

УДК 581.822:581.824:582.47

БОТАНИКА

СМОЛОВЫДЕЛИТЕЛЬНАЯ СИСТЕМА КОРЫ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ

Л. И. Лотова

Появление смолывыделительной системы в эволюции хвойных растений обусловлено разнообразием и интенсификацией обмена веществ, усиливших адаптацию растений к условиям жизни. Первичная смолывыделительная система хвойных представлена схизогенными каналами, находящимися в первичной коре молодых побегов, вторичная развивается в лубе. У араукариевых, кипарисовых, пихты и кетелеерии из семейства сосновых в образовании смолывыделительной системы участвуют клетки тяжелой паренхимы, у представителей других родов сосновых — лучевые инициалы камбия и клетки лучевой паренхимы. Лубяные смолыместилища могут быть представлены одноклеточными идиобластами, замкнутыми схизо-лизигенными полостями, горизонтальными и вертикальными схизогенными каналами. Морфологию этих смолыместилищ, способы их образования и особенности их расположения наряду с другими анатомическими признаками необходимо учитывать при выяснении структурной эволюции вторичного луба и установлении родственных отношений между разными семействами хвойных растений.

Изучение выделительной системы растений не только имеет практическое значение (секретируемые вещества широко применяют в разных отраслях народного хозяйства), но и представляет большой теоретический интерес. В этом отношении заслуживает внимания смолывыделительная система древесины и луба хвойных растений, морфологические особенности которой могут быть использованы для выяснения структурной эволюции их проводящего аппарата и установления родственных отношений между разными семействами порядка Coniferales (Pinales).

Считая, что смолывыделение представляет собой автоматическую и быстройдействующую реакцию на поражение ствола, А. А. Яценко-Хмельевский [24] рассматривает появление смолообразующего аппарата в эволюции хвойных растений как пример подлинного ароморфоза. Активный синтез терпеноидных соединений, входящих в состав смолы, играет важную роль в повышении морозоустойчивости растений, усилении их сопротивляемости болезнетворным агентам и способности противостоят неблагоприятным последствиям механических повреждений [25, 26]. По способности ингибировать развитие патогенных организмов терпены сходны с дубильными веществами, относящимися к группе фенольных соединений [3, 31]. Неслучайно поэтому у хвойных растений клетки с дубильными веществами часто сосредоточены вокруг смолыместилищ [5]. Так как наружные ткани дерева больше, чем древесина, испытывают отрицательное действие внешних факторов, естественно, что в осуществлении защитных реакций растения важную роль играет кора.

В данном сообщении приведены результаты изучения смолывыделительной системы коры у 60 видов хвойных из семейств сосновых (Pinaceae), араукариевых (Araucariaceae), таксодиевых (Taxodiaceae), тиссовых (Taxaceae), головчатотиссовых (Cephalotaxaceae), ногоплодниковых (Podocarpaceae), кипарисовых (Cupressaceae).

Первичные смоляные каналы имеются в первичной коре молодых стеблей всех хвойных, кроме тисса [10—13, 18]. Они возникают схизогенно, выстланы тонкостенными эпителиальными клетками и окружены обкладкой из мелких паренхимных клеток, часто заполненных крахмалом. В большинстве случаев эти каналы связаны с листовыми следами, располагаются по 1—3 в листовых подушках или более глубоко в первичной коре (рис. 1).

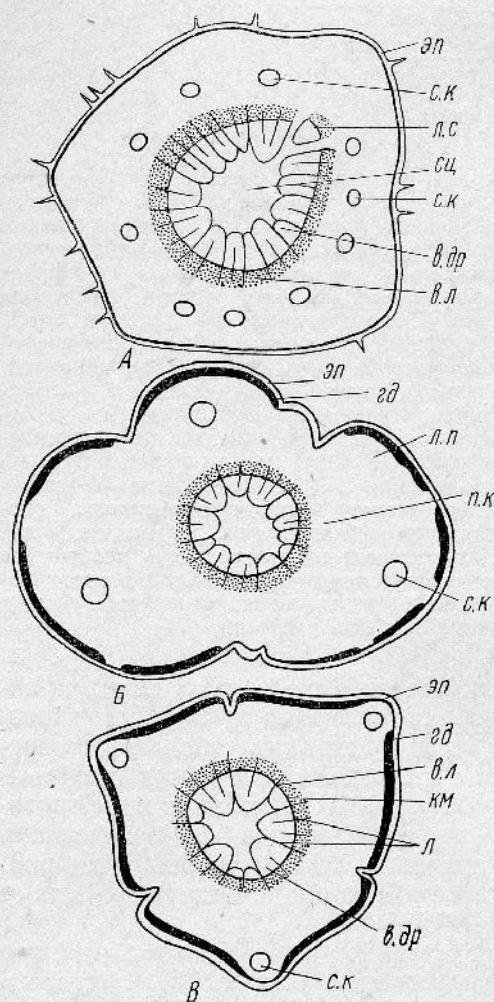


Рис. 1. Расположение первичных смоляных каналов в однолетних стеблях хвойных. А — кедр гималайский (*Cedrus deodara* Loud.); Б — секвойдендрон гигантский (*Sequoiadendron giganteum* Lindl.); В — можжевельник красный (*Juniperus oxycedrus* L.):

эп — эпидермис, с.к — смоляной канал, л.с — листовая след, с.ц — сердцевина, в.др — вторичная древесина, в.л — вторичный луб, г.д — гиподерма, л.л — листовая подушка, к.м — камбий, л — лучи, п.к — клетка тяжелой паренхимы

ляные каналы, находящиеся в листовых подушках лиственницы, так как уже на первом году жизни побега под подушками формируется перидерма [11].

При более глубоком расположении смоляных каналов они сохраняются в течение нескольких лет и сбрасываются вместе с чешуями корки после формирования внутренних перидерм. Наиболее долговечны смоляные каналы у араукариевых и пихты, у которой дилатированная первичная кора существует десятилетиями [8, 9]. У этих расте-

тами, располагаются по 1—3 в листовых подушках или более глубоко в первичной коре (рис. 1).

Первичные смоляные каналы, встречающиеся у представителей семейства сосновых, П. Б. Раскатов и В. М. Еремин [7, 21] делят на основные и дополнительные. Основные каналы, по видимому, только стеблевые, они находятся близ центрального цилиндра. Дополнительные каналы входят в стебель вместе с листовым следом или следом от укороченного побега и располагаются снаружи от основных. Число тех и других каналов варьирует не только у разных родов, но и у разных видов одного рода. Больше всего их у пихты. Пройдя вдоль стебля, дополнительные каналы либо заканчиваются слепо, либо причленяются к расположенным ниже дополнительным или основным каналам. Таким образом в первичной коре возникает довольно сложная система смолеместилещ [7].

Соглашаясь с П. Б. Раскатовым и В. М. Ереминым в том, что не все первичные смоляные каналы связаны с листовыми следами, мы не считаем удачным их разделение на основные и дополнительные. На поперечных срезах стеблей многих растений все каналы расположены в один круг, и не всегда удается установить, какие из них не связаны с боковыми органами побега (рис. 1, А).

Долговечность первичных смоляных каналов зависит от места и времени заложения феллогена. Очень рано отмирают смо-

ний смоляные каналы сильно разрастаются в тангентальном направлении.

А. Е. Васильев [5] отмечает, что синтез и секреция терпенов, в которых участвуют эпителиальные клетки, происходят лишь в период развития смоляного канала. После окончания его формирования клетки эпителия начинают синтезировать жиры, но под влиянием некоторых факторов, в том числе при повреждениях, они вновь приобретают способность образовывать терпеноидные соединения. Изменение физиологического состояния эпителиальных клеток, вероятно, может сопровождаться и изменением морфологической структуры смоловместилищ. Этим, на наш взгляд, можно объяснить, почему развитие смоляных желваков, наблюдающееся в коре пихты, обычно связано с первичными смоляными каналами [8, 19].

В первичной коре молодых побегов пихты, кроме смоляных каналов, встречаются вместилища выделений, которые можно отнести к категории идиобластов. Это шлангообразные клетки, диффузно расположенные среди клеток коровой паренхимы и отличающиеся от них не только большим поперечным сечением, но и высоким содержанием фенольных соединений, которые входят в состав смолесто-слизистой субстанции, заполняющей полость клетки. Особенно много этих идиобластов в первичной коре испанской (*Abies pinsapo* Boiss.) и алжирской (*A. pumidica* De Lannoy) пихт [13].

Вторичная смоловыделительная система развита только в лубе араукариевых, кипарисовых и сосновых. Ее образование может быть результатом деятельности камбия или следствием модификации клеток тяжелой или лучевой паренхимы, находящихся в непроводящей зоне луба. Эти смоловместилища некамбиального происхождения де Бари [2] и Мёллер [29] называют гистерогенными. Они представляют собой каналы или замкнутые образования, формирующиеся разными способами и по-разному ориентированные в стебле.

У араукариевых вторичные смоляные каналы приурочены только к непроводящей зоне луба. Они возникают из группы клеток тяжелой паренхимы, по-видимому, схизогенным путем. Каналы проходят вдоль стебля, но имеют разную протяженность. Изгибаясь, они нередко соединяются друг с другом [16].

Разнообразные типы смоловместилищ встречаются у кипарисовых, луб которых характеризуется чередованием в определенной последовательности однорядных слоев элементов, что обусловлено ритмичностью деятельности камбия. Два слоя волокон разделены тремя слоями клеток: наружный и внутренний, примыкающие к тангентальным стенкам волокон, представлены ситовидными клетками, а средний — клетками тяжелой паренхимы (рис. 2, Д). Смоловыделительная система начинает формироваться не ранее второго года жизни побега, после образования камбием двух-трех слоев лубяных волокон.

Наименее специализированные смоловместилища в виде идиобластов имеются в лубе кипарисовика Лавсона [*Chamaecyparis lawsoniana* (Andr.) Parl.]. Они представляют собой сильно разросшиеся клетки тяжелой паренхимы с угловатыми очертаниями поперечного сечения (рис. 1, А). Эти клетки называют масляными [5, 27]. Их разрастанием объясняется деформация прилегающих к ним тонкостенных элементов.

В идиобласт может превратиться любая клетка однорядного паренхимного слоя, находящегося между двумя слоями ситовидных клеток. Нередко паренхимные клетки предварительно делятся тангентальными перегородками, и в идиобласты развиваются клетки, возникшие вследствие этих делений. Так как обычно разрастание затрагивает сразу несколько соседних клеток, идиобласты располагаются короткими или длинными тангентальными тяжами. Идиобласты сильно вытянуты в продольном направлении и составляют вертикальные ряды

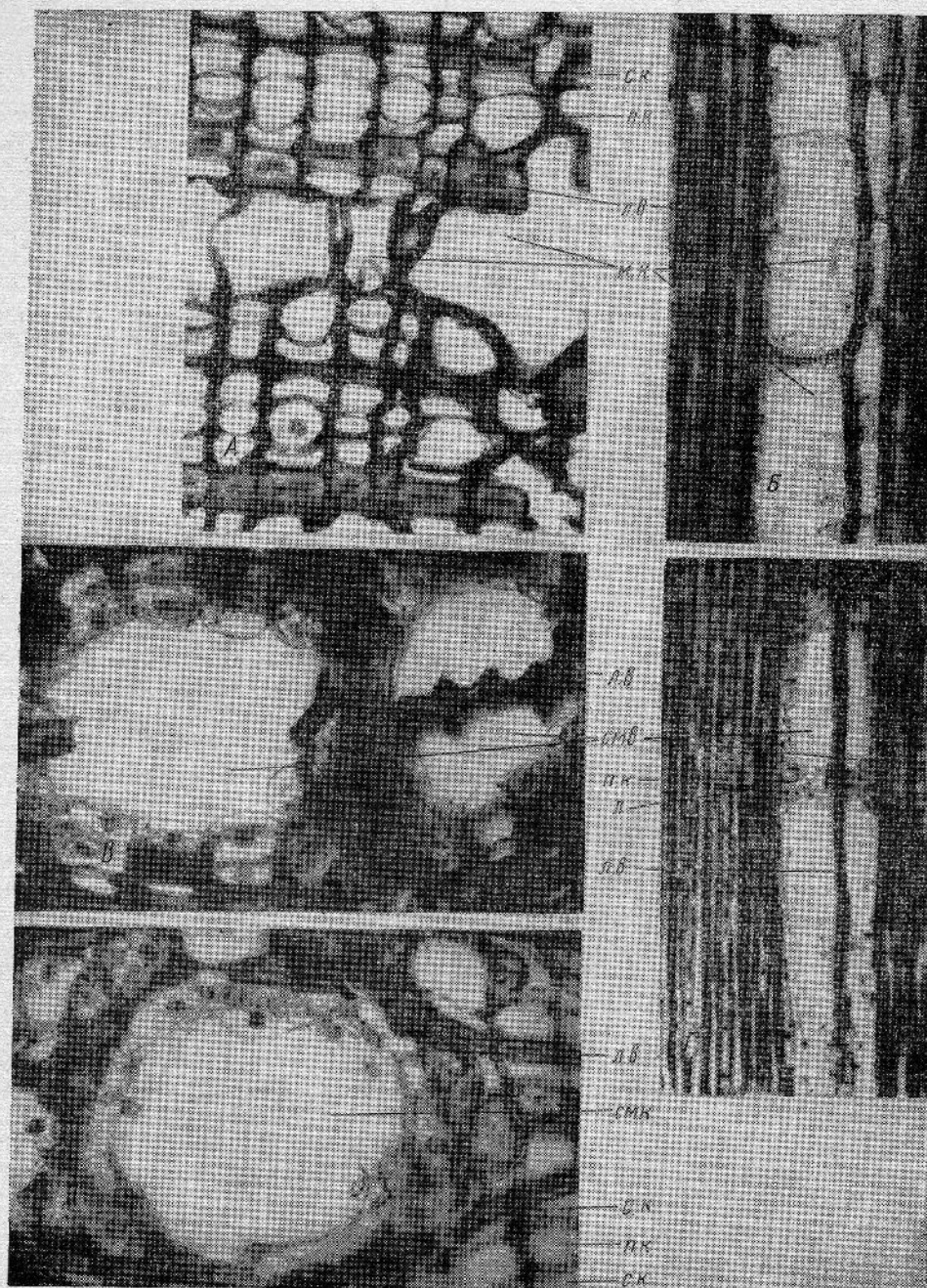


Рис. 2. Смоловместилища в лубе кипарисовых. А, Б — кипарисовик Лавсона [*Chamaecyparis lawsoniana* (Andr.) Parl.]; В, Г — кипарис вечнозеленый (*Cupressus sempervirens* Endl.); Д — туя западная (*Thuja occidentalis* L.); А, В, Д — поперечные, Б, Г — продольные срезы луба:

с. к — ситовидная клетка, п. к — клетка тяжелой паренхимы, л. в — лубяное волокно, м. к — масляная клетка, с. м. к — смоловместилище, с. м. к — смоляной канал, л — луч

(рис. 1, Б). В большинстве случаев масляные клетки развиваются центробежно: самые молодые из них приурочены к внутренним, более старые — к наружным слоям луба. Однако нередко между уже сформированными тангентальными тяжами этих клеток начинают дифференцироваться новые, поэтому можно считать, что масляные клетки появляются в лубе любого возраста.

Для большинства кипарисовых характерны морфологически более специализированные смоловместилища в виде отдельных полостей или каналов разной протяженности. Образованию этих вместилищ предшествуют деления тангентальными перегородками одиночных или двух-трех рядом расположенных клеток тяжелой паренхимы. Чаще всего деления начинаются одновременно в клетках двух соседних тангентальных слоев. В обеих группах клеток, возникших вследствие этих делений, схизогенно формируются парные межклетники — полости будущего лизиса окружающих его тонкостенных клеток. Паренхимные клетки, выстилающие полость вместилища, становятся эпителиальными. Слой волокон, разделяющий пару образовавшихся смоловместилищ, нередко разрывается, и возникает одна крупная полость (рис. 1, В, Г). Смоловместилища расположены вертикальными рядами. У можжевельника вместилища обычно короткие, у кипариса вытянуты в длину и имеют вид слепых каналов [2]. У туи западной (*Thuja occidentalis* L.) смоловместилища представляют собой вертикальные каналы, длина которых, по данным Э. И. Адамовича [1], достигает нескольких сантиметров. Эти вместилища, как правило, не бывают парными, в поперечном сечении они округлые (рис. 2, Д). Изгибаясь при прохождении по стеблю, они иногда соединяются между собой.

Как и у других кипарисовых, смоловместилища туи формируются из тяжелой паренхимы, но у туи западной они образуются преимущественно схизогенно. Смоловместилища туи складчатой (*T. plicata* D. Don.) по строению и особенностям развития сходны со смоловместилищами кипариса и можжевельника.

Таким образом, в лубе кипарисовых встречаются разные по степени морфологической специализации секреторные образования: идиобласты, полости схизо-лизигенного происхождения и вертикальные каналы, развитие которых осуществляется преимущественно схизогенным путем.

По многообразию типов смоловместилищ сосновые не уступают кипарисовым. Наряду с родами без смолоносной системы вообще (*Cedrus*, *Tsuga*) в этом семействе имеются роды, в лубе которых функцию выделения смолы выполняют идиобласты, и роды с гистерогенными вместилищами и смоляными каналами камбиального происхождения, проходящими в лучах.

Идиобласты, характерные для вторичной коры пихты (*Abies*) и кетелеерии (*Keteleeria*), обычно называют слизевыми клетками [29, 30], так как, кроме смолы, они содержат слизь и фенольные соединения. Появление этих идиобластов обусловлено сильным разрастанием отдельных клеток тяжелой, реже — лучевой паренхимы [13, 14, 30]. Число слизевых клеток у разных видов очень варьирует. Их совсем нет у пихты Майра (*A. maugiana* Miyabe et Kudo) [7], немногочисленные слизевые клетки встречаются у пихты алжирской (*A. numidica* De Lapou), очень много их у пихты одноцветной (*A. concolor* Lindl. et Gord.) [13].

Если у араукариевых, кипарисовых, у пихты и кетелеерии в формировании смоловместилищ участвует тяжелая паренхима, то у большинства родов сосновых образование смоловыделительного аппарата становится функцией лучевых инициалей камбия и паренхимных клеток лучей. У лиственницы, ели, лжетсуги, сосны система, секретирующая терпены, появляется уже в проводящей зоне луба в виде горизонтальных каналов, расположенных в многорядных веретеновидных лучах. Эти каналы представляют собой продолжение горизонтальных каналов древесины. Обычно в каждом луче проходит один канал, очень редко их два-три.

В непроводящей зоне луба в лучах могут формироваться замкнутые смоловместилища в виде цист или головчатых образований

(рис. 3). Особенно сильное развитие таких смоловместилищ, возникающих преимущественно лизигенно [29], наблюдается у видов лиственницы, характеризующихся высокой зимостойкостью: у лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.), лиственницы Сукачева (*L. sukaczewii* Djill.) и лиственницы Чекаповского (*L. czekapowskii* Szaf.) [11]. Интересно отметить, что наиболее мощной системой такихместилищ обладают виды, в коре которых мало твердого луба. Трансформация лучевой паренхимы в эпителиальные клетки и тенденция к расположению секреторных образований тангентальными тяжами, по мнению К. Эсау [23], свойственны смолоносной системе травматического типа.

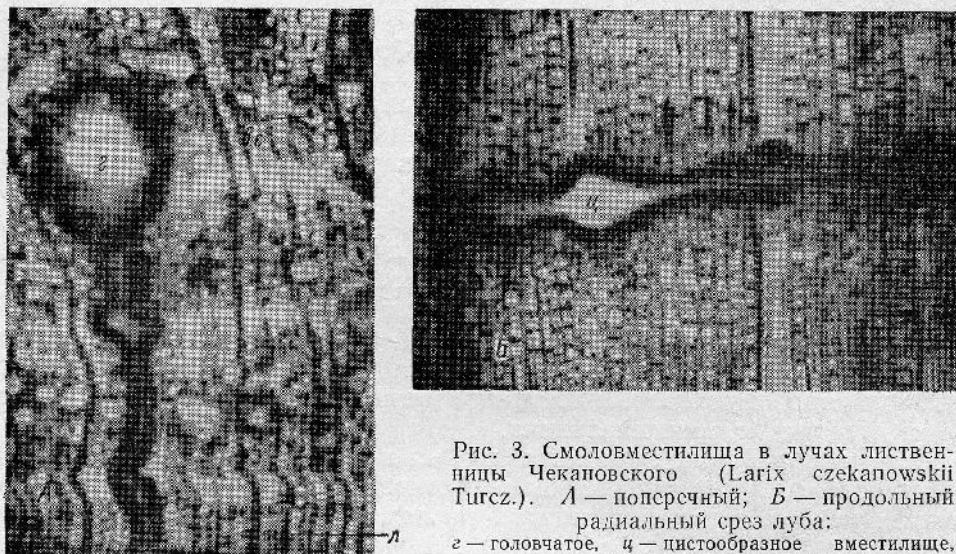


Рис. 3. Смоловместилища в лучах лиственницы Чекаповского (*Larix czekapowskii* Turcz.). А — поперечный; Б — продольный радиальный срез луба:
 г — головчатое, з — листообразное вместилище,
 л — луч, в, с — волокнистая склереида

Имеются указания [4, 26], что у кедра, в проводящем аппарате которого нет смоловыделительной системы, в лучах древесины нередко образуются травматические каналы. Если согласиться с точкой зрения К. Эсау [23], то становится понятной корреляция, отмеченная нами [11] между обилием смоловместилищ и мощностью твердого луба в коре сибирской и даурской (*L. dahurica* Turcz.) лиственниц: чем меньше в коре склерифицированных элементов, тем сильнее развита в ней смолоносная система. Развитие механической и секреторной систем в коре хвойных подчинено одной цели: предупреждению возможных повреждений. Твердый луб препятствует их возникновению, а смолообразование содействует быстрой ликвидации их последствий. Такая же корреляция между мощностью твердого луба и обилием в коре слизевых клеток отмечена П. Б. Раскатовым [20] у пихты белой (*Abies alba* Mill.) и сибирской (*A. sibirica* Ldb.).

Результаты изучения развития и строения вторичной смоловыделительной системы подтверждают высказанную нами [15] точку зрения о двух направлениях структурной специализации луба хвойных растений. В одном из них развитие секреторного аппарата обусловлено деятельностью клеток тяжелой паренхимы (араукариевые, кипарисовые), в другом его образование оказалось функцией лучевой паренхимы, приобретшей способность трансформироваться в эпителиальные клетки, и лишь у примитивных родов сосновых (пихты и кетелеерии) выделительную функцию выполняют преимущественно клетки тяжелой паренхимы.

Особенности смоловыделительной системы наряду с другими анатомо-морфологическими признаками необходимо учитывать при выяснении положения того или иного семейства в общей системе хвойных

растений. Обычно все семейства хвойных относят к одному порядку Coniferales (Pinales) [22]. В 1975 г. Кенг [28] предложил разделить его на два подпорядка. Taxineae и Pinineae. Состав первого из них, включающего семейства Taxaceae, Cephalotaxaceae, Podocarpaceae, Phyllocladaceae, не вызывает возражений, так как представители этих семейств по строению луба очень сходны [18]. Что касается второго подпорядка, то объединение в нем семейств Araucariaceae, Pinaceae, Taxodiaceae и Cupressaceae вряд ли можно считать удачным. Если учитывать строение луба, анатомические особенности которого имеют такое же важное значение для таксономии и филогении растений, как и ксилотомические признаки, то в одну группу попадают представители с тремя структурными типами вторичной флоэмы: типом Araucariaceae, типом Pinaceae и типом Taxaceae, который характерен для таксодиевых и кипарисовых [15, 17]. По анатомическому строению луба тиссовых, головчатотиссовых, ногоплодных, таксодиевых и кипарисовых составляют один морфогенетический ряд. Структурная эволюция луба в пределах этого ряда шла в направлении упорядочения в расположении элементов, обусловленного ритмичностью в деятельности камбия. В итоге это привело к четкому чередованию однорядных тангентальных слоев волокон, ситовидных и паренхимных клеток, что наиболее отчетливо выражено в лубе таксодиевых и кипарисовых [17, 18]. Заключительным этапом эволюции луба в этом ряду можно считать появление у кипарисовых смолывыделительного аппарата, увеличившего их адаптацию к условиям жизни [6]. Неслучайно поэтому кипарисовые — второе по объему семейство хвойных растений, уступающее в этом отношении лишь сосновым.

По строению луба нецелесообразно объединять в один подпорядок также семейства араукариевых и сосновых. Представители этих семейств различаются не только строением вторичной смолоносной системы, но и другими признаками, из которых в первую очередь следует отметить характер отложения минеральных соединений: у сосновых кристаллы щавелевокислого кальция откладываются в полости клетки, у араукариевых — в стенках волокнистых элементов и каменистых клеток [10, 16]. Из других хвойных активная минерализация стенок волокон кристаллами щавелевокислого кальция наблюдается у тиссовых, в меньшей степени — у головчатотиссовых [18].

Литература

1. Адамович Э. И. Смоляные вместилища у туи западной. — Ботан. журн., 1964, т. 49, вып. 3.
2. Бари А., де. Сравнительная анатомия вегетативных органов явнотрубчатых и папоротникообразных растений. С.-Петербург, 1877.
3. Блажей А., Шутый Л. Фенольные соединения растительного происхождения. М., Мир, 1977.
4. Будкевич Е. В. Древесина сосновых. М. — Л., 1961.
5. Васильев А. Е. Функциональная морфология секреторных клеток растений. Л., Наука, 1977.
6. Денисова Г. А. Распределение в растительном мире терпеноидсодержащих вместилищ. — Ботан. журн., 1976, т. 61, вып. 11.
7. Еремин В. И. Особенности анатомического строения коры пихт о. Сахалина. — Лесн. журн., 1972, № 3.
8. Еремин В. И. Анатомия смолоносной системы коры некоторых пихт, елей, лиственниц и сосен. — Биол. науки, 1975, № 3.
9. Иванов Л. А. Биологические основы добывания терпентина в СССР. М. — Л., Гослесбумиздат, 1961.
10. Лотова Л. И. Структурные изменения вторичного луба сосен в связи с образованием корки. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии и почвоведения, 1968, № 5.
11. Лотова Л. И. О смолывыделительной системе коры лиственницы. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии и почвоведения, 1970, № 5.
12. Лотова Л. И. Сходство и различия в анатомической структуре коры лиственницы, ели и лжетсуги. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии и почвоведения, 1970, № 6.

13. Лотова Л. И. Анатомическая структура коры некоторых видов пихты. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии и почвоведения, 1971, № 3.
14. Лотова Л. И. Анатомия коры *Keteleeria fortunei* Carr. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии и почвоведения, 1973, № 3.
15. Лотова Л. И. Направления структурной эволюции вторичной флоэмы хвойных. — Тезисы докладов на XII Международном ботаническом конгрессе, т. 1. Л., 1975.
16. Лотова Л. И. Анатомические особенности коры араукариевых. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии, 1976, № 6.
17. Лотова Л. И. Анатомия молодых побегов и вторичной флоэмы таксодиевых. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии, 1977, № 4.
18. Лотова Л. И. Об анатомии коры тиссовых, головчатотиссовых и ногоплодниковых. — Вестн. Моск. ун-та. В печати.
19. Никитин А. А. К вопросу о структуре и возникновении смолеместилищ пихты сибирской *Abies sibirica* Ledb. — Тр. Ботан. ин-та АН СССР, 1961, сер. 5, вып. 9.
20. Раскатов П. Б. Особенности строения коры пихты белой и пихты сибирской. — Науч. зап. Воронежск. отд. Всес. ботан. об-ва, 1968.
21. Раскатов П. Б., Еремин В. М. Смолоносная система в коре дальневосточных сосен *Pinus koraiensis* Sieb et Zucc., *P. pumila* (Pall.) Rgl. и *P. funebris* Kom. — Ботан. журн., 1971, т. 56, вып. 7.
22. Тахтаджян А. Л. Высшие растения. М. — Л., 1956.
23. Эсау К. Анатомия растений. М., Мир, 1969.
24. Яценко-Хмельевский А. А. Принципы систематики древесин. — Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР, 1948, вып. 5.
25. Яценко-Хмельевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесин. М. — Л., 1954.
26. Greguss P. Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest, 1955.
27. Holdneide W. Anatomie Mitteleuropäischer Gehölzrinden. — In: Handbuch der Mikroskopie in der Technik, Bd. 5, Teil 1. Frankfurt a. Main, 1951.
28. Keng H. A new scheme of classification of the Conifers. — Taxon, 1975, vol. 24, № 2—3.
29. Moeller J. Anatomie der Baumrinden. Berlin, 1882.
30. Srivastava L. M. Secondary phloem in the Pinaceae. — Univ. Calif. Publ. Bot., 1963, vol. 36, № 1.
31. Srivastava L. M. Anatomy, chemistry and physiology of bark. — In: International Review of Forestry Research, vol. 1. L. — N. Y., 1964.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 10 апреля 1978 г.

УДК 581.9

БОТАНИКА

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СУХОДОЛЬНЫХ ЛУГОВ И ДЕРНОВИННО-РАЗНОТРАВНЫХ СТЕПЕЙ

Н. С. Камышев

По комплексу признаков установлено различие между разнотравными степями и суходольными лугами. Предложено новое понятие «лугостепи». Суходольные луга, лугостепи и разнотравные степи сменяют друг друга в широтном направлении. В целях лучшего сопоставления сходных фитоценозов уточняются методы учета обилия, покрытия, встречаемости и других свойств фитоценозов.

На территории Орловской, Курской, Тульской, Липецкой, Рязанской и Тамбовской областей в плакорных условиях встречаются травяные фитоценозы, которые трактуются по-разному: как луговые или разнотравные степи [1, 2, 6, 15], как суходольные луга [22] или как остепненные луга [18]. Объясняется это, по-видимому, тем, что для различения их привлекались немногие признаки, нередко субъективные и порознь взятые.