

Количественная экология растений. М. Гордеева Т. К. 1976. Фитомасса.— В кн.: Комплекс. характеристика основн. растит. сообществ пусты. степей Центр. Казахстана. Л. Каплин В. Г. 1978. О горизонтальной структуре ценопопуляций, фитоценозов и биогеоценозов.— Изв. АН ТССР. Сер. биол., № 5. Кожевникова Н. Д., Трулевич Н. В. 1971. Сухие степи Внутреннего Тянь-Шаня. Фрунзе. Корчагин А. А. 1976. Стрессные растительных сообществ.— Полев. геоботаника, т. 5. Л. Лавренко Е. М. 1941. О взаимоотношениях между растениями и средой в степных фитоценозах.— Почвоведение, № 3. Ламанова Т. Г. 1975. Возрастной спектр, численность и жизненное состояние популяций типчака и ковыля в степных сообществах Чулымско-Енисейской котловины.— Изв. СО АН СССР Сер. биол., вып. 1. Маланьин А. Н. и др. 1973. К характеристике гарей Наурзумского бора.— Вестн. с.-х. науки Казахстана, № 10. Михайлова Н. Ф. 1975. Размещение особой одного вида относительно особой другого вида—эдификатора (к проблеме фитогеоценного поля). Автореф. канд. дис. М. Норин Б. Н. 1979. Структура растительных сообществ восточно-европейской лесотундры. Л. Работнов Т. А. 1969. Некоторые вопросы изучения ценотических популяций.— Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 74, вып. 1. Раменский Л. Г. 1937. Учет и описание растительности (на основе проективного метода) М. Риклефс Р. 1979. Основы общей экологии. М. Турков В. Г. 1977. Пространственно-временная структура лесообразующих ценопопуляций первобытных хвойно-еловых лесов Среднего Урала как фактор устойчивости их биогеоценозов.— В кн.: Информ. мат-лы Средне-Уральск. горн.-лесн. биогеоценол. стационара по итогам 1975 г., ч. 2. Свердловск. Урапов А. А. 1935. О сопряженности компонентов растительного ценоза.— Уч. зап. фак-та естеств. МГПИ, № 1. Урапов А. А. 1975. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов.— Биол. науки, № 2. Урапов А. А. 1977. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций.— В кн.: Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М. Шварц С. С. 1971. Популяционная структура биогеоценоза.— Изв. АН СССР Сер. биол., № 4. Hartshorn G. S. 1978. Tree falls and tropical dynamics. Tropical trees as living systems. London, N. Y., Melbourn. Kershaw K. A. 1973. Quantitative and dynamics plant ecology. London. Whitmore T. C. 1978. Gaps in the forest canopy. Tropical trees as living systems. London, N. Y., Melbourn.

Поступила в редакцию
15.04.80

УДК 581.824.2:582.47

ОБ ОПИСАНИИ КОРЫ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ

Л. И. Лотова

ON THE DESCRIPTION OF THE BARK OF CONIFERS

L. I. Lotova

Анатомическое изучение растений, как правило, сопровождается подробными описаниями их структурных особенностей, иллюстрированными грамотно выполненными рисунками, а по возможности и микрофотографиями. Это необходимо и при исследовании органов и отдельных тканей растений, в том числе древесины и луба. Тщательно составленные описания их строения позволяют выявить признаки, имеющие диагностическое значение, они важны для таксономии растений и изучения эволюции их проводящего аппарата.

В настоящее время мы располагаем подробными планами описания древесины лиственных и хвойных пород, составленными А. А. Яценко-Хмелевским (1954). Вторичные луб и древесина возникают из производных одной и той же меристемы — камбия; структурная эволюция этих тканей происходила более или менее параллельно, несмотря на большие физиологические различия между ними. Это позволяет при описании луба в анализе анатомических признаков принять ту последовательность, которой придерживаются ксилотомисты. Однако луб по

сравнению с древесиной более лабилен, более подвержен возрастным изменениям, приводящим в итоге к отторжению старых его участков вследствие глубокого заложения перидерм и формирования корки. Кроме того, луб — лишь часть коры, а к ее описанию приходится подходить с несколько иных позиций, чем к описанию древесины.

Плану описания коры в анатомической литературе не уделено должного внимания. Можно отметить только работу П. Б. Раскатова (1975), в которой перечислены основные требования к описанию анатомического строения коры и предложен план описания ствольной коры древесных растений. Мы согласны с П. Б. Раскатовым, что при описании коры всех древесных пород необходимо придерживаться одной и той же последовательности, однако при разработке таких универсальных планов трудно учесть всю совокупность признаков, присущую только лиственным или хвойным деревьям. Поэтому мы считаем полезным составление развернутых планов описания коры, один из которых был бы пригоден для лиственных, а другой — для хвойных пород. При описании коры молодых, главным образом однолетних, стеблей, по-видимому, наибольшее внимание следует уделять первичной коре, а подробную характеристику луба лучше давать при описании многолетней коры стволов и толстых ветвей, если, конечно, исследователь располагает этим материалом.

Кору молодых стеблей удобнее описывать снаружи внутрь. Такая последовательность соответствует правилам описания растений, принятым в морфологии. При описании анатомического строения многолетней коры более целесообразно, пожалуй, следуя совету П. Б. Раскатова, принять иной, «центробежный», порядок и после общей морфологической характеристики коры переходить к анализу особенностей луба начиная с его наиболее молодой зоны, прилегающей к камбию. Такая последовательность даст возможность получить представление не только о строении луба в определенных участках коры, но и о его возрастных изменениях, предшествующих развитию корки.

Однако одно лишь наличие развернутого плана хотя и облегчает работу, но не ликвидирует всех трудностей, возникающих при описании коры. Главная из них — отсутствие точной терминологии, наподобие той, которая используется в ксилотомических диагнозах. Этот вопрос требует специального обсуждения в фито-анатомической литературе, но пока унифицированной терминологии нет, полезно обсудить значения терминов, характеризующих структурные особенности коры хвойных. В составленном нами словаре наряду с широко распространенными терминами приведены и малоизвестные, а также термины, предлагаемые автором; некоторые из них заимствованы из ксилотомической литературы. Все термины можно разделить на две группы: топографические и гистологические, отражающие морфологические и функциональные особенности клеток.

Словарь терминов

Альбуминовые клетки (Strasburger, 1891) (белковые клетки, клетки Страсбургера (Sauter, Braun, 1968) — специализированные клетки тяжелой и лучевой паренхимы, контактирующие с ситовидными клетками с помощью односторонних ситовидных полей, в которых каллоза откладывается только со стороны ситовидной клетки.

Веретеновидная паренхима — морфологический термин (Strivastava, 1963), применяемый к прозенхимным клеткам, функционально сходным с клетками тяжелой паренхимы.

Волокна — прозенхимные клетки с толстой, обычно одревесневшей оболочкой, развивающиеся непосредственно из клеток первичных меристем или из производных камбия; у хвойных они начинают дифференцироваться в проводящем лубе (Esau, 1969) и часто располагаются тангентальными слоями.

Гиподерма — совокупность субэпидермальных рядов клеток листовых подушек, по строению отличающихся от клеток их основной ткани.

Дилатация — разрастание тканей коры в тангентальном направлении. Диффузная дилатация происходит вследствие увеличения объема тяжелой паренхимы, лучевая обусловлена сильным расширением лучей (Huber, 1961).

Дилатационная зона непроводящего луба — периферическая часть луба, граничащая с коркой, характеризующаяся преобладанием живых паренхимных или склерифицированных клеток.

Кора — вся совокупность тканей, расположенных снаружи от камбия (Раскатов, 1965). В молодых стеблях она состоит из первичной коры и вторичного луба, слагающего вторичную кору (Schacht, 1859), кора старых стволов включает луб и корку, иногда в ней долго сохраняется дилатированная первичная кора.

Корка — самая наружная мертвая часть коры, состоящая из участков луба, разделенных между собой и отделенных от непроводящего луба перидермами. Кольцевая корка характеризуется расположением перидерм на поперечных срезах сплошными кольцами, чешуйчатая — дуговидно изогнутыми перидермами ограниченной протяженности.

Лежачие клетки — клетки лучей, вытянутые в радиальном направлении, чаще всего запасющие.

Листовые подушки (Kirchner et al., 1908; Бородин, 1938) — приросшие к стеблю основания листьев.

Лучи — узкие или широкие полосы из нескольких слоев паренхимных клеток, проходящие в радиальном направлении. Для их характеристики вполне пригодна терминология, предложенная Е. С. Чавчавадзе (1979) для древесинных лучей хвойных:

веретеновидные лучи — многорядные с одним, реже — с двумя-тремя смоляными ходами;

линейные лучи — состоящие из одного-двух рядов клеток;

простые лучи — состоящие из одинаковых клеток;

сложные лучи — с альбуминовыми клетками, расположенными по краям лучей или, реже, в их середине.

Масляные клетки — разросшиеся клетки тяжелой паренхимы, часто имеющие неправильные очертания, содержащие масла и смолистые вещества (Huber, 1939; Holdheide, 1951; Васильев, 1977)

Первичная кора — зона паренхимных клеток, в однолетних стеблях расположенная под листовыми подушками, в многолетних — между непроводящим лубом и внутренней перидермой.

Перидерма — комплекс феллогена (пробкового камбия), феллемы (пробки) и феллодермы, все клетки которых расположены радиальными рядами.

Феллодерма, находящаяся внутри от феллогена, представлена паренхимными клетками, живыми или склерифицированными.

Пробка — наружная часть перидермы, состоящая либо из одинаковых клеток, либо из клеток двух-трех типов, например со слабо утолщенными опробковевшими стенками, с очень тонкими извилистыми стенками («губчатая» пробка), и клеток-феллоидов с толстыми,

слоистыми, пористыми, одревесневшими стенками («каменистая» пробка) (Moeller, 1882).

Проводящий луб, или проводящая зона луба (флоэмы), — наиболее молодая, узкая (0,3—0,5 мм) (Huber, 1939) зона клеток, прилегающая к камбию (Esau, 1964, Лотова, 1968).

Непроводящий луб, или непроводящая зона луба (флоэмы), — часть луба, расположенная снаружи от проводящей зоны и не участвующая в проведении растворов органических веществ (Лотова, 1968).

Ситовидные клетки — длинные (до нескольких миллиметров) клетки с ситовидными полями на радиальных стенках, осуществляющие транспорт ассимилятов.

Ситовидное поле — участок стенки ситовидной клетки с мелкими канальцами, совокупность которых окружена небольшим валиком оболочки.

Некоторые авторы (например, Murmanis, Evert, 1966; Курсанов, 1976) называют эти канальцы ситовидными порами. Мы не считаем возможным с этим согласиться, так как в ботанической литературе порою принято называть канал во вторичной оболочке, внутри которого проходят плазмодесмы. Канальцы ситовидного поля нельзя называть и прободениями, так как в отличие от покрытосеменных, ситовидные пластинки которых имеют прямые сквозные канальца, у голосеменных они не сквозные, а разделены посередине сложным лабиринтом из остатков клеточной пластинки и первичных оболочек двух рядом расположенных ситовидных клеток. Лабиринт заполнен фибриллярным материалом и трубчатыми структурами (Hepton, Preston, 1960; Wooding, 1966; Kollmann, 1973).

Склерейды — клетки с очень толстыми, слоистыми, пористыми одревесневшими оболочками, образующиеся вследствие склерификации паренхимных клеток. Склерейды могут быть более или менее изодиаметрическими (каменистые клетки), разветвленными и волокнистыми; последние имеют прозенхимную форму, по внешнему виду сходны с волокнами, но в отличие от них развиваются только в непроводящем лубе (Srivastava, 1963; Esau, 1969).

Склерификация — возрастные изменения клеток, сопровождающиеся утолщением и одревеснением оболочек и отмиранием содержимого клеток.

Диффузная склерификация затрагивает одиночные паренхимные клетки или небольшие их группы, массовая склерификация — почти все паренхимные клетки непроводящего луба или первичной коры.

В литературе (Ragameswaran, 1968) склерификацию клеток тяжелой паренхимы называют спонтанным склерозом, а склерификацию клеток, соприкасающихся с лучами, — контактным склерозом.

Слизевые клетки (Moeller, 1882; Srivastava, 1963) — очень крупные, обычно шаровидные, возникающие вследствие разрастания одиночных клеток тяжелой и лучевой паренхимы; содержат смолу, слизь, танины. Иногда их называют смоляными (Schacht, 1859; Alfieri, Evert, 1973). В первичной коре некоторых хвойных они могут иметь шляпообразную форму (Лотова, 1971).

Смоловместилища — одноклеточные идиобласты (масляные, слизевые клетки) или крупные межклетники, заполненные смолой, окруженные эпителиальными клетками. У хвойных имеется два типа многоклеточных смоловместилищ (Лотова, 1979).

смолоносные полости — замкнутые схизо-лизигенные цистообразные или мешковидные смоловместилища ограниченной протяженности,

возникающие обычно в непроводящем лубе; раньше такие вместилища называли гистерогенными (Moeller, 1882; Бари, 1877);

смоляные ходы — схизогенные смолоремесителища в виде длинных каналов, проходящих в продольном или радиальном направлениях.

Стоячие клетки — обычно краевые клетки лучей, более или менее вытянутые параллельно продольной оси органа; могут быть запасными и альбуминовыми.

Тяжевая паренхима — морфологический термин, применяемый для обозначения однорядных продольных тяжей паренхимных клеток; конечные клетки каждого тяжа имеют клиновидные очертания.

Тяжи однородные — состоят из функционально одинаковых клеток, например только из запасных или кристаллоносных.

Тяжи смешанные — состоят из функционально разных клеток, например запасных, альбуминовых, кристаллоносных и др.

Планы описаний коры хвойных растений

Описания составляют по результатам подробного анатомического анализа поперечных, радиальных и тангентальных срезов.

План описания коры молодого стебля

I. Очертания поперечного сечения стебля, наличие листовых подушек, их число, симметрия в расположении.

II. Листовые подушки.

1. Эпидерма: очертания клеток, особенности строения их стенок, толщина, слоистость, одревеснение, инкрустация кристаллами щавелево-кислого кальция и т. п., толщина кутикулы.

Волоски: их обилие, тип строения (простые, железистые), длина, число клеток, составляющих волосок, характер окончания (тупое, острое и т. п.).

2. Гиподерма: толщина (в числе слоев клеток), особенности топографии (слой сплошной или прерывистый), форма клеток (паренхимные или прозенхимные), очертания их поперечных сечений, толщина стенок, степень их одревеснения (сильно, слабо, неодревесневшие), особенности субэпидермальных клеток, находящихся в ложбинках между листовыми подушками.

3. Основная ткань листовых подушек: контуры поперечных сечений клеток, наличие в них содержимого, плотное или рыхлое сложение ткани, особенности перехода от листовых подушек к первичной коре стебля (резкий, постепенный), присутствие смоляных ходов.

III. Перидерма. место заложения феллогена, число рядов и очертания клеток пробки и феллодермы, наличие содержимого в клетках.

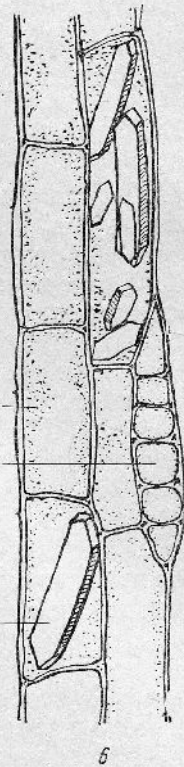
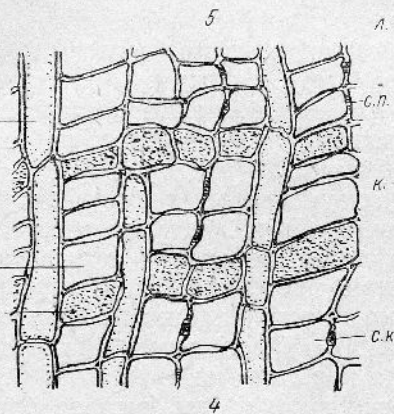
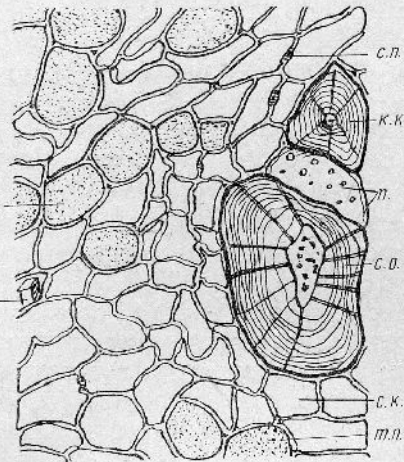
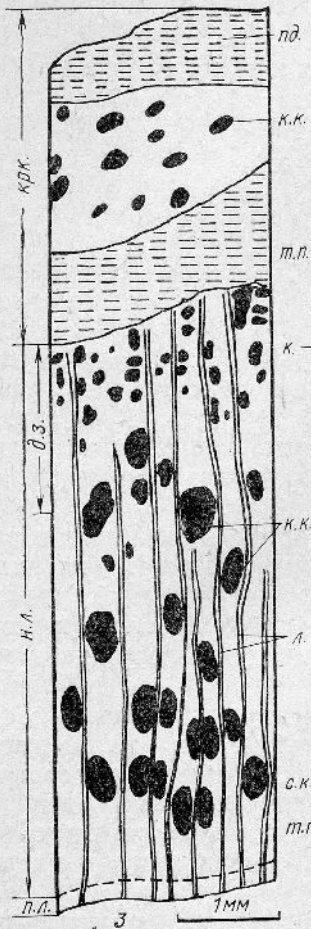
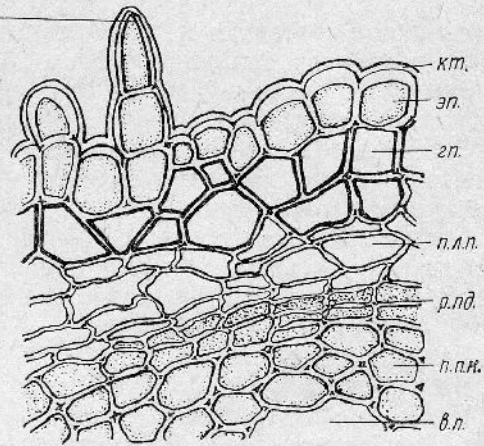
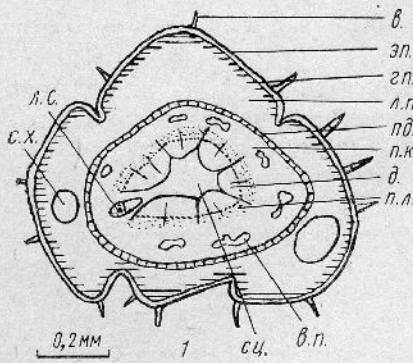
IV. Первичная кора стебля.

1. Характер основной ткани, рыхлое или плотное сложение, очертания клеток, типы клеток по особенностям содержимого (крахмалоносные, кристаллоносные, содержащие танины).

2. Листовые следы: число пучков в листовом следе, особенности их расположения и строения.

3. Механические элементы первичной коры: волокна, склереиды, их обилие, очертания поперечных сечений клеток, толщина стенок, их слоистость, наличие в них пор, степень одревеснения.

4. Смолоносная система: типы смолоремесителей, их очертания на продольных и поперечных срезах, особенности расположения.



Анатомические особенности коры тсуги канадской:

1 — схема строения поперечного среза однолетнего стебля; 2 — участок листовой подушки и первичной коры молодого стебля; 3 — схема строения поперечного среза стволковой коры; 4 — внутренняя и 5 — наружная части непроводящего луба; 6 — паренхимные клетки на тангентальном срезе непроводящего луба; л.п. — листовые подушки; п.п.п. — паренхима листовых подушек; с.х. — смоляной ход; в — волоски; эп. — эпидерма; кт. — кутикула; гп. — гиподерма; р.п.д. — развивающаяся перидерма; п.к. — первичная кора; п.п.к. — паренхима первичной коры; в.п. — воздухоносные полости; л.с. — листовый след; сц. — сердцевина; д. — древесина; п.л. — проводящий луб;

V Наружная часть центрального цилиндра стебля.

1. Наличие и расположение первичных лубяных волокон, очертания их поперечных сечений, строение стенок.

2. Вторичный луб: толщина (в сравнении с первичной корой), расположение элементов (беспорядочное, радиальными рядами, тангентальными слоями и т. п.), общий вид лучей на поперечном срезе (ровные, извилистые, узкие, широкие), наличие смолеместилещ, их строение и расположение.

План описания коры многолетних стволов и ветвей

I. Общая характеристика коры: толщина, цвет, особенности поверхности, наличие корки.

II. Анатомическая характеристика коры.

1. Гистологический состав луба, расположение элементов (беспорядочное, радиальными рядами, тангентальными слоями), выраженность слоев прироста (слои четкие, неясные, не выражены), особенности перехода от проводящего луба к непроводящему (переход резкий, постепенный).

2. Анализ структурных элементов.

Ситовидные клетки, их расположение и обилие в проводящей и непроводящей зонах, очертания поперечных сечений, их изменения при переходе из проводящей зоны в непроводящую, длина клеток, характер окончаний, расположение и очертания ситовидных полей, групповое или диффузное распределение канальцев в ситовидном поле.

Тяжевая и веретеновидная паренхима, их расположение и обилие в проводящей и непроводящей зонах, очертания поперечных сечений клеток, число клеток в тяжах, их вид в боковой проекции, состав тяжей по характеру содержимого клеток, форма кристаллов щавелево-кислого кальция, их размеры и число в клетке, длина веретеновидных клеток, содержимое клеточных полостей, расположение альбуминовых клеток.

Механические элементы: типы их строения, обилие, особенности топографии. Волокна — длина, характер окончаний (тупые, острые, пильчатые, разветвленные и т. п.). Склериды — происхождение (из клеток тяжелой или лучевой паренхимы), форма клеток (изодиаметрические, ветвистые, звездчатые, волокнистые — последние описывают так же, как волокна); строение стенок волокон и склерид: толщина, слоистость, поровость, степень одревеснения, инкрустация кристаллами щавелево-кислого кальция.

Лучи: их обилие, контуры на поперечных (ровные, извилистые) и тангентальных (линейные, веретеновидные) срезах, слоистость (высота) лучей, их состав (простые, сложные), морфологическая характеристика клеток (клетки стоячие, лежащие), содержимое клеток. При анатомическом описании структурных элементов характеристика клеток, слагающих продольную систему (ситовидные клетки, тяжелая веретеновидная паренхима, возникающие из них склериды, а также волокна), по нашим представлениям, должна предшествовать анализу лучей, составляющих поперечную (радиальную) систему луба. Такой

н.л. — непроводящий луб; *д.з.* — дилатационная зона непроводящего луба; *крк* — корка; *пд* — перидерма; *л* — лубяные лучи; *к.к.* — каменистые клетки; *п* — поры; *с.о.* — слоистая оболочка клетки; *с.к.* — ситовидные клетки; *с.п.* — ситовидные поля; *т.п.* — клетки тяжелой паренхимы; *к.* — кристаллы щавелево-кислого кальция

порядок описания оправдывается тем, что элементы, относящиеся к этим системам, являются производными разных инициалей камбия. Однако нельзя возразить и против иного порядка описания, при котором характеристика лучей приводится после анализа ситовидных клеток и тяжелой паренхимы. Правомерность такой последовательности описания определяется функциональным сходством клеток тяжелой и легкой паренхимы.

Смолоносная система: морфологические типы смоломестилищ, их происхождение (из клеток тяжелой или легкой паренхимы), очертания на поперечных и продольных срезах, расположение и обилие.

3. Дилатационная зона луба. ее ширина по сравнению со всем лубом, тип дилатации (диффузная или лучевая), сохранность ситовидных элементов, выраженность лучей (хорошо видны или незаметны), особенности склерификации (диффузная или массовая) и другие признаки.

4. Дилатированная первичная кора: ее строение, особенности склерификации, наличие смоломестилищ, их типы, строение и расположение.

III. Перидерма: число рядов и очертания клеток феллодермы, толщина стенок, степень их одревеснения, характер содержимого; пробка: ее состав, число рядов клеток, их очертания, строение стенок, характер содержимого клеток.

IV. Кorka: тип (кольцевая или чешуйчатая), сохранность в пей элементов луба, наличие межклетников и воздухоносных полостей.

Образец описания коры тсуги канадской (*Tsuga canadensis* Carr.) (рисунок)

Однолетние стебли в поперечном сечении лопастные, с 4—5-листочковыми подушками разных размеров, некоторые из них со смоляным ходом.

Клетки эпидермы крупные, в поперечном сечении округло-квадратные или округло-прямоугольные, слегка вытянутые в радиальном направлении. Кутикула желтовато-зеленая, по толщине почти равная внешним стенкам клеток, более толстым, чем боковые и внутренние. Волоски довольно обильные, одно-, реже двух- и трехклеточные, короткие, шиловидные. Гиподермы нет или она из одного-двух слоев слегка вытянутых в длину клеток, по размерам сходных с клетками эпидермы. В поперечном сечении клетки более или менее многоугольные, стенки их одревесневшие, слабо утолщенные. Под гиподермой расположено 2—3 ряда пустых паренхимных клеток, часто с извилистыми стенками. Граница между листовыми подушками и первичной корой четко выражена.

Первичная кора из 5—6 рядов округлых или овальных довольно толстостенных, преимущественно запасующих клеток, между которыми находятся крупные межклетники и воздухоносные полости неправильных очертаний. Листовые следы однолучковые, пучки коллатеральные, без обкладки из одревесневших клеток. Смолоносной системы в первичной коре нет. Первичная кора сохраняется долго и хорошо заметна в 10—15-летних стеблях, у которых она состоит из клеток, сильно вытянутых в тангентальном направлении.

Первый феллоген закладывается в наружном слое первичной коры, под листовыми подушками и в однолетних стеблях образует один, реже — два ряда клеток феллодермы и один-три ряда клеток пробки, заполненных красновато-бурым содержимым.

Луб узкий, из 8—12 рядов более или менее таблитчатых клеток, расположенных радиальными рядами. Некоторые из них содержат танины. Лучи однорядные, крупноклеточные, размеры клеток возрастают к периферии. В 10—15-летних и более молодых стеблях в лубе хорошо заметны тангентальные слои паренхимных клеток, имеются воздухоносные полости, а в наружной части луба — небольшие одиночные группы каменных клеток с сильно одревесневшими толстыми стенками.

Кора многолетних стволов толстая, бурая, глубокобороздчатая (Деревья и кустарники СССР, 1949), состоящая из вторичного луба и корки. Луб сложен ситовидными клетками, тяжелой и лучевой паренхимой и каменными клетками, возникающими в непроводящем лубе вследствие склерификации клеток тяжелой паренхимы. Расположение элементов продольной системы радиальными рядами, наиболее четко выраженное в проводящем лубе, сохраняется и в непроводящем, постепенно исчезая по направлению к дилатационной зоне. Переход от проводящей зоны луба к непроводящей постепенный, границы между слоями прироста незаметны.

Во внутренней части луба ситовидные клетки в поперечном сечении прямоугольные или почти квадратные, в наружной — сильно деформированы. На продольных срезах ситовидные клетки длинные, на концах клиновидно суженные. Многочисленные округлые ситовидные поля равномерно распределены по всей длине радиальной стенки. Канальца в пределах каждого ситовидного поля диффузные.

Паренхимные клетки на поперечных срезах в четких однорядных тангентальных слоях, разделенных 2—10 рядами ситовидных клеток, реже паренхимные клетки диффузные или в коротких тангентальных цепочках. В проводящем лубе по размерам и очертаниям поперечного сечения паренхимные клетки сходны с ситовидными, в непроводящем резко отличаются от них округлыми очертаниями и наличием в полостях бурого содержимого. На продольных срезах клетки почти квадратные или прямоугольные, длина их в 2—4 раза больше ширины. Иногда поперечные стенки слегка наклонены по отношению к продольной оси клетки. Тяжи, включающие до 20—30 клеток, преимущественно смешанные, состоящие из запасующих и кристаллоносных клеток. Кристаллы призматические, с длиной граней 20—150 мкм, шириной — 4—15 мкм. Крупных кристаллов в клетках один-два, мелких несколько.

Каменные клетки собраны в большие группы, наиболее крупные в средней части непроводящего луба. По направлению к периферии группы каменных клеток становятся мельче и многочисленнее. На поперечных срезах группы каменных клеток округлые или угловатые, на продольных — сильно вытянуты в длину, иногда веретеновидные. В плане и боковой проекции каменные клетки округлые, многоугольные или неправильных очертаний. Стенки их очень толстые, тонкослойные, с многочисленными поровыми каналами. Полости клеток часто заполнены танинами.

Лучи многочисленные (30—60 на 1 мм² тангентального среза), линейные, однорядные, высотой 2—20, чаще 5—12 клеток, обычно сложные, с двух или только с одной (Outer, 1967) стороны обрамленные альбуминовыми клетками, пустыми в непроводящем лубе. В проводящем и во внутренних слоях непроводящего луба лучи прямые, строго радиальные, в наружной части — нередко искривленные. Клетки лучей на поперечных срезах вытянуты в радиальном направлении, на тангентальных — почти округлые или овальные. Смолоносной системы в лубе нет.

Дилатационная зона, по толщине равная половине или третьей части всего луба, состоит преимущественно из округлых крупных паренхимных клеток и мелких групп каменных клеток. Дилатация диффузная. Ситовидные клетки в зоне дилатации сильно деформированы, лучи практически незаметны.

Перидерма широкая, включающая до 30 рядов тонкостенных клеток, пробки с красновато-бурым содержимым и 3—5 рядов тонкостенных клеток феллодермы, некоторые из них содержат кристаллы щавелево-кислого кальция той же формы, что и в лубе, но более мелкие.

Корка чешуйчатая. Чешуи крупные, состоящие главным образом из гипертрофированных паренхимных клеток и склереид.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Барн А. 1877 Сравнительная анатомия вегетативных органов явнотрубчатых и папоротникообразных растений. Сиб. Бородин И. П. 1938. Курс анатомии растений. М.—Л. Васильев А. Е. 1977. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л. Деревья и кустарники СССР, т. 1, 1949. М.—Л. Курсанов А. Л. 1976. Транспорт ассимилятов в растении. М. Лотова Л. И. 1968. Структурные изменения вторичного луба сосен в связи с образованием корки.—Вестн. Моск. ун-та. Биол., почвовед., № 6. Лотова Л. И. 1971. Анатомическая структура коры некоторых видов пихты.—Там же, № 3. Лотова Л. И. 1979. Смоловыделительная система коры хвойных растений.—Биол. науки, № 3. Раскатов П. Б. 1965. О некоторых терминах анатомии растений.—Бот. журн., т. 50, № 7. Раскатов П. Б. 1975. Кора дерева как объект анатомического исследования.—В кн.: Лесн. геоботаника и биология древесн. растений, вып. 3. Брянск. Чавчавадзе Е. С. 1979. Древесина хвойных. Л. Яценко Хмельевский А. А. 1954. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.—Л. Alfieri F. J., Evert R. F. 1973. Structure and seasonal development of the secondary phloem in the Pinaceae.—Bot. Gaz., vol. 134, N 1. Esau K. 1964. Structure and development of the bark in dicotyledons.—In: The formation of the wood in forest trees. N. Y. Esau K. 1969. The Phloem.—Handbuch der Pflanzenanatomie, Bd 5, Teil 2. Stuttgart. 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. Exper. Bot., vol. 11, N 33. Holdheide W. 1951. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden.—In: Handbuch der Mikroskopie in der Technik, Bd 5, Teil 1. Frankfurt a. Main. Huber B. 1939. Das Siebröhrensystem unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen.—Jahrb. wiss. Bot., Bd 88, H. 2. Huber B. 1961. Grundzüge der Pflanzenanatomie. Berlin. Kirchner O. et al. 1908. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas, Bd 1, Abt. 1. Stuttgart. Kollmann R. 1973. Cytologie des Phloems.—In: Grundlagen der Cytologie. Jena. Moeller J. 1882. Anatomie der Baumrinden. Berlin. Murmanis L., Evert R. F. 1966. Some aspects of sieve cell ultrastructure in *Pinus strobus*.—Amer. J. Bot., vol. 53, N 10. Parameswaran N. 1968. Strukturbesonderheiten von Sklereiden im secundären Phloem der Bäume.—Ber. Dtsch. Bot. Ges., Bd 81, H. 6. Outer R. W. 1967. Histological investigations of the secondary phloem of Gymnosperms.—Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen Nederland, vol. 67, N 7. 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., Bd 59, N 5. Schacht H. 1859. Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin. Srivastava L. M. 1963. Secondary phloem in the Pinaceae.—Univ. Calif. Publ. Bot., vol. 36, N 1. Strasburger E. 1891. Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen.—Histologische Beiträge, H. 3. Wooding F. B. P. 1966. The development of the sieve elements of *Pinus pinea*.—Planta, vol. 69, N 3.

Поступила в редакцию
28.08.81