

Вестник МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 1 — 1975

БОТАНИКА

УДК 581.824.2:581.824.1:582.475

Л. И. ЛОТОВА

О КОРРЕЛЯЦИИ АНАТОМИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ДРЕВЕСИНЫ И ЛУБА В СЕМЕЙСТВЕ СОСНОВЫХ

Из тканей, слагающих проводящий аппарат древесных растений, наиболее изучена вторичная древесина. Палеонтологические данные и результаты сравнительно-анатомических исследований современных растений позволяют определить основные направления эволюции этой ткани в наиболее крупных таксонах, в том числе и в порядке Pinales (Coniferales) (Яценко-Хмелевский, 1954; Greguss, 1955; Будкевич, 1961; Чавчавадзе, 1967 а, б, 1971, 1973).

Недостаток сведений о структуре и физиологических функциях различных гистологических элементов луба (флоэмы) создает трудности при выявлении признаков, которые можно использовать для филогенетических построений, а распространять закономерности структурной эволюции древесины на весь проводящий аппарат растений нельзя из-за специфики луба, обусловленной не только его физиологическими, но и топографическими особенностями.

Луб и древесина — сложные многофункциональные ткани, но в лубе больше, чем в древесине, функции пространственно разделены. Поэтому еще И. Мёллер (Moeller, 1882) различал в коре древесных растений три зоны: внутреннюю, среднюю и наружную, представленную коркой. В настоящее время принято деление вторичной флоэмы на прилегающую к камбию проводящую и занимающую периферическое положение непроводящую зоны (Esau, 1964).

Проводящая флоэма у большинства древесных растений представляет собой однолетний прирост, так как деятельность ситовидных элементов ограничена, как правило, одним вегетационным периодом.

В непроводящей зоне наиболее важны паренхимные клетки, осуществляющие запасную функцию. Из-за периферического расположения в стволе дерева луб больше, чем древесина, должен противостоять механическим и биотическим повреждениям. Это достигается приобретением корой твердости и прочности вследствие дифференциации в непроводящей зоне луба механических элементов, а также образования у многих древесных растений секреторной системы, вырабатывающей вещества, обладающие антисептическими и другими биологически важными свойствами. Высокая митотическая активность паренхимы в наружных слоях непроводящей флоэмы обуславливает развитие

в ней дилатационной зоны, представляющей собой не только мощный резервуар запасных веществ, но служащей также местом заложения феллогена, появление которого предшествует формированию корки. Образование корки наряду с усилением защитных функций наружных слоев коры обеспечивает возможность удаления вредных для растений продуктов метаболизма.

Функциональные различия между лубом и древесиной не исключают, однако, наличия в их строении коррелирующих признаков, так как обе ткани развиваются из производных одной меристемы — камбия. Тесная корреляция между строением члеников сосудов, расположением древесинной паренхимы и структурными особенностями ситовидных трубок отмечена Л. Х. Мак-Даниэльсом (MacDaniels, 1918) у 50% исследованных им лиственных древесных растений.

Сопоставив результаты собственных анатомических исследований вторичной флоэмы (Лотова, 1968б, 1970а, б, 1971 а, б, 1973) у 8 родов семейства сосновых (таблица) с литературными сведениями о строении их проводящего аппарата, мы предприняли попытку выяснить степень корреляции между анатомическими признаками луба и древесины и определить, совпадают ли направления структурной эволюции обеих тканей у представителей этого семейства.

Наиболее тесная корреляция структурных, онтогенетических и топографических признаков наблюдается между трахеидами и ситовидными клетками, составляющими около 70% объема проводящей флоэмы (у *Picea mariana* — 62,8%, по Brudermann, Koran, 1973). Оба типа элементов развиваются из инициальных клеток камбиальной зоны после их деления в тангентальном направлении (Raatz, 1892; Srivastava, 1963; Лотова, 1967) У сосны перед формированием трахеид эти клетки обычно делятся не менее четырех раз (Sanio, 1873—74), дифференциации ситовидных элементов предшествуют двукратные деления инициальных клеток (Murgmanis, Sachs, 1969) Проводящие элементы луба и древесины хвойных в своем развитии проходят многоядерную стадию (Schacht, 1856; Russow, 1882; Strasburger, 1891), причем увеличение числа ядер происходит вследствие асинхронных митозов, не сопровождающихся цитокинезом (Лотова, 1967)

Ситовидные клетки и трахеиды имеют наряду с онтогенетическим и большое морфологическое сходство. Оно выражается не только в одинаковой форме этих элементов, но и в характере распределения, размерах и очертаниях ситовидных полей и окаймленных пор, расположенных на их радиальных стенках. Структурное сходство ситовидных клеток и трахеид сосновых проявляется также в том, что толщина их стенок обусловлена главным образом развитием вторичной оболочки (Strasburger, 1891; Abbe, Crafts, 1939; Яценко-Хмелевский, 1961, Murgmanis, Evert, 1967; Лотова, 1968 б; Srivastava, 1969) У подавляющего большинства голосеменных и покрытосеменных растений ситовидные элементы имеют лишь первичную оболочку (Раздорский, 1949; Яценко-Хмелевский, 1961; Эсау, 1969)

Радиальные ряды ситовидных клеток флоэмы пересечены в тангентальном направлении рыхлыми, обычно однорядными цепочками клеток тяжелой паренхимы. В проводящей флоэме эти тяжи не всегда полностью дифференцированы. Вертикальный ряд паренхимных элементов формируется из вертикальной многоядерной материнской клетки (Лотова, 1968 а), которая делится поперечными перегородками на короткие, часто разновеликие клетки. Иногда цитокинез не происходит и клетка остается прозенхимной. Такие элементы Л. Сривастава (Srivastava, 1963) называет веретенной паренхимой. Обычно эти

Список исследованных видов из сем. Pinaceae.
 Названия приведены по А. А. Качалову, 1970

Триба	Названия видов	Место сбора образцов коры
Abietaceae	Кетелеерия Форчуна — <i>Keteleeria fortunei</i> Carr.	Музей БИН, Ленинград
	Пихта сибирская — <i>Abies sibirica</i> (Stev.) Spach	Костромская обл., Шарьинский р-н
	П. греческая — <i>A. cephalonica</i> Loud.	Никитский бот. сад
	П. испанская — <i>A. pinsapo</i> Boiss.	Там же
	П. одноцветная — <i>A. concolor</i> Lindl. et Gord.	»
	П. алжирская — <i>A. numidica</i> De Lannooy	»
	П. Нордманна, или кавказская, — <i>A. nordmanniana</i> (Stev.) Spach	»
	Лжетсуга сизая — <i>Pseudotsuga glauca</i> Maug	»
	Л. тисолистная — <i>P. taxifolia</i> (Poir.) Britt.	Бот. сад МГУ, Ленинские горы, Москва; Музей БИН, Ленинград
	Тсуга канадская — <i>Tsuga canadensis</i> Carr.	Музей БИН, Ленинград
Lariceae	Ель обыкновенная, или европейская, — <i>Picea excelsa</i> Link, syn. <i>Picea abies</i> Karst.	Московская обл., Солнечногорский р-н; Мурманская обл.
	Е. восточная — <i>P. orientalis</i> Link	Никитский бот. сад
	Лиственница даурская — <i>Larix dahurica</i> Turcz.	Московская обл., Бронницкое лесничество
	Л. Чекановского — <i>L. czekanowskii</i> Szaf.	Там же
	Л. опадающая, или европейская, — <i>L. decidua</i> Mill.	»
	Л. сибирская — <i>L. sibirica</i> Ldb.	»
	Л. Сукачева — <i>L. sukaczewii</i> Djil.	»
	Л. тонкочешуйчатая, или японская, — <i>L. leptolepis</i> Gerd.	»
	Кедр атласский — <i>Cedrus atlantica</i> Manetti	Никитский бот. сад
	К. гималайский — <i>C. deodara</i> Loud.	Там же
К. ливанский — <i>C. libani</i> Laws.	»	
Pinaceae	Сосна веймутова — <i>Pinus strobus</i> L.	Батумский бот. сад; Бот. сад МГУ, Ленинские горы, Москва
	С. гималайская веймутова — <i>P. excelsa</i> Wall.	Батумский бот. сад
	С. длиннохвойная — <i>P. longifolia</i> Roxb.	Там же
	С. Палласова, или крымская, — <i>P. pallasiana</i> Lamb.	Никитский бот. сад
	С. Монтезумы — <i>P. montezumae</i> Lamb.	Там же
	С. обыкновенная — <i>P. sibirica</i> L.	Московская обл., Солнечногорский р-н; Мурманская обл.
	С. пицундская — <i>P. pityusa</i> Stev.	Никитский бот. сад
	С. приморская — <i>P. pinaster</i> Sol.	Там же
	С. черная — <i>P. nigra</i> Arn.	опорный пункт ВНИАЛМИ, г. Камышин
С. малорослая (кедровый стланик) — <i>P. pumila</i> (Pall.) Rgl.	Камчатская обл.	

клетки служат вместилищами кристаллов оксалата кальция, реже в них откладывается запасной крахмал. По нашим наблюдениям, веретеновидные клетки особенно обильны во флоэме лиственницы и лжетсуги (Лотова, 1970 б).

Некоторые клетки тяжелой паренхимы связаны с проводящими элементами посредством мелких полуситовидных полей, развивающихся на контактирующих радиальных стенках. Каллоза в таком поле откладывается со стороны ситовидной клетки, а прилегающий к нему участок стенки паренхимной клетки по структуре сходен с обычной порой (Kollmann, 1973). По функции эти паренхимные клетки аналогичны сопровождающим клеткам флоэмы покрытосеменных. Э. Страсбургер (Strasburger, 1891) предложил называть их «белковыми», или «альбуминовыми», клетками. В тяжелой паренхиме сосновых «белковых» клеток немного. Они встречаются у представителей почти всех родов семейства (Outer, 1967), но характерны не для всех видов. Так, в роде *Pinus* они отмечены у *P. banksiana*, *P. resinosa*, *P. strobus* (Alfieri, Evert, 1968); у *P. silvestris* их нет (Jeffrey, 1926). От остальных паренхимных клеток «белковые» клетки отличаются более крупными ядрами, присутствием «слизистых» телец, окрашивающихся бромфеноловым синим, и цитоплазмой, интенсивно адсорбирующей красители. У *P. resinosa* и *P. strobus* летом в этих клетках откладывается запасной крахмал (Alfieri, Evert, 1968). И. Саутер и Х. Браун (Sauter, Braun, 1968), не обнаружившие больших различий в содержании белков между «белковыми» и обычными паренхимными клетками, предложили называть их «клетками Страсбургера».

В древесине сосновых тяжелая паренхима развита слабо или отсутствует (*Pinus*). У некоторых представителей семейства эта особенность коррелирует с наличием вертикальных смоляных ходов (Яценко-Хмелевский, 1954; Greguss, 1955; Вихров, 1959; Будкевич, 1961). Поэтому считают, что типичная тяжелая паренхима и выделительные клетки, составляющие эпителий смоляных ходов, представляют собой два функционально-морфологических типа специализации древесинной паренхимы (Яценко-Хмелевский, 1954; Чавчавадзе, 1967 а).

Эволюция сердцевинных лучей, осуществляющих связь между элементами древесины и луба, по мнению Е. С. Чавчавадзе (1964), шла по пути создания целостной физиологической системы, сопровождавшегося не только функциональной, но и морфологической дифференциацией клеток.

Для древесины сосновых характерны гомогенные (*Pseudolarix*, *Abies*, *Keteleeria*) и гетерогенные лучи, трахеиды которых имеют гладкие (*Cedrus*), зубчатые (*Pinus*) или иной формы выросты оболочки, увеличивающие внутреннюю поверхность клеток (Greguss, 1955; Будкевич, 1961, Чавчавадзе, 1964).

Лубяные лучи у исследованных нами растений преимущественно гетерогенные, однако функциональная неоднородность клеток, составляющих луч, не всегда коррелирует с морфологической. Физиологическая гетерогенность лучей обусловлена наличием в них запасных и «белковых» клеток, контактирующих с ситовидными элементами. «Белковые» клетки обычно находятся среди краевых клеток луча. У лиственницы и пихты они нередко располагаются также между внутренними клетками (Лотова, 1970б; 1971а). У тсуги любая клетка луча может выполнять функции «белковой» (Outer, 1967).

Присутствие в лучах «белковых» клеток — наиболее важная особенность флоэмы сосновых. У других хвойных эти клетки дифференцируются только в тяжелой паренхиме (Strasburger, 1891).

В проводящей флоэме у большинства исследованных нами растений лучи выглядят морфологически гетерогенными (Лотова, 1971а, рис. 1, 2), так как краевые клетки обычно вытянуты в вертикальном направлении. Их можно называть «стоячими» по аналогии со сходными

с ними по форме паренхимными клетками в гетерогенных лучах древесины покрытосеменных растений (Яценко-Хмелевский, 1954; Вихров, 1959)

Морфологическая гетерогенность лучей проводящей флоэмы, по-видимому, не имеет существенного значения для решения вопроса об их структурно-физиологической эволюции. Непроводящая флоэма в этом отношении более интересна.

У родов с типичными гетерогенными лучами (сосна, ель, лиственница, лжетсуга) и у кетелеерии Форчуна «белковые» клетки после прекращения деятельности ситовидных элементов отмирают и деформируются под давлением разрастающихся клеток запасующей паренхимы (Лотова, 1970б, рис. 2 Б; 1973). Такие лучи в непроводящей флоэме выглядят морфологически гетерогенными. У кедра и тсуги с гетерогенными древесинными лучами «белковые» клетки в непроводящей зоне флоэмы сохраняют живое содержимое, в них откладывается запасной крахмал. Такие лучи морфологически гомогенны. У пихты с гомогенными лучами в древесине судьба «белковых» клеток у разных видов различна. У алжирской и сибирской пихт «белковые» клетки в непроводящей флоэме отмирают, у греческой и кавказской они функционируют как запасующие, у испанской пихты лишь некоторые из них отмирают вследствие отложения кристаллов оксалата кальция (Лотова, 1971а). Интересно, что у испанской пихты кристаллопосные клетки встречаются также и в паренхиме древесинных лучей (Greguss, 1955). Таким образом, структурная корреляция между лубяными и древесинными лучами выражена только у некоторых представителей исследованного семейства. Этот вывод применим лишь к простым лучам, среди которых преобладают однорядные.

В древесине сосны, ели, лиственницы, лжетсуги наряду с однорядными встречаются и сложные многорядные лучи, внутренние паренхимные клетки которых трансформируются в эпителиальные элементы, выстилающие горизонтальные смоляные каналы. Этот тип лучей П. Грегуш (Greguss, 1955) и Е. С. Чавчавадзе (1967а) считают высшим этапом структурной эволюции лучей в сем. сосновых, причем наиболее специализированные лучи, характеризующиеся наличием тонкостенных эпителиальных клеток, окруженных мощной паренхимной обкладкой, свойственны видам рода *Pinus*, главным образом из подрода *Diploxyton* Koehne (Greguss, 1955).

В древесине тсуги и кедра смоляных каналов, как правило, нет. Правда, в литературе встречаются указания на возможность образования в древесине кедра, преимущественно у молодых деревьев, смоляных каналов патологического происхождения (Будкевич, 1961; Алексеева, 1964). По-видимому, можно присоединиться к точке зрения Е. С. Чавчавадзе (1967б; 1971), считающей, что в эволюции древесины сосновых предшественниками специализированных смоляных каналов были каналы травматического типа.

Горизонтальные смоляные каналы древесины, пересекая камбиальную зону, продолжают в лубе, располагаясь в широких веретеновидных лучах. Единичные сложные лучи со смоляными ходами отмечены нами также в исследованных образцах коры ливанского кедра.

У пород с горизонтальными смоляными каналами трансформация лучевой паренхимы в эпителиальные клетки происходит и в непроводящей флоэме, обуславливая появление дополнительных смолостеблей в виде головчатых или цистообразных расширений лучей (Лотова, 1970 а, рис. 2, А), значительно увеличивающих мощность смоловыделительной системы. Некоторые из этих вместилищ имеют, вероятно,

патологическое происхождение (Эсау, 1969). Аналогичные образования, называемые обычно смоляными кармашками, встречаются и в древесине некоторых пород, но они возникают вследствие нарушений камбиальной деятельности, а не модификации лучевой паренхимы (Москалева, 1953).

Более сильное, чем в древесине, развитие смолывыделительного аппарата в лубе, безусловно, имеет важное биологическое значение, так как увеличивает защитные реакции периферической зоны ствола против механических повреждений и заболеваний разной этиологии (Иванов, 1935; Ванин, 1949; Яценко-Хмелевский, 1954; Крамер, Козловский, 1963).

Выделительная функция вторичной флоэмы не ограничивается только образованием смолы. В клетках тяжелой, реже лучевой (кедр, пихта) паренхимы откладываются призматические или почти кубические одиночные кристаллы оксалата кальция (Лотова, 1969; 1971 а), у кетелеерии иногда встречаются друзы (Лотова, 1973).

Кристаллоносная функция древесины сосновых выражена слабо и свойственна лишь лучевой паренхиме некоторых видов пихт (Kennedy а. о., 1968).

Усиление кристаллоносной функции непроводящей флоэмы по сравнению с проводящей зоной коррелирует с активными процессами склерофикации, приводящими к образованию каменных клеток (ель, пихта, кедр, тсуга, кетелеерия) или волокнистых склерейд, формирующихся у лиственницы и лжетсуги из клеток веретенной паренхимы (Лотова, 1970 б). В периферической зоне непроводящей флоэмы этих растений склерейды часто имеют звездчатые очертания.

Отсутствие твердого луба у сосны, по-видимому, объясняется тем, что механическую функцию в наружной части коры несут клетки-феллоиды (Раздорский, 1949), входящие в состав так называемой каменной пробки (Moeller, 1882). Разнородный состав пробки характерен для всех исследованных нами родов за исключением пихты, пробка которой состоит из тонкостенных клеток, но у сосен каменная пробка развита, пожалуй, более мощно (Лотова, 1968в, рис. 6), чем у представителей других родов.

Анализ ксилотомических данных позволил П. Грегушу (Greguss, 1955) высказать предположение о трех направлениях структурной эволюции древесины в семействе сосновых; в каждом из этих направлений признаками наиболее высокой организации он считает наличие гетерогенных лучей и смолывыделительной системы. Предложенное им распределение родов по анатомическим особенностям древесины согласуется с разделением семейства на трибы по морфологическим признакам: пихтовые (*Abietaceae*), представители которой имеют только удлиненные побеги; лиственничные (*Lariceae*) — с удлиненными и укороченными побегами, несущими многочисленные листья; сосновые (*Piceae*) — с чешуевидными листьями на удлиненных и пучками из 2—5 ассимилирующих листьев на укороченных побегах (Тахтаджян, 1956). В современной литературе этим трибам соответствуют подсемейства *Abietoideae*, *Laricoideae*, *Pinoideae* (Schultze-Motel, 1971).

Исходным типом древесины в первом направлении ее структурной эволюции, по мнению П. Грегуша, была древесина с гомогенными лучами, слабо развитой тяжелой паренхимой, без смолывыделительной системы. Эти признаки присущи древесине *Abies* и *Keteleeria*. Более высокую степень организации представляет древесина *Tsuga*, в которой появляются гетерогенные лучи вследствие дифференциации луче-

вых трахейд. Наивысшего уровня достигла древесина родов *Picea* и *Pseudotsuga*, характеризующаяся не только наличием гетерогенных лучей, но имеющая также хорошо выраженный смолоносный аппарат в виде вертикальных и горизонтальных каналов. Перечисленные роды относятся к трибе пихтовых.

Второе направление представлено родами из трибы лиственничных. Более примитивные из них (*Pseudolarix* и *Cedrus*) не имеют смоловыделительной системы, их лучевые трахейды гладкостенные. Эволюция древесины этого типа шла по пути образования зубчатых выростов на внутренних стенках лучевых трахейд и развития вертикальных и горизонтальных смоляных каналов, свойственных *Larix*.

Третье направление представлено только одним родом *Pinus* из трибы сосновых. В древесине сосны нет тяжелой паренхимы, внутренняя поверхность стенок лучевых трахейд скульптурирована, смолоносная система хорошо выражена.

Несмотря на то что предложенная П. Грегусом (Greguss, 1955) схема взаимоотношений между родами по ксилотомическим признакам проста и согласуется с их морфологической однородностью, графическая схема, составленная Е. В. Будкевич (1961, стр. 147), пожалуй, нагляднее отражает характер структурных преобразований, которые происходили в эволюции древесины сосновых. По некоторым вопросам точки зрения Е. В. Будкевич и П. Грегуша не совпадают.

Сохранив общую конфигурацию схемы, предложенной Е. В. Будкевич, мы сделали попытку выяснить взаимоотношения между родами по анатомическим признакам флоэмы (см. рисунок). При этом мы принимали во внимание главным образом структурные особенности непроводящей флоэмы, так как строение проводящей зоны этой ткани у всех растений более или менее одинаково. Основное различие между родами состоит в наличии или отсутствии смоляных ходов.

Существенное отличие нашей схемы от схемы Е. В. Будкевич состоит в более тесной связи кетелеерии с пихтой, так как только у этих родов в непроводящей флоэме встречаются слизевые клетки (Moeller, 1882; Раскатов, 1964, 1968, 1972; Лотова, 1971 а, рис. 1 В; 1973; Еремин, 1972), возникающие вследствие разрастания отдельных клеток тяжелой или лучевой паренхимы. Обычно они заполнены красновато-бурым содержимым, состоящим из фенольных соединений, смол и таннинов.

Как и в схеме Е. В. Будкевич, в нашей схеме исследованные роды составляют три группы. Первая включает только род *Pinus*, который и по представлениям других исследователей (Greguss, 1955; Young, Watson, 1969) стоит особняком в семействе сосновых; вторая группа объединяет роды *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga*, третья—роды *Tsuga*, *Cedrus*, *Abies*, *Keteleeria*, но в пределах каждой из этих групп распределение родов по анатомическим признакам древесины и флоэмы не совпадает; не обнаруживается корреляции также между структурными особенностями проводящего аппарата и морфологическими признаками растений. Это позволяет присоединиться к мнению Е. В. Будкевич (1961) о том, что большинство родов сосновых «развивалось параллельно от каких-то очень древних предков, давно уже исчезнувших с лица земли» (стр. 148). Поэтому предложенные схемы иллюстрируют не генеалогию родов сосновых, а показывают лишь, в каких направлениях происходило развитие структурных компонентов древесины и луба.

На наш взгляд, уровень структурной организации вторичной флоэмы, которого эта ткань достигла вследствие прогрессивной эво-

людии, ароморфоза (Северцов, 1939), или арогенеза (Тахтаджян, 1966), отражают анатомические особенности проводящей флоэмы.

У родов, распространенных в северных областях земного шара, эволюция проводящей флоэмы, по-видимому, шла в направлении раз-

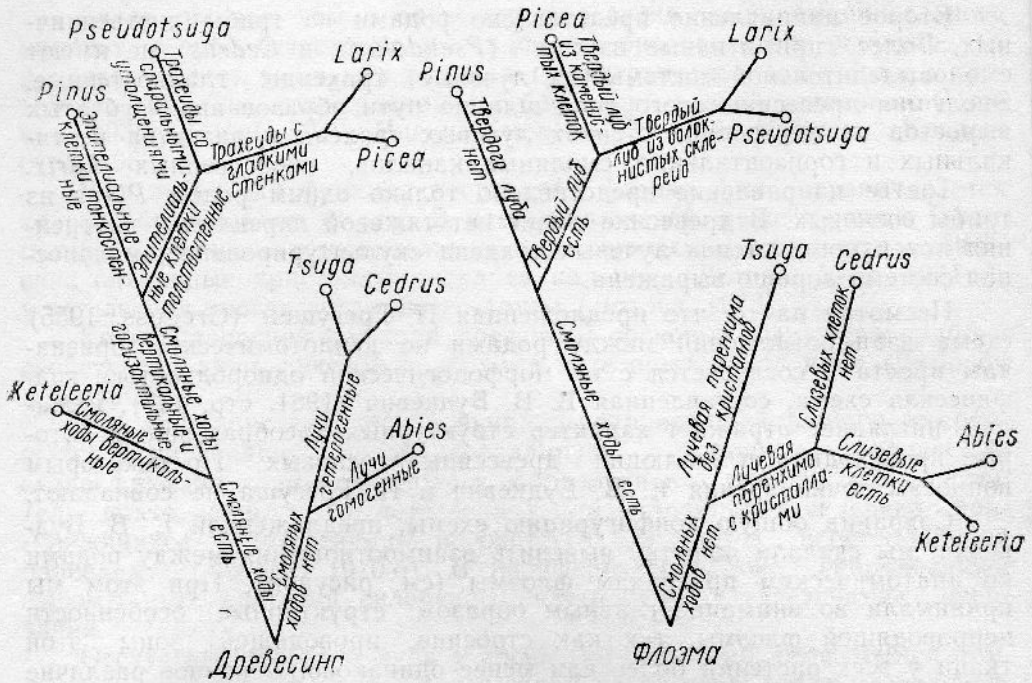


Схема взаимоотношений между родами сем. Pinaceae по анатомическим признакам древесины (по Е. В. Будкевич, 1961, с изменениями) и флоэмы. В схеме Е. В. Будкевича опущены не исследованные нами роды *Discoprinus*, *Cathaya*, *Pseudolarix* и подроды рода *Pinus* (*Haploxyton* и *Diploxyton*)

вития специализированной смоловыделительной системы, представляющей собой экологическое приспособление к жизни в суровых климатических условиях (Greguss, 1955; Лотова, 1970 а).

Эволюционные преобразования непроводящей флоэмы в разных таксонах осуществлялись по-разному и происходили в направлении узкой специализации паренхимных, механических и других гистологических элементов. В итоге это привело к большому морфологическому разнообразию признаков, многие из которых могут быть использованы в диагностических целях (см. ключ)

Ключ для определения основных родов семейства сосновых по анатомическим признакам непроводящей флоэмы

- 1 Твердый луб хорошо развит 2
- Твердого луба нет *Pinus*
- 2. Многорядные лучи на тангентальных срезах со смоляными каналами 3
- Лучи без смоляных каналов 5
- 3. Твердый луб представлен каменистыми клетками *Picea*
- Твердый луб состоит из волокнистых склереид 4

4. Волокнистые склереиды на поперечном срезе расположены широкими рыхлыми тангентальными полосами, диаметры склереид более или менее одинаковы *Larix*
 — Волокнистые склереиды расположены более или менее диффузно, размеры их диаметров различны *Pseudotsuga*
5. Луб с крупными слизевыми клетками 6
 — Слизевых клеток нет 7
6. Слизевых клеток мало. Склереиды часто причудливых очертаний. В паренхиме наряду с кубическими и коротко призматическими одиночными кристаллами иногда встречаются друзы *Keteleeria fortunei*
 — Слизевые клетки довольно обильны. Кристаллы только кубические или коротко призматические *Abies*¹
7. Кристаллы кубические или коротко призматические *Cedrus*
 — Кристаллы в виде очень длинных призм *Tsuga canadensis*

ЛИТЕРАТУРА

- Алексеева А. И. 1964. Анатомическое строение патологических смоляных ходов у кедров (*Cedrus*) «Тр. Всесоюз. заочн. лесотехн. ин-та», № 8, стр. 164—168.
- Будкевич Е. В. 1961. Древесина сосновых. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Ванин С. И. 1949. Древесиноведение. М., Гослесбумиздат.
- Вихров В. Е. 1959. Диагностические признаки древесины главнейших лесохозяйственных и лесопромышленных пород СССР. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Еремин В. М. 1972. Особенности анатомического строения коры пихт о. Сахалина. «Лесной журнал», № 3, стр. 11—14.
- Иванов Л. А. 1935. Анатомия растений. Л., Гослестехиздат.
- Качалов А. А. 1970. Деревья и кустарники. М., «Лесная промышленность».
- Крамер П., Козловский Т. 1963. Физиология древесных растений. М., Гослесбумиздат.
- Лотова Л. И. 1967. О многоядерной стадии развития ситовидных элементов и трахеид хвойных растений. «Вестн. Моск. ун-та», биология, почвоведение, № 5, стр. 137—149.
- Лотова Л. И. 1968 а. Формирование тяжелой лубяной паренхимы у хвойных растений. «Научн. докл. высшей школы», биологические науки, № 3, стр. 77—81.
- Лотова Л. И. 1968 б. Желатинизированные слои в стенках ситовидных элементов приморской сосны. «Вестн. Моск. ун-та», биология, почвоведение, № 3, стр. 90—94.
- Лотова Л. И. 1968 в. Структурные изменения вторичного луба сосен в связи с образованием корки. «Вестн. Моск. ун-та», биология, почвоведение, № 6, стр. 53—62.
- Лотова Л. И. 1969. Кристаллические включения в клетках коровой паренхимы сосен. «Вестн. Моск. ун-та», биология, почвоведение, № 3, стр. 112—114.
- Лотова Л. И. 1970 а. О смоловыделительной системе коры лиственниц. «Вестн. Моск. ун-та», биология, почвоведение, № 5, стр. 36—40.
- Лотова Л. И. 1970 б. Сходство и различия в анатомической структуре коры лиственницы, ели, жетсуги. «Вестн. Моск. ун-та», биология, почвоведение, № 6, стр. 29—36.
- Лотова Л. И. 1971 а. Анатомическая структура коры некоторых видов пихты. «Вестн. Моск. ун-та», биология, почвоведение, № 3, стр. 50—56.
- Лотова Л. И. 1971 б. Направления структурной специализации вторичной флоэмы сосновых. Четвертое Моск. совещание по филогении растений. Тезисы докладов, т. 1. Изд-во МГУ, стр. 70—73.
- Лотова Л. И. 1973. Анатомия коры *Keteleeria fortunei* Сартг. «Вестн. Моск. ун-та», биология, почвоведение, № 3, стр. 53—57.
- Москалева В. Е. 1953. О смоляных кармашках. В кн.: «Физико-механические свойства древесины». М., Гослесбумиздат, стр. 117—121.
- Раздорский В. Ф. 1949. Анатомия растений. М., «Советская наука».
- Раскатов П. Б. 1964. Структура коры белой пихты. «Лесной журнал», № 3, стр. 40—44.

¹ По В. М. Еремину (1972), у пихты Майра (*A. mayriana* Miyabe et Kudo) слизистых клеток во вторичной флоэме нет.

- 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.
- Раскатов П. Б. 1972. Об анатомической структуре коры кавказской пихты. Сообщ. АН ГрузССР», 65, № 1, 141—144.
- Северцов А. К. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.—Л., Изд-во АН СССР
- Тахтаджян А. Л. 1956. Высшие растения, т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Тахтаджян А. Л. 1966. Система и филогения цветковых растений. М.—Л., «Наука».
- Чавчавадзе Е. С. 1964. Структурная эволюция лучей вторичной древесины хвойных. Второе Моск. совещание по филогении растений. Тезисы докладов. Изд-во МГУ, стр. 90—92.
- Чавчавадзе Е. С. 1967 а. Критерии примитивности признаков паренхимы древесины хвойных. Сообщ. по анатомии и физиологии древесн. растений. Материалы к научно-техн. конфер. ЛТА им. С. М. Кирова, стр. 13—16.
- Чавчавадзе Е. С. 1967 б. К вопросу об эволюции семейств хвойных (по данным анатомии древесины). Сообщ. по анатомии и физиологии древесн. растений. Материалы к научно-техн. конфер. ЛТА им. С. М. Кирова, стр. 16—19.
- Чавчавадзе Е. С. 1971. Эволюция смоляных ходов в древесине ствола хвойных. Четвертое Моск. совещание по филогении растений. Тезисы докладов, т. 1. Изд-во МГУ
- Чавчавадзе Е. С. 1973. Классификация типов тяжелой паренхимы в древесине хвойных. «Лесной журнал», № 5, стр. 148.
- Эсау К. 1969. Анатомия растений. М., «Мир».
- Яценко-Хмелевский А. А. 1954. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1961. Краткий курс анатомии растений. М., «Высшая школа».
- Abbe L. B., Crafts A. S. 1939. Phloem of white pine and other coniferous species. «Bot. Gaz.», 100, No. 4, 695—722.
- Alfieri F. J., Evert R. F. 1968. Observations on albuminous cells in *Pinus*. «Planta», 78, No. 2, 93—97.
- Brudermann G., Koran Z. 1973. Tissue volume changes in black spruce phloem. «Canad. J. Bot.», 51, No. 9, 1649—1653.
- Esau K. 1964. Structure and development of the bark in dicotyledons. Format. Wood Forest Trees. N. Y.—L., pp. 37—50.
- Greguss P. 1955. Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest.
- Jeffrey E. C. 1926. The anatomy of woody plants. Chicago.
- 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 the United States. «Canad. J. Bot.», 46, No. 10, 1221—1228.
- Kollmann R. 1973. Cytologie des Phloems. In: Grundlagen der Cytologie. Jena, pp. 479—504.
- MacDaniels L. H. 1918. The histology of the phloem in certain woody Angiosperms. «Amer. J. Bot.», 5, No. 7, 347—376.
- Moeller J. 1882. Anatomie der Baumrinden. Berlin.
- Murmanis L., Evert R. F. 1967. Parenchyma cells of secondary phloem in *Pinus strobus*. «Planta», 73, No. 4, 301—318.
- Murmanis L., Sachs I. B. 1969. Seasonal development of secondary xylem in *Pinus strobus* L. «Wood Sci. and Technol.», 3, No. 3, 177—193.
- Outer R. W. 1967. Histological investigations of the secondary phloem of Gymnosperms. «Meded. Landbouwhogeschool Wageningen», 67, No. 7, 1—119.
- Raatz W. 1892. Die Stabbildungen im secundären Holzkörper der Bäume und die Initialtheorie. «Jahrb. Wiss. Bot.», 23, Heft 1—2, 567—636.
- Russow E. 1882. Über den Bau und die Entwicklung der Siebröhren und über Bau und Entwicklung der secundären Rinden der Dicotylen und Gymnospermen. «Sitzungsber. Naturf. Gesellschaft Dorpat», 6, 257—327.
- Sanio K. 1873—1874. Anatomie der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris* L.) «Jahrb. Wiss. Bot.», 9, 50—126.
- Sauter J. J., Braun H. J. 1968. Histologische und cytochemische Untersuchungen zur Funktion der Baststrahlen von *Larix decidua* Mill., unter besonderer Berücksichtigung der Strasburger-Zellen. «Z. Pflanzenphysiol.», 59, Nr. 5, 420—438.
- Schacht H. 1856. Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin.
- Schultze-Motel J. 1971. Gymnospermae. In: Urania Pflanzenreich. Höhere Pflanzen, 1. Leipzig—Jena—Berlin.
- Srivastava L. M. 1963. Secondary phloem in the Pinaceae. «Univ. Calif. Publ. Bot.», 36, No. 1, 1—72.

- Srivastava L. M. 1969. On the ultrastructure of cambium and its vascular derivatives. III. The secondary walls of the sieve elements of *Pinus strobus*. «Amer. J. Bot.», 56, No. 3, 354—361.
- Strasburger E. 1891. Histologische Beiträge. III. Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. Jena.
- Young D. J., Watson L. 1969. Soltwood structure and the classification of conifers. «New Phytologist», 68, No. 2, 427—432.

Поступила в редакцию
7.1 1974 г.

Кафедра высших растений
биологического факультета

L. I. Lotova
**ON THE CORRELATION OF THE ANATOMICAL FEATURES
OF THE WOOD AND PHLOEM IN THE PINACEAE**

In the paper the data of ontogenetical, morphological and topographical peculiarities of the tracheids and the sieve cells of the secondary conducting tissues of Gymnosperms are given. The genera with the wood resin canals have the horizontal resin canals and closed resin receptacles in the phloem rays. The most important feature of the Pinaceae is the presence in the phloem rays not only the reserved parenchyma cells but also the albuminous cells associated with the sieve elements. Therefore the phloem rays are usually physiologically heterogeneous. The albuminous cells of some genera die off after the sieve cells ceased. Such the rays look morphological heterogeneous in the nonconducting phloem. The article contains the scheme of the intercommunications between the genera and the key for the diagnostics of the 8 genera by the anatomical features of the nonconducting phloem.