

УДК 581.824:582.47

БОТАНИКА**ОПРЕДЕЛЕНИЕ СЕМЕЙСТВ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ
ПО АНАТОМИЧЕСКИМ ПРИЗНАКАМ ВТОРИЧНОГО ЛУБА***Л. И. Логова*

Приведена таблица для определения семейств хвойных по анатомическому строению луба. Главное внимание уделено особенностям расположения элементов на поперечных срезах коры, составу твердого луба, локализации кристаллов щавелевокислого кальция и строению смоловыделительной системы.

Возможность использования анатомических особенностей для выяснения систематического положения растений в настоящее время не вызывает сомнений. Наиболее успешно эта возможность реализована кислотомистами, составившими ряд определителей главнейших древесных пород по микроскопическим признакам их древесины [1, 3, 14]. Определение растений по анатомическому строению луба значительно сложнее, так как луб больше, чем древесина, подвержен возрастным изменениям, затрудняющим выявление признаков, специфичных для каждой породы. Лучше всего разработана диагностика хвойных растений, хотя число родов, которые удается определить по анатомическому строению коры, весьма ограничено [2, 15—18]. Не вызывает больших затруднений определение родов, относящихся к семействам сосновых (Pinaceae) и араукариевых (Araucariaceae) [8, 9]. В. М. Еремин и П. Б. Раскатов [4—6] считают, что по строению коры можно различать не только роды, но и виды сосновых. Между тем определение других хвойных не всегда удается. Это относится к представителям тиссовых (Taxaceae), головчатотиссовых (Cephalotaxaceae), подокарповых (Podocarpaceae), таксодиевых (Taxodiaceae), кипарисовых (Cupressaceae). По строению коры перечисленные семейства нерезко отграничены друг от друга. Нельзя не согласиться с мнением Е. В. Будкевич [1], считающей это следствием обычных для эволюции хвойных процессов параллельного развития, приведших к появлению аналогичных структур в неродственных группах растений с относительно бедным набором анатомических признаков их проводящего аппарата. И все же каждое семейство или группа семейств хвойных характеризуется совокупностью специфических признаков, которые можно использовать для их диагностики.

При определении семейств по микроструктуре коры основное внимание должно быть уделено лубу. При этом необходимо иметь в виду, что наиболее четко анатомические признаки этой ткани выражены в стволах и толстых ветвях.

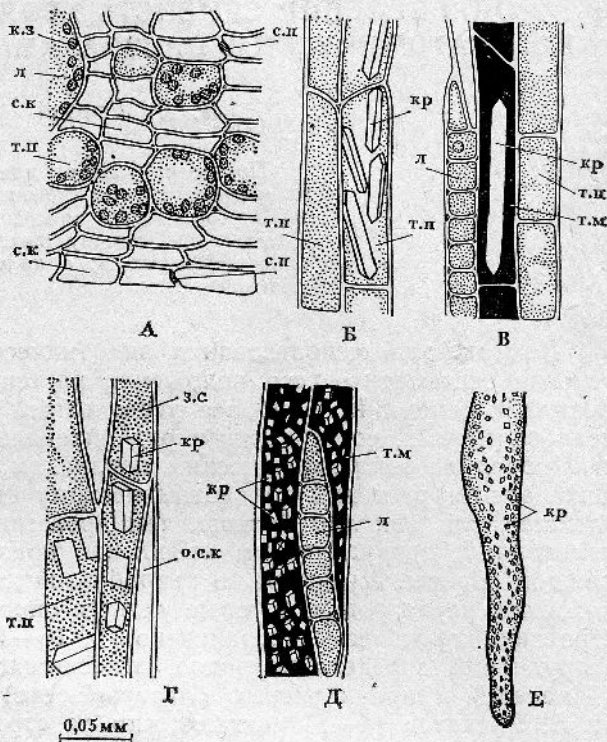
К обязательным компонентам луба всех растений относятся ситовидные элементы и паренхимные клетки, входящие в состав продольной (тяжевая паренхима) и поперечной (лучевая паренхима) систем.

Ситовидные элементы хвойных представляют собой длинные тонкостенные клетки с более или менее прямоугольными или неправильно многоугольными очертаниями поперечного сечения (рис. 1, А). На их

радиальных стенках находятся ситовидные поля — округлые, овальные или слегка угловатые участки, расположенные, как правило, в один ряд и имеющие многочисленные канальцы, которые часто называют «ситовидными порами». Такое строение проводящих элементов позволяет легко отличить луб хвойных не только от луба лиственных, но и от луба других современных голосеменных, у которых, как у гинкго и саговников, ситовидные поля, слегка вытянутые поперек стенки, расположены в несколько рядов [7].

Рис. 1. Анатомические особенности луба сосновых и араукариевых. А — поперечный срез луба сосны (*Pinus sylvestris* L.); Б — кристаллоносная паренхима сосны; В — тангентальный срез луба тсуги [*Tsuga canadensis* (L.) Carr.]; Г — кристаллоносная паренхима кедра (*Cedrus libani* Laws.); Д — кристаллоносная паренхима лжетсуги [*Pseudotsuga taxifolia* (Poir.) Britt.]; Е — волокнистая склерсида араукарии [*Araucaria araucana* (Molina) C. Koch]:

с.к — ситовидные клетки, с.п — ситовидные поля, л — лучи, т.п — клетки тяжевой паренхимы, к.з — крахмальные зерна, кр — кристаллы оксалата кальция, т.м — смолистый матрикс с танинами, з.с — крупнозернистое содержимое клетки, о.с.к — окончания ситовидных клеток



Паренхимные клетки собраны в тяжи, конечные клетки которых обычно клиновидно сужены. Число клеток в тяжах сильно варьирует; иногда встречаются веретеновидные клетки, сохранившие форму материнских клеток луба — производных веретеновидных инициалей камбия. Клетки тяжевой паренхимы могут содержать запасной крахмал, танины, смолистые вещества, кристаллы щавелевокислого кальция (рис. 1, А, В, Д). Клетки лучей функционально сходны с клетками тяжевой паренхимы, но танинов в них обычно не бывает.

По нашим представлениям, строение ситовидных клеток и лубяной паренхимы не относится к числу признаков, имеющих первостепенное значение в таксономии хвойных. Наибольшую информацию дают строение твердого луба (совокупность одревесневших элементов), локализация и форма кристаллизации щавелевокислого кальция, строение смолоносной системы и особенности расположения всех гистологических элементов на поперечных срезах коры.

Твердый луб у хвойных может состоять только из волокон, из волокон и склеренд или только из склеренд. Волокна развиваются непосредственно из материнских клеток луба и появляются уже близ камбиальной зоны. В поперечном сечении они квадратные, прямоугольные или многоугольные, нередко со слегка закругленными углами. Клеточные полости очень малы, очертания их округлые или угловатые. Стенки

волокон с несколькими, иногда плохо заметными слоями, пересеченными поровыми каналами; некоторые из них подходят к углам клетки (рис. 2, В, Г). При рассмотрении с поверхности в стенках волокон можно обнаружить тонкую штриховатость.

Склереиды возникают из клеток тяжелой и лучевой паренхимы. Наиболее часто встречаются каменные клетки (брахисклереиды) и более или менее разветвленные склереиды (астроклереиды). Стенки всех склереид очень толстые, сильно одревесневшие, тонкослойные,

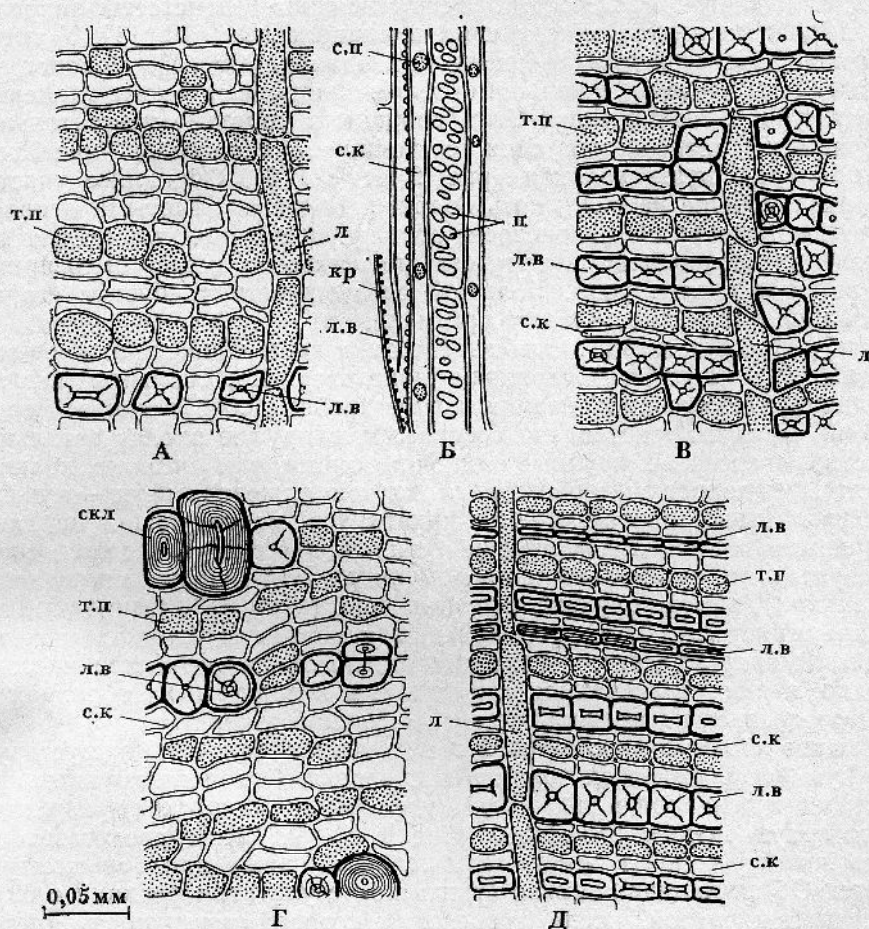


Рис. 2. Тангентальная слоистость в расположении механических элементов, А, Б — тисс (*Taxus baccata* L.): поперечный срез луба (А) и крупнопористые клетки тяжелой паренхимы (Б); В—Д — поперечные срезы луба подокарпа [*Podocarpus periifolius* D. Don (В)], тисса головчатого [*Cephalotaxus drupacea* Sieb. et Zucc. (Г)], можжевельника [*Juniperus excelsa* M. B. (Д)]:

с.к. — ситовидные клетки, с.п. — ситовидные поля, л.в. — лубяные волокна, ск.л. — склереиды, т.п. — клетки тяжелой паренхимы, л. — лучи, л.п. — поры, кр. — кристаллы оксалата кальция

с многочисленными поровыми каналами (рис. 2, Г). При интенсивном интрузивном росте паренхимных клеток образуются волокнистые склереиды, внешне сходные с волокнами. Основным критерием, позволяющим различать волокнистые склереиды и волокна, служит приуроченность склереид к непроводящему лубу.

В проводящей зоне луба всех хвойных элементы расположены радиальными рядами. У сосновых и араукариевых нет строгой закономерности в порядке чередования клеток в каждом радиальном ряду. Вследствие дилатации тяжелой паренхимы, образования и разрастания

склерейд, вызывающих смещение и деформацию тонкостенных клеток, у представителей этих семейств правильность радиальных рядов в проводящей зоне обычно нарушается [8, 9].

В лубе других хвойных имеется тенденция к расположению гистологических элементов тангентальными слоями, что объясняется синхронностью образования веретенновидными инициалами камбия материнских клеток одинаковых структурных элементов. В классических случаях однорядные тангентальные слои волокон отделены от однорядных слоев клеток тяжелой паренхимы такими же однорядными слоями ситовидных клеток (рис. 2, Д). Четырехрядная слоистость наиболее четко выражена в лубе таксодиевых и кипарисовых [10, 13]. У тиссовых, головчатотиссовых и подокарповых однорядные слои волокон часто разделены не тремя, а большим числом однорядных слоев элементов мягкого луба. Волокна могут быть собраны в короткие тангентальные тяжи, нередко встречаются слои, состоящие в некоторых местах из двух или трех рядов волокон (рис. 2, А, Г) [12]. Обширные участки луба могут вообще не содержать волокон. В связи с частыми отклонениями от четырехрядной слоистости этот признак не очень надежен для определения перечисленных семейств; не всегда он может быть применен для диагностики рода. Большой осторожности требует и его использование в качестве видового признака.

Как уже было сказано, для диагностики коры хвойных важное значение имеют особенности отложения щавелевокислого кальция (оксалата кальция). По его локализации в лубе хвойные составляют две группы. Одна из них представлена сосновыми, в другую входят остальные семейства. У сосновых крупные одиночные кристаллы оксалата кальция находятся в полостях паренхимных клеток тяжелой, реже — лучевой паренхимы (кедр, пихта). Форма кристаллов, варьирующая от длинной призматической, напоминающей стилоиды (тсуга канадская, сосна Монтезумы) до кубической или ромбоэдрической (ель, пихта, кедр, лиственница), может служить родовым признаком [8]. Одиночные кубические кристаллы оксалата кальция отмечены в клетках тяжелой паренхимы араукариевых и таксодиевых, но они встречаются настолько редко, что их наличие или отсутствие в исследуемых образцах не может отразиться на правильности определения семейства.

У всех хвойных, кроме сосновых, оксалат кальция инкрустирует наружную часть оболочек волокон и склерейд. Особенно крупные кристаллы, заметные даже при малом увеличении микроскопа, характерны для араукариевых и тиссовых (рис. 1, Е) [9, 12]. У представителей других семейств они не всегда хорошо видны даже при большом увеличении. Об их наличии можно судить по результатам реакции с 60 %-ной серной кислотой, после проведения которой поверхность клеток, содержащих оксалат кальция, покрывается щеточкой мелких игольчатых кристаллов гипса. У некоторых растений, особенно у кипарисовых, в оболочках прекративших деятельность ситовидных клеток откладывается кристаллический песок [13].

Развитие смолоносной системы, позволяющей легко отличать кору хвойных от коры лиственных древесных пород, свойственно сосновым, араукариевым и кипарисовым [11]. Смолоносный аппарат слагают радиальные, проходящие в лучах (сосновые), или продольные (араукариевые, туя западная) смоляные ходы и смолоносные полости в виде шаровидных, возникающих в лучах (сосновые), и мешковидных вместилищ, образующихся за счет клеток тяжелой паренхимы (кипарисовые). К смолоносной системе относят также слизевые (пихта, кетелеерия) и масляные (кипарисовик) клетки, содержащие, кроме смолы, масла и танины. Особенно большое внимание смолоносной системе должно быть уделено при определении коры кипарисовых, так как это, пожалуй, единственный надежный признак, позволяющий отличать ее от коры таксодиевых, не имеющих смолеместилищ [10, 11, 13].

Описанный нами сравнительно небогатый ассортимент признаков положен в основу предлагаемого ключа для определения семейств хвойных.

Таблица для определения семейств хвойных
по анатомическим признакам луба

1. Оксалат кальция откладывается в полостях клеток тяжелой, реже — лучевой паренхимы в виде одиночных кристаллов кубической, ромбоэдрической или призматической формы. Твердого луба нет или он состоит из каменных клеток или волокнистых склерейд. Смолоносная система представлена слизевыми клетками, смоляными ходами, расположенными в лучах, шаровидными вместилищами или отсутствует Сосновые (Pinaceae)
+ Кристаллоносной паренхимы нет. Мелкие кристаллы оксалата кальция инкрустируют стенки клеток, преимущественно волокон и склерейд (иногда кристаллы не заметны) 2
2. В расположении клеток на поперечных срезах коры строгой закономерности не наблюдается. Твердый луб состоит из гладкостенных волокон или волокнистых склерейд, а также из склерейд иной формы, особенно многочисленных в периферической зоне коры. Смолоносная система в виде слаборазветвленных продольных ходов. В лубе и долго сохраняющейся первичной коре много клеток, содержащих танины. В наружных слоях луба встречаются небольшие группы первичных лубяных волокон с толстыми, слабо или совсем не одревесневшими стенками Араукариевые (Araucariaceae)
+ В состав луба всегда входят волокна, начинающие дифференцироваться в проводящей зоне, близ камбия; в непроводящей зоне, кроме волокон, могут быть склерейды. В расположении волокон на поперечных срезах наблюдается тенденция к образованию тангентальных слоев, реже волокна одиночные 3
3. Тангентальные слои волокон длинные или короткие, однорядные или местами сдвоенные, реже волокна диффузные. В поперечном сечении волокон овальные, квадратные, прямоугольные или многоугольные. Между двумя слоями волокон три слоя или более тонкостенных элементов; если их три, то средний состоит из паренхимных клеток. Стенки клеток тяжелой паренхимы с очень крупными ($2 \times 2,4$ — 6×10 мкм) порами, особенно хорошо заметными на радиальных срезах наружной части непроводящей зоны луба (рис. 2, Б). Смоловместилищ нет Тиссовые (Taxaceae)
. Головчатотиссовые (Cephalotaxaceae)
. Подокарповые (Podocarpaceae)*
+ На поперечных срезах луба все клетки располагаются четкими тангентальными слоями. Однорядные слои волокон разделены тремя однорядными слоями элементов мягкого луба, внутренний и наружный из которых состоят из ситовидных клеток, средний — из клеток тяжелой паренхимы (иногда какой-либо из этих рядов, чаще всего паренхимный, не развивается). Стенки паренхимных клеток с мелкими, обычно плохо заметными порами. В поперечном сечении все волокна одинаковые или между двумя слоями волокон с очень толстыми одревесневшими стенками расположены один-два слоя волокон,

* Диагностика этих семейств затруднительна, так как по строению луба они очень сходны. В каждом семействе имеются представители с четкой и слабо выраженной тангентальной слоистостью. Наиболее крупные кристаллы в стенках волокон с размерами граней от $0,1 \times 1,3$ до $1,25 \times 3$ мкм характерны для тиссовых; слабо или совсем не минерализованы стенки волокон у головчатотиссовых. Между волокнами тангентального слоя у головчатотиссовых и подокарповых часто встречаются склерейды.

- не полностью дифференцированных: радиальные размеры их поперечного сечения значительно меньше тангентальных, стенки их более тонкие и слабее одревесневшие 4
4. Смолоносной системы нет. Склерейды, формирующиеся из клеток тяжевой и лучевой паренхимы, довольно обычны Таксодиевые (Taxodiaceae)
- + Смолоносная система представлена масляными клетками, продольными смоляными ходами и мешковидными вместилищами, развивающимися в непроводящей зоне луба. Склерейд мало или нет совсем Кипарисовые (Cupressaceae)

Литература

1. Будкевич Е. В. Древесина сосновых. — М. — Л., 1961.
2. Ванин С. И. Определитель древесных пород по коре. — В кн.: Определитель древесных пород. Л., 1940.
3. Вихров В. Е. Диагностические признаки древесины главнейших лесохозяйственных и лесопромышленных пород СССР. — М., 1959.
4. Еремин В. М. Анатомия коры видов *Picea* Советского Союза. — Ботан. журн., 1976, т. 61, вып. 5, с. 700.
5. Еремин В. М. Анатомия коры видов *Pinus* (Pinaceae) Советского Союза. — Ботан. журн., 1978, т. 63, вып. 5, с. 649.
6. Еремин В. М., Раскатов П. Б. Анатомическое строение коры пихт Советского Союза. — Ботан. журн., 1974, т. 59, № 5, с. 680.
7. Лотова Л. И. О структуре коры *Ginkgo biloba* L. — В сб.: Морфология цветковых растений. М., 1971.
8. Лотова Л. И. О корреляции анатомических признаков древесины и луба в семействе сосновых. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология, почвоведение, 1975, № 1, с. 41.
9. Лотова Л. И. Анатомические особенности коры араукариевых. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология, почвоведение, 1976, № 6, с. 56.
10. Лотова Л. И. Анатомия молодых побегов и вторичной флоэмы таксодиевых. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология, 1977, № 4, с. 21.
11. Лотова Л. И. Смоловыделительная система хвойных растений. — Биол. науки, 1979, № 3, с. 55.
12. Лотова Л. И. Об анатомии коры тиссовых, головчатотиссовых и ногоплодниковых. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология, 1979, № 3, с. 3.
13. Лотова Л. И. Анатомическая структура коры кипарисовых. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология, 1981, № 1, с. 8.
14. Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. — Л., 1979.
15. Esau K. The Phloem. Handbuch der Pflanzenanatomie. — Stuttgart, 1969, Bd. 5, Teil 2.
16. Moeller J. Anatomie der Baumrinden. — Berlin, 1882.
17. Outer R. W., den. Histological investigations of the secondary phloem of Gynposperms. — Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen. Nederland, 1967, v. 67, № 7, p. 1.
18. Srivastava L. M. Secondary phloem in the Pinaceae. — Univ. Calif. Publs. Bot., 1963, v. 36, № 1, p. 1.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 15 февраля 1981 г.