 1985).

В середине текущего столетия К. Esau с соавторами (1953) составила кодекс эволюционной специализации ситовидных элементов, согласно которому их преобразования происходили по существу в тех же направлениях, что и преобразования водопроводящих элементов. Проведенный нами (Лотова, 1985, 1986а, б) анализ литературы о строении ситовидных элементов вымерших и современных архегониальных и цветковых растений подтвердил основные положения этого кодекса и позволил внести в него некоторые дополнения, отражающие особенности ультраструктуры ситовидных полей и характер связи ситовидных элементов с живыми паренхимными клетками (рис. 1).

В эволюции покрытосеменных ситовидные трубки, по-видимому, появились раньше сосудов. Так, у троходендрона, древесина которого представляет собой трахеидаальный уровень организации и состоит из лестничных трахеид, флоэма имеет типичные ситовидные трубки (Jergensen et al., 1975). Известно также, что в надземных органах некоторых однодольных, например у представителей пор. Liliales, ксилема состоит из трахеид, а флоэма — из ситовидных трубок; сосуды у этих растений встречаются только в корнях (Cheadle, 1953; Тахтаджян, 1987).

В 1918 г. L. H. MacDaniels, исследовавший проводящие ткани лиственных древесных пород, попытался выявить корреляцию между типами перфорационных пластинок сосудов и ситовидных пластинок. Из 38 изученных им видов корреляция отмечена только у 12. Отсутствие корреляции, безусловно, объясняется гетеробатмией. Однако интересно, что ни в работе MacDaniels, ни в публикациях других авторов нет ни одного примера, показывающего, что структурная эволюция ситовидных элементов может опережать эволюцию члеников сосудов. Так, не встречается сочетания лестничной перфорации с простой ситовидной пластинкой, а сочетания простых перфораций со сложными ситовидными пластинками довольно обычны (*Acer*, *Malus*, *Quercus*).

Естественно, возникает вопрос о причине этого явления. Ответ на него можно получить, выяснив, имеют ли ситовидные трубки с простыми ситовидными пластинками существенные преимущества перед ситовидными трубками со сложными ситовидными пластинками. Судя по данным литературы, таких преимуществ, по-видимому, нет: общая площадь простой ситовидной пластинки и сумма просветов ее канальцев обычно меньше, чем в сложной, хотя в простой пластинке больше открытых канальцев (Esau, Cheadle, 1959).

Простая ситовидная пластинка образуется в том случае, если уменьшается площадь конечной стенки членика ситовидной трубки, занимающей поперечное положение. Это объясняется укорочением ма-

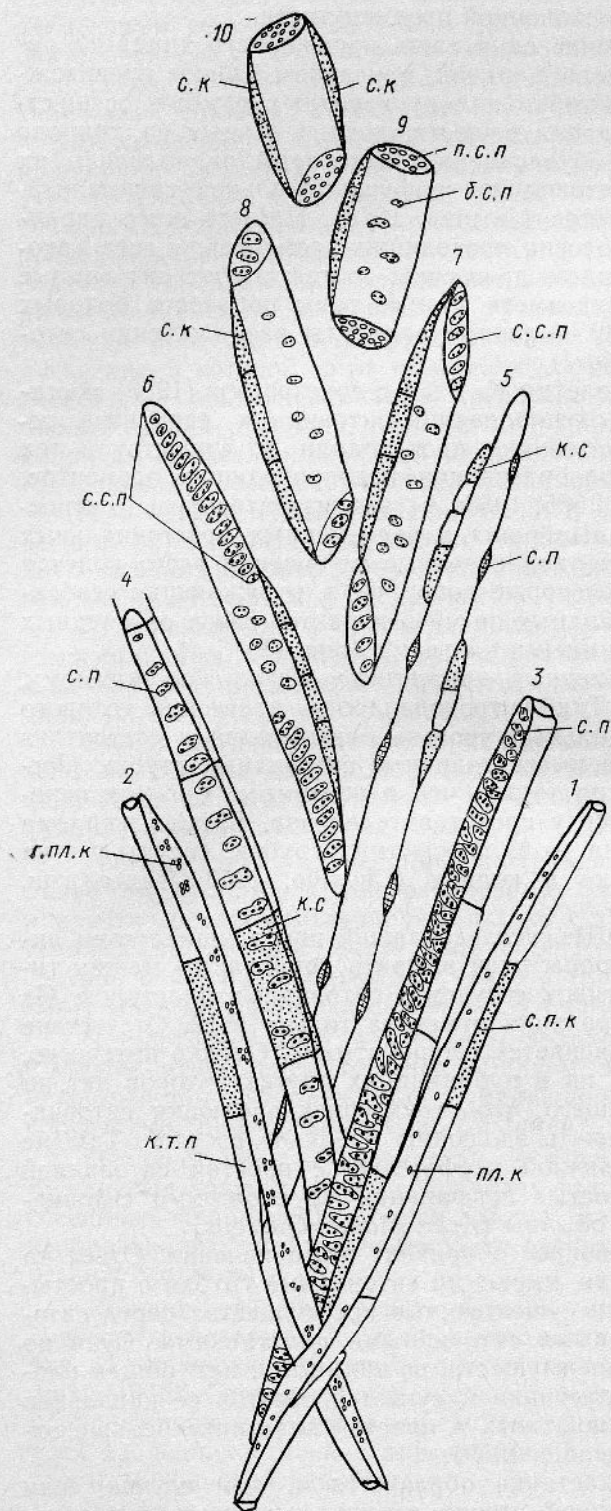


Рис. 1. Схема эволюционных преобразований ситовидных элементов флоэмы высших растений:

1—3 — ситовидные клетки папоротникообразных; 4 — ситовидная клетка гинкго в радиальном сечении, соприкасающаяся радиальной стенкой с тяжом паренхимных клеток; 5 — ситовидная клетка хвойных в тангентальном сечении, соприкасающаяся с лубяными лучами; 6—10 — членики ситовидных трубок покрытосеменных; б. с. п — боковые ситовидные поля; г. п. к — группы плазмодесменных канальцев; к. С — клетки Страбурга, физиологически связанные с ситовидными клетками; к. т. п — клетки тяжевой паренхимы; и. к — плазмодесменные канальцы; и. п. п — простая ситовидная пластинка; с. к — сопровождающие клетки; с. п — ситовидное поле; с. п. к — специализированная паренхимная клетка, имеющая контакты с ситовидным элементом; с. с. п — сложные ситовидные пластинки

теринской клетки флоэмы, которое является следствием эволюционного уменьшения длины камбиальных инициалей и довольно обычными для флоэмы поперечными делениями самих материнских клеток, дифференцирующихся в ситовидные элементы. Не случайно поэтому в лубе одного и того же дерева нередко можно видеть ситовидные трубки и со сложными и с простыми ситовидными пластинками (*Acer platanoides*, *Ostrya virginiana*)

Целесообразность более сильного по сравнению с члениками сосудов укорочения члеников ситовидных трубок А. Л. Курсанов (1976) объясняет тем, что в функционирующих ситовидных трубках близ ситовидных пластинок сохраняются митохондрии, хотя и претерпевающие деструктивные изменения. Они составляют, по его словам, подобие «силовых станций», дающих необходимую для осуществления далекого транспорта сахаров энергию, заключенную в АТФ.

В 60—70-е годы XX столетия была исследована ультраструктура ситовидных полей. У папоротникообразных ситовидное поле практически не отличается от первичного порового поля паренхимной клетки, и его каналцы представляют собой типичные плазмодесменные каналцы, иногда слегка расширенные. У голосеменных вследствие расширения средней части каналцев и их соединения в ситовидном поле образуется медианная полость. У покрытосеменных каналцы расширяются сильно и равномерно по всей длине. Благодаря этому укорачивается и выпрямляется путь перемещения растворов сахаров из одного членика ситовидной трубки в другой (Hepton, Preston, 1960; Burg, Evert, 1972).

Как отмечено выше, для быстрой мобилизации запасных веществ и передачи их в сосуды необходимо контактирование водопроводящих и живых паренхимных клеток древесины. Так как в процессе дифференциации протопласты ситовидных элементов претерпевают деструктивные изменения, их нормальное функционирование возможно лишь при поступлении в них некоторых веществ, в том числе ферментов, осуществляющих окислительно-восстановительные реакции. Их поставщиками могут быть только паренхимные клетки (Esau, 1969).

По морфологическим особенностям ситовидных элементов, ультраструктуре ситовидных полей и их расположению, а также характеру связи между проводящими и паренхимными клетками флоэма высших растений имеет 3 уровня организации (Лотова, 1986б).

Первый уровень свойствен папоротникообразным, флоэма которых только первичная. Ситовидные клетки с неспециализированными ситовидными полями, напоминающими первичные поровые поля, или одиночными плазмодесмами. Контакты ситовидных клеток с рядом расположенными паренхимными клетками случайные и немногочисленные.

Второй уровень отмечен у голосеменных, большая часть флоэмы которых вторичная. Радиальные стенки ситовидных клеток несут ситовидные поля, в середине которых обычно развиваются медианные полости. Ситовидные клетки контактируют с клетками Страсбургера, расположенными в тяжелой или лучевой паренхиме. В последнем случае некоторые из этих клеток оказываются сестринскими ситовидным элементам и отмирают после прекращения их деятельности (Лотова, 1981)

Третий уровень характерен для покрытосеменных, имеющих ситовидные трубки со специализированными ситовидными пластинками, пронизанными сквозными каналцами. Членики ситовидной трубки обязательно ассоциированы с сестринскими им сопровождающими

клетками, отмирающими вместе с ними после прекращения их деятельности.

Как и древесина, луб, особенно вторичный луб древесных растений, представляет собой сложную ткань, элементы которой составляют проводящую, живую (паренхимную) и механическую системы (твердый луб)

А. Имс (1964) считал наличие склерид признаком примитивности строения твердого луба. Склериды возникают вследствие своеобразного старения клеток, приводящего к отмиранию их протопластов. Этот процесс встречается не только в лубе, но и в первичной коре, в сердцевине, даже в мезофилле, т. е. практически везде, где имеются большие скопления паренхимных клеток. В связи с этим наличие или отсутствие склерид вряд ли можно рассматривать как эволюционных позиций. Пожалуй, более правильна другая постановка вопроса, что является признаком примитивности — наличие или отсутствие лубяных волокон, дифференцирующихся непосредственно из производных камбиальных инициалей? Однозначный ответ на этот вопрос дать трудно. С одной стороны, древность волокон находит палеоботаническое подтверждение, так как они описаны во вторичном лубе некоторых кордаитов (Mägdefrau, 1956; Cridland, 1964) и более древних растений, которые раньше относили к первопапоротникам (Тахтаджян, 1956), а позднее предложили объединить в кл. Progymnospermatopsida (Beck, 1960, 1966, 1971). Волокна, сходные по внешнему виду с лубяными волокнами современных таксодиевых и кипарисовых, обнаружены в образцах коры из меловых отложений Канады (Ramanujam, 1970; Ramanujam, Stewart, 1969).

С другой стороны, у некоторых примитивных современных покрытосеменных, например у гомоксилярного *Drimys*, волокон нет (Имс, 1964). Несомненно, что в структурной эволюции покрытосеменных волокон появились сначала в первичном лубе в качестве арматуры листовых следов, а затем и во вторичном лубе. Однако наличие в нем волокон не всегда коррелирует со степенью эволюционной продвинуто-сти других элементов этой ткани. Так, из представителей сем. Fagaceae хорошо развитые во вторичном лубе волокна имеют *Quercus robur*, *Castanea sativa*, ситовидные трубки которых характеризуются наличием сложных ситовидных пластинок. В лубе *Fagus sylvatica* волокон нет, а ситовидные трубки имеют простые ситовидные пластинки, хотя в систематическом отношении бук более примитивен, чем дуб и каштан (Тахтаджян, 1966).

Если эволюция древесины шла по пути усиления функций водопроведения и механической, то в эволюции вторичного луба механическая функция, по-видимому, не имела важного значения. Твердый луб предотвращает деформацию тонкостенных элементов, создает препятствие для проникновения в глубь коры гиф грибов, предохраняет мягкий луб от механических повреждений. Эти функции могут осуществляться одновременно, но они проявляются локально и по своему характеру не сравнимы с той нагрузкой, которую несет механическая система древесины.

Усиление функции проведения веществ, ассимилированных листьями, — основное направление эволюции луба. При этом совершенствовались проводящие элементы и устанавливались постоянные физиологические контакты между ними и паренхимными клетками, составляющими живую систему луба, регулиующую сам процесс транспорта продуктов фотосинтеза, оттягивая избыток веществ, который переходит в состояние транзитного крахмала, и возвращая их проводящей

системе при недостатке в ней углеводов (Esau, 1969) Как и в древесине, живая система луба служит также резервуаром запасных веществ.

Лубяной паренхиме присуща еще одна важная функция, появление которой в эволюции растений непосредственно связано со вторичным утолщением и периферическим расположением луба в осевых органах. Это функция новообразования клеток и тканей.

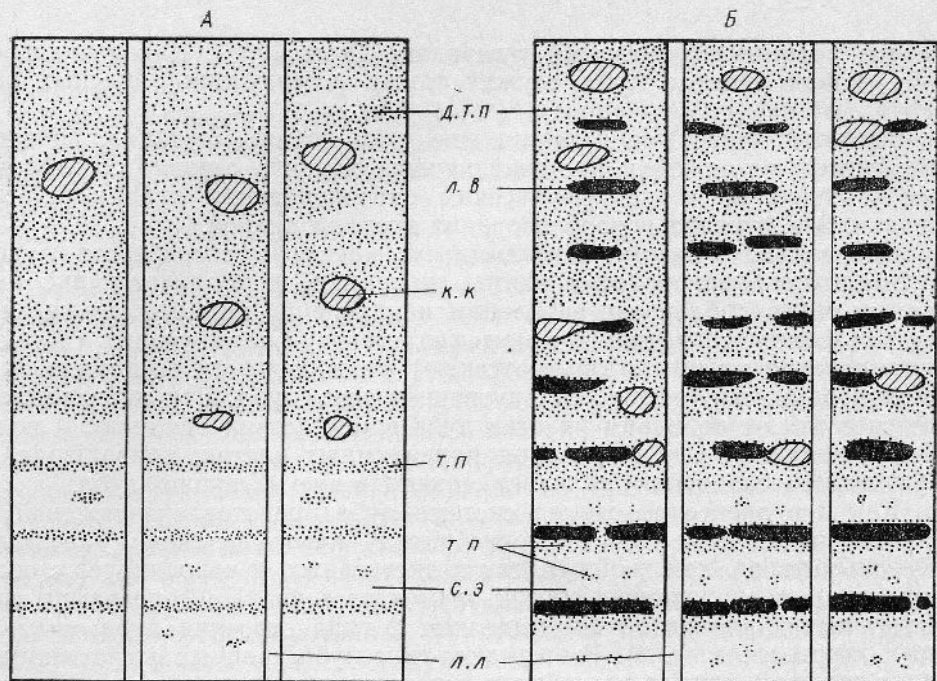
Сохранение живыми паренхимными клетками способности к делению обуславливает возможность дилатации, т. е. разрастание наружных слоев луба в тангентальном направлении по мере утолщения органа, а также заложение в нем феллогенов, формирующих систему внутренних перидерм, которые отсекают участки коры с накопленными в них продуктами отброса от внутренней зоны луба. Эти расположенные снаружи от перидерм участки луба впоследствии отмирают и подлежат удалению. Склерификация паренхимных клеток, приводящая к образованию склереид, усиливает механическую функцию луба.

Как и в древесине, живая система луба представлена тяжелой и лучевой паренхимой. Соотношение между ними различно у разных древесных пород, как хвойных, так и лиственных, и коррелирует с особенностями расположения других элементов луба. По топографии гистологических элементов мы выделяем 2 типа строения луба, открытый и закрытый (рис. 2). В открытом типе луба хвойных и лиственных пород тяжелой паренхимы обычно много и она располагается на поперечных срезах компактными или рыхлыми тангентальными слоями, а также диффузно между ситовидными элементами (ель, кедр, сосна, тсуга, береза, ольха и др.) В закрытом типе тяжелой паренхимы мало. У хвойных она расположена однорядными тангентальными слоями между такими же однорядными слоями ситовидных клеток, граничащих с лубяными волокнами. Наличие в лубе кольцевых поясов из одревесневших волокон лимитирует возможность дилатации паренхимы, способность к образованию феллогена сохраняют только самые наружные слои паренхимных клеток, кора у этих пород обычно тонкая (кипарис, туя, можжевельник и др.) Классическим примером закрытого типа луба лиственных пород служит луб липы. Тяжелая паренхима обычно составляет однослойную, реже двухслойную обкладку вокруг сравнительно небольшой группы ситовидных трубок. С боков и внутренней стороны этот комплекс проводящих и паренхимных элементов ограничен волокнами. Преимущественную роль в сложении живой системы луба играет лучевая паренхима, активно дилатирующая с возрастом. По топографическим особенностям луб некоторых растений (дуб, ясень) занимает промежуточное положение между открытым и закрытым типами. У таких растений обычно дилатируют и тяжелая, и лучевая паренхима.

По нашим представлениям, открытый и закрытый типы строения луба не имеют эволюционного значения. Это два независимых направления развития структурных особенностей этой ткани, обусловивших ее морфологическое разнообразие в пределах двух эволюционных уровней организации, свойственных голосеменным и покрытосеменным растениям.

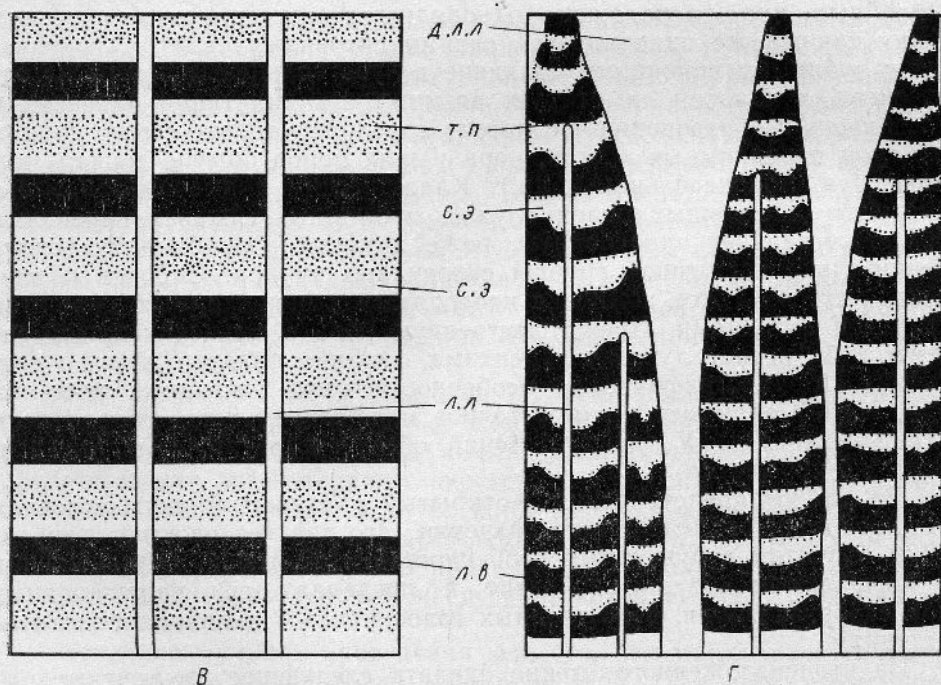
Из вышеизложенного можно сделать следующее заключение.

Параллелизм в структурной эволюции древесины и луба как следствие их общего происхождения прежде всего проявляется в функциональной и морфологической дифференциации составляющих эти ткани гистологических элементов и их объединении в проводящую, механическую и живую (паренхимную) системы.



Хвойные

Лиственные



В

Г

Рис. 2. Открытый (А, Б) и закрытый (В, Г) типы строения луба по топографическим особенностям слагающих его элементов (схема).

д. л. л — дилатирующий лубяной луч; д. т. п — дилатирующая тяжёлая паренхима; к. к — каменные клетки; л. в — лубяные волокна; л. л — лубяные лучи; с. э — ситовидные элементы; т. п — тяжёлая паренхима

Сходство между проводящими элементами древесины и луба (в форме и размерах трахеид и ситовидных клеток, расположении на их стенках окаймленных пор и ситовидных полей, в форме члеников сосудов и ситовидных трубок, ориентации перфорационных и ситовидных пластинок по отношению к продольным осям клеток, числе находящихся на них перфораций и ситовидных полей) можно рассматривать как проявление конвергенции, определяемой их участием в осуществлении восходящего и нисходящего тока веществ.

Общее направление эволюции древесины и луба — совершенствование проводящих систем и усиление их связей с другими функциональными системами этих тканей. Если для эволюции древесины наибольшее значение имела оптимизация водопроводяще-механического комплекса, то эволюционные преобразования луба сопровождались усилением связи проводящей и паренхимной систем и дифференциацией последней на разные типы клеток: запасающие, клетки Страсбургера хвойных и сопровождающие клетки покрытосеменных растений. Паренхимная система луба по сравнению с той же системой древесины более динамична и способна к реализации многих потенциальных возможностей, присущих живым тканям: новообразованию клеток, обеспечивающих дилатацию, заложению феллогена, трансформации клеток в механические элементы вследствие их склерификации, формированию вместилищ выделений.

Материал, приведенный в статье, показывает, что в изучении структурной эволюции проводящего аппарата растений существуют два направления: первое, строго морфологическое, основано на изучении строения отдельных гистологических элементов, их расположения по степени эволюционной продвинутости; второе, анатомо-физиологическое, — на анализе проводящего аппарата как целостной структурно-функциональной системы, эволюция которой шла по пути усиления взаимосвязи между комплексами однородных элементов.

Освещая разные стороны этой важной ботанической проблемы, оба направления исследований удачно дополняют друг друга.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Будкевич Е. В. 1961. Древесина сосновых. М.; Л. И м с А. 1964. Морфология цветковых растений. М. Кедров Г. Б. 1967. Взаимосвязь некоторых признаков древесины двудольных и ее эволюционное значение//Морфология растений. М. Кедров Г. Б. 1971. О структуре и некоторых функциях живой системы древесины//Морфология цветк. растений. М. Курсанов А. Л. 1976. Транспорт ассимилятов в растении. М. Лотова Л. И. 1975. О корреляции анатомических признаков древесины и луба в семействе сосновых//Вестн. Моск. ун-та. Сер. биол., почвовед. № 1. Лотова Л. И. 1981. Структурные типы луба хвойных растений. 1. Общая характеристика структурных типов и обсуждение признаков, используемых для выяснения их эволюции//Биол. науки. № 2. Лотова Л. И. 1985. Структурная эволюция ситовидных элементов высших растений//Там же. № 5. Лотова Л. И. 1986а. Об онтогенетической и функциональной взаимосвязи структурных элементов лептома//Там же. № 6. Лотова Л. И. 1986б. О кодексах примитивности структурных признаков и уровнях эволюционного развития проводящего аппарата высших растений//Источники информации в филогенетич. систематике растений. М. Тахтаджян А. Л. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М. Тахтаджян А. Л. 1956. Высшие растения. М. Тахтаджян А. Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. М.; Л. Тахтаджян А. Л. 1987 Система магнолиофитов. Л. Чавчавадзе Е. С. 1979. Древесина хвойных. Л. Шилкина И. А., Яценко-Хмелевский А. А. 1980. Некоторые аспекты эволюции древесины в мезозое//Систематика и эволюция высш. растений. Л. Ярмоленко А. В. 1933. Опыт применения анатомии вторичной древесины ствола к объяснению филогении хвойных//Сов. бот. № 6. Яценко-Хмелевский А. А. 1954. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л. Bailey I. W. 1933. The cambium and its derivative tissues. VII. Problems of Identifying the wood of mesozoic Coniferae//Ann. Bot. Vol. 47. Beck C. B. 1960. Con-

nection between *Archaeopteris* and *Callixylon*//Science. N 3412. Beck C. B. 1966. On the origin of Gymnosperms//Taxon. Vol. 15, N 9. Beck C. B. 1971. On the anatomy and morphology of lateral branch systems of *Archaeopteris*//Amer. J. Bot. Vol. 58, N 8. Braun H. J. 1963. Die Organization des Stammes von Bäumen und Sträuchern. Stuttgart. Braun H. J., Wolkinger F. 1970. Zur funktionellen Anatomie des axialen Holzparenchyms und Vorschläge zur Reform seiner Terminologie//Holzforschung. Bd 24, N 1. Burr F. A., Evert R. F. 1973. Some aspects of sieve element structure and development in *Selaginella kraussiana*//Protoplasma. Vol. 78, N 1—2. Carlquist Sh. 1975. Ecological strategies of xylem evolution. Berkeley; Los Angeles; London. Cheadle V. I. 1953. Independent origin of vessels in the monocotyledons and dicotyledons//Phytomorphology Vol. 3, N 1. Cridland A. A. 1964. Amyelon in American coal-balls//Palaeontology N 7. Esau K. 1969. The phloem//Handbuch der Pflanzen-anatomie. 2. Aufl. Bd 5. T. 2. Berlin; Stuttgart. Esau K., Cheadle V. I. 1959. Size of pores and their contents in sieve elements of dicotyledons//Proc. Nat. Acad. Sci. USA. Vol. 45. Esau K. et al. 1953. Comparative structure and possible trends of specialization of the phloem//Amer. J. Bot. Vol. 40, N 1. Frost F. H. 1930a. Specialization in secondary xylem of dicotyledons. 1. Origin of vessel//Bot. Gaz. Vol. 89, N 1. Frost F. H. 1930b. Specialization in secondary xylem of dicotyledons. 2. Evolution of end wall of vessel segment//Ibid. Vol. 90, N 2. Frost F. H. 1931. Specialization in secondary xylem of dicotyledons. 3. Specialization of lateral wall of vessel segment//Ibid. Vol. 91, N 1. Hepton C. E. L., Preston R. D. 1960. Electron microscopic observations of the structure of sieve-connections in the phloem of Angiosperms and Gymnosperms//J. Exp. Bot. Vol. 11, N 33. Jeffrey E. C. 1917. The anatomy of woody plants. Chicago. Jergensen L. B. et al. 1975. Secondary phloem of *Trochodendron aralioides*//Bot. Tidsskr. Vol. 69, N 4. MacDaniels L. H. 1918. The histology of the phloem in certain woody Angiosperms//Amer. J. Bot. Vol. 5, N 7. Mädgefrau K. 1956. Paläobiologie der Pflanzen. 3. Aufl. Jena. Ramanujam C. G. K. 1970. A petrified bark of Cupressaceae from the upper cretaceous of Alberta//Can. J. Bot. Vol. 48, N 5. Ramanujam C. G. K., Stewart W. N. 1969. Taxodiaceous bark from the upper cretaceous of Alberta//Amer. J. Bot. Vol. 56, N 1. Tippo O. 1946. The role of wood anatomy in phylogeny//Amer. Midland Natur. Vol. 36, N 2.

Поступила в редакцию
04.01.88

MORPHOLOGICAL AND FUNCTIONAL ASPECTS OF EVOLUTION OF THE CONDUCTING APPARATUS IN HIGHER PLANTS

L. I. Lotova

Summary

Two trends in study of the conducting apparatus in higher plants are considered in the paper. One of them is strictly morphological. It is based on the study of different histological elements of wood and bast and their arrangement according to the degree of the evolutionary advancement. The other trend is anatomo-physiological. It considers the conducting apparatus as an integral structural-functional system. It evolves in the way of intensification of the intercommunications between the systems of homogeneous histological elements, which realize different functions.