

УДК 634.985 : 582.472

Л. И. ЛОТОВА

СТРУКТУРНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ ВТОРИЧНОГО ЛУБА СОСЕН В СВЯЗИ С ОБРАЗОВАНИЕМ КОРКИ

Корой обычно называют совокупность тканей стебля и корня, лежащих снару́жи от камбия, независимо от их происхождения, выполняемых функций и анатомического строения. У многолетних древесных растений различают внешнюю кору (корку, или ритидом) и внутреннюю, состоящую из вторичного луба, или вторичной флоэмы (Яценко-Хмелевский, 1961; Крамер, Козловский, 1963; Esau, 1964; Раскатов, 1965; Wagenführ, 1966).

Прикамбиальная и периферическая зоны вторичного луба различны функционально-анатомически. Поэтому Мёллер (Moeller, 1882) разделял кору древесных растений на внешнюю, соответствующую корке, среднюю и внутреннюю, резкого перехода между которыми нет. Впоследствии внутреннюю часть вторичной флоэмы, ширина которой у древесных растений не превышает 0,2—0,3 мм (Huber, 1939; Esau, 1964), стали называть активной, проводящей или функционирующей флоэмой, а периферическую ее зону, граничащую с коркой («средняя» кора, по Мёллеру), — неактивной, или нефункционирующей флоэмой (Chattaway, 1953; Srivastava, 1963; Esau, 1964).

Раннее прекращение деятельности ситовидных элементов не дает, однако, основания считать флоэму, лишенную способности осуществлять исходящий ток веществ, функционально неактивной тканью. Образованию корки предшествуют физиологические, биохимические и анатомические изменения вторичного луба, обусловленные активной деятельностью паренхимных клеток: в них увеличивается содержание крахмала, танинов, кристаллов оксалата кальция. Клетки способны метаморфизироваться в склерейды, приобретая таким образом механическую функцию (Бари, 1877; Strasburger, 1891, Имс, Мак Даниэльс, 1935; Huber, Roschal, 1938). Лубяная паренхима представляет собой также меристематический резерв коры, за счет которого возникает феллоген и осуществляется дилатация (Holdheide, 1944).

Учитывая функциональные изменения, происходящие с возрастом во вторичной флоэме древесных растений, мы предлагаем внутреннюю ее часть называть проводящей, а наружную — не проводящей флоэмой.

Изменения анатомической структуры, характерные для непроводя-

щей флоэмы, возникают вследствие давления («дилатационного патиска») (Попов, Попова, 1964) со стороны ежегодно нарастающих вторичных проводящих тканей (Бари, 1877; Раздорский, 1949, 1955). Пассивная реакция луба на это давление выражается в растяжении клеток в тангентальном направлении, их деформации и последующей облитерации. Этим изменениям наиболее подвержены ситовидные элементы, лишенные тургора из-за отмирания содержимого. Активная реакция луба

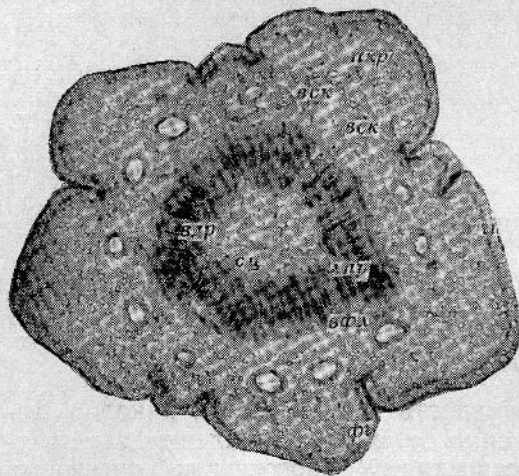


Рис. 1. Строение однолетнего побега *Pinus silvestris* (микрофотография поперечного среза): пкр — первичная кора, гп — гиподерма, вск — вертикальные смоляные каналы, фг — феллоген, вфл — вторичная флоэма, вдр — вторичная древесина; лпр — листовая прорыв; сц — сердцевина

проявляется в значительном увеличении объема паренхимных клеток и их делении (Бари, 1877; Раздорский, 1949, 1955; Holdheide, 1951; Chatterway, 1953; Srivastava, 1963; Esau, 1964). Если преобладают деления в тангентальном направлении и клетки располагаются радиальными рядами, то возникает «дилатационная меристема», отмеченная Шнейдером (Schneider, 1955) в коре лимона.

Способность к дилатации присуща как клеткам тяжелой, так и легкой паренхимы, однако одновременное участие вертикальной и горизонтальной паренхимы в этом процессе наблюдается редко (Коерпен, 1889; Holdheide, 1951).

Возрастные изменения анатомической структуры луба хвойных растений слабо освещены в литературе. Известно, что дилатация в молодых побегах происходит за счет паренхимы первичной коры, в старой коре дилатирует тяжелая паренхима, общая поверхность клеток которой на поперечных срезах коры увеличивается в десятки раз по сравнению с размерами поверхности лубяной паренхимы в проводящей флоэме (Holdheide, 1951; Srivastava, 1963). Возможность дилатации паренхимы в старой коре *Pinus silvestris* и *P. nigricans* Хольдхайде (Holdheide, 1951) отрицает.

Ниже изложены результаты изучения возрастных изменений анатомической структуры непроводящей флоэмы, предшествующих заложению феллогена, особенностей строения перидермы и корки у девяти видов сосен (таблица).

Род *Pinus* отличается от других представителей семейства сосновых отсутствием механических элементов во вторичном лубе. У некоторых видов (*P. silvestris*, *P. nigra*) механической функции лишена также первичная кора молодых побегов, состоящая из паренхимы (рис. 1). У крымской и пицундской сосен наружная часть первичной коры представлена одревесневшими толстостенными клетками гиподермы, а в первичной коре сосны Монтезумы встречаются кроме того одиночные каменистые клетки.

В однолетних побегах клетки пробкового камбия вычлениются вследствие периклиальных делений субгиподермальных клеток. Образовавшаяся перидерма отделяет от первичной коры приросшие к стеблю

Характеристика исследованного материала

Название вида	Морфологические особенности коры*	Расположение исследованных образцов коры	Место сбора образцов
<i>Pinus strobus</i> L. — сосна веймутова	серая, гладкая, у старых деревьев бороздчатая	старые ветви, молодые побеги	Батумский ботанический сад
<i>P. excelsa</i> Wall. — сосна гималайская, веймутова	светло-серая, гладкая, у старых деревьев трещиноватая	то же	там же
<i>P. longifolia</i> Roxb. — сосна длиннохвойная	черно-бурая, глубокобороздчатая	» »	» »
<i>P. montezumae</i> Lamb. — сосна Монтезумы	красновато-бурая, бороздчатая	ствол, старые ветви, молодые побеги	Никитский ботанический сад
<i>P. pithyusa</i> Stev. — сосна пицундская	серо-бурая, растрескивающаяся	то же	там же
<i>P. pinaster</i> Sol. — сосна приморская	темно-бурая, глубокобороздчатая	» »	» »
<i>P. pallasiana</i> Lamb. — сосна крымская	черная, глубокобороздчатая, в верхней части ствола красноватая	» »	» »
<i>P. silvestris</i> L. — сосна обыкновенная	красно-бурая, глубокобороздчатая, на ветках желтоватая, тонкошелушающаяся	» »	Подмосковье; Беломорская биологическая станция МГУ
<i>P. nigra</i> Agn. — сосна черная, австрийская	черная, глубокобороздчатая	ствол	г. Камышин, Опорный пункт ВНИАЛМИ

* Деревья и кустарники СССР, 1949.

основания листьев, которые постепенно сбрасываются, и стебель становится округлым в поперечном сечении.

Рост в толщину мало отражается на строении первичной коры: клетки претерпевают сравнительно небольшое поверхностное растяжение и редко делятся в радиальном направлении. При разрушении клеток в коре возникают воздушные полости.

На восьмом-девятом году жизни побега в первичной коре, конутри от вертикальных смоляных каналов, закладывается феллоген, и после развития перидермы образуется типичная кольцевая корка. Следующие феллогены возникают во вторичном лубе. Протяженность дуг пробково-

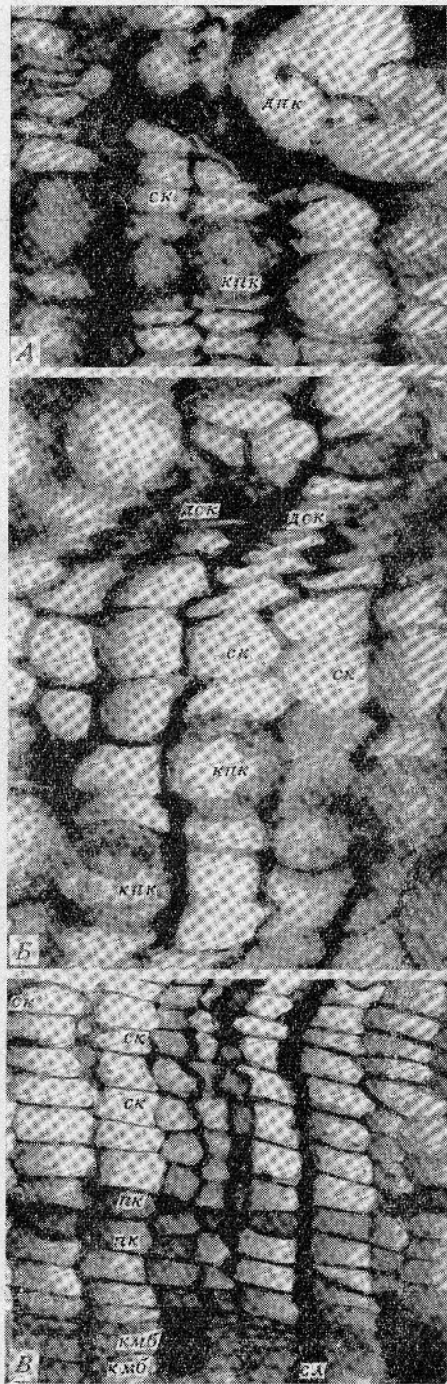


Рис. 2. Строение вторичной флоэмы *P. silvestris* (микрофотографии поперечных срезов). А — проводящая флоэма, Б, В — непроводящая флоэма; ккб — камбиальная зона, сл — сердцевинный луч, ск — ситовидные клетки, дск — деформированные ситовидные клетки на границе годовичного прироста, лк — паренхимные клетки с дубильными веществами, кпк — крахмалоносные паренхимные клетки, дпк — дилатирующие паренхимные клетки

го камбия на поперечных срезах коры постепенно уменьшается, корка становится чешуйчатой.

Вторичный луб сосны состоит из ситовидных клеток, тяжевой и лучевой паренхимы (рис. 2). По строению проводящей флоэмы исследованные виды почти не различаются; исключение — приморская сосна, ситовидные элементы и паренхимные клетки которой чрезвычайно толстостенны из-за ослизнения вторичных слоев их оболочек (Лотова, 1968).

Ситовидные клетки на поперечных срезах коры имеют квадратную, прямоугольную или слегка многоугольную форму и расположены радиальными рядами. Вблизи камбиальной зоны клетки лубяной паренхимы по размерам и форме поперечного сечения почти не отличаются от ситовидных элементов, за исключением тех клеток, в которых рано появляются дубильные вещества: на срезах они выглядят более темными, стенки их слегка выпуклы.

В непроводящей флоэме ситовидные элементы двух типов: одни из них широкопросветные, с ровными стенками, другие — уплощенные, узкопросветные, часто с извилистыми радиальными стенками. Деформация этих клеток, образующихся, по мнению Эббе и Крафтса (Abbe, Crafts, 1939), в холодное дождливое время года, облегчается наличием у них более тонких стенок, чем у широкопросветных элементов, возникающих позднее. Сжатие ранневесенних проводящих элементов происходит поздней осенью или весной следующего года (Huber, 1939), при этом большое значение имеет давление со стороны разрастающихся паренхимных клеток, которые формируются обычно в конце весны или в середине вегетационного периода (Russow, 1882; Strasburger, 1891; Huber, 1939)

Ритмичность камбиальной деятельности, обуславливающая тангентальную слоистость коры (Mohl, 1855; Strasburger, 1887, 1891; Srivastava, 1963), позволяет различать

в ней ранний и поздний луб, аналогичные ранней и поздней древесине. Границу годичного кольца составляют уплощенные ситовидные клетки (Brown, 1915; Holdheide, 1951).

В связи с тем что поздний луб часто редуцируется, границы годичных приростов не всегда заметны (Holdheide, 1951; Srivastava, 1963). Годичная слоистость хорошо выражена у *Pinus silvestris*, *P. nigra*, *P. pallasiana*, *P. strobus*, *P. excelsa*. Трудно определяется возраст коры у *P. pithyusa*. В непроводящей флоэме *P. montezumae* слои незаметны вследствие диффузного расположения паренхимных клеток. Отсутствует слоистость и в лубе *P. pinaster*, у которой рано начинается дилатация, обуславливающая сильную паренхиматизацию коры.

Сердцевинные лучи в проводящей флоэме обычно однорядные, редко содержат смоляные каналы. Внутренние клетки лучей, вытянутые в горизонтальном направлении,—крахмалоносные, периферические, более короткие,—«белковые» (Strasburger, 1891), осуществляющие физиологический контакт с ситовидными элементами с помощью односторонних ситовидных полей (Jeffrey, 1926; Srivastava, 1963).

В непроводящей флоэме сердцевинные лучи сильно извилисты (рис. 3) У *P. strobus* в периферической части коры лучи часто располагаются параллельно поверхности. Меньше всего меняется расположение лучей в лубе *P. montezumae* и *P. pinaster* (рис. 5, Б, Д). В средней и наружной зонах непроводящей флоэмы вследствие местных расширений лучей возникают смоляные вместилища, имеющие округлые, овальные или иные очертания поперечных сечений. В одном луче может быть несколько не сообщающихся между собой вместилищ в виде замкнутых полостей (рис. 3). У приморской сосны смолоносных вместилищ в сердцевинных лучах нет.

Дилатация лубяной паренхимы, обуславливающая изменение анатомической структуры непроводящей флоэмы, у большинства исследованных видов начинается на пятом-шестом году жизни луба и выражается в появлении небольших групп делящихся клеток, которые сначала сильно увеличиваются в размерах. У сосны Монтезумы эти клетки сохраняют крахмал (рис. 4, А), у обыкновенной и черной сосен делящиеся клетки бедны содержимым (рис. 2, В). Клетки делятся в различных направлениях, так что «дилатационной меристемы» (Schneider, 1955) у сосен не возникает. Дилатация сопровождается сильной деформацией ситовидных элементов, которые у сосны Монтезумы образуют участки рогового луба (рис. 4, А).

Дилатационная паренхима, объем которой возрастает в центробеж-

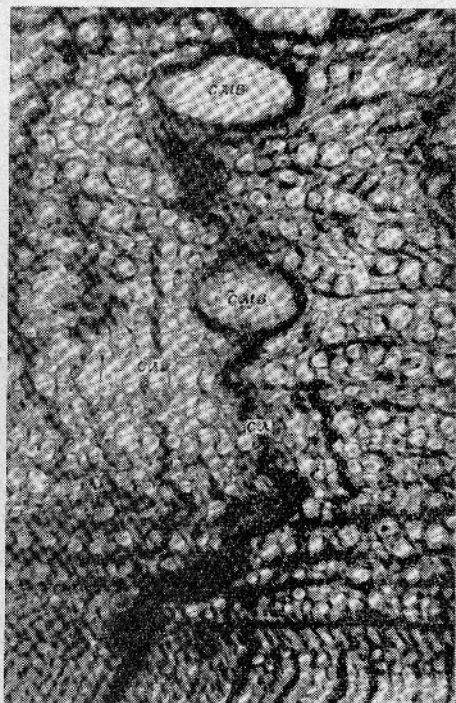


Рис. 3. Смоляные вместилища в непроводящей флоэме *P. silvestris* (микрофотография): с.л.—сердцевинные лучи, с.м.в.—смоляные вместилища

ном направлении, составляет периферическую зону непроводящей флоэмы, граничащую с коркой. Толщина этой зоны у разных видов составляет $\frac{1}{8}$ — $\frac{1}{3}$ часть от общей толщины вторичного луба (рис. 5), причем в коре ветвей она шире, чем в стволе.

У приморской сосны дилатация начинается на втором году жизни вторичной флоэмы, сразу после прекращения деятельности ситовидных элементов. По существу вся непроводящая флоэма у этого вида сосны представлена дилатационной паренхимой (рис. 5), клетки которой, имеющие пористые стенки, заполнены крахмалом. Между паренхимными

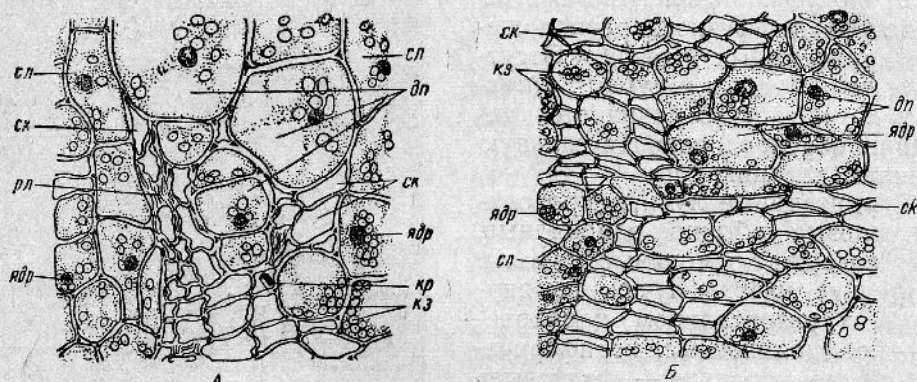


Рис. 4. Типы дилатационной паренхимы. А—дилатированные клетки тяжелой паренхимы у *P. montezumae*; Б—дилатированные клетки лучевой паренхимы у *P. excelsa*; сл—сердцевинные лучи, дп—дилатационная паренхима, ск—ситовидные клетки, рл—роговой луб, кз—крахмальные зерна, кр—кристалл оксалата кальция, ядр—ядра

клетками расположены мелкие группы деформированных ситовидных элементов.

Сердцевинные лучи, как правило, не дилатируют, за исключением длиннохвойной и гималайской сосен, у которых дилатационная паренхима часто образует косо-радиальные полосы, служащие продолжением сердцевинных лучей (рис. 5, В). Делящиеся клетки лучевой паренхимы по внешнему виду и более плотному расположению отличаются от клеток, возникших при дилатации тяжелой паренхимы (рис. 4, Б).

После формирования пограничной зоны дилатационной паренхимы во внутренних ее слоях закладывается феллоген, функционирующий один год (Strasburger, 1891; Holdheide, 1951). У всех исследованных видов наружу он откладывает каменистую пробку, представленную клетками-феллоидами с одревесневшими, утолщенными, слоистыми стенками (рис. 6), губчатую пробку, состоящую из тонкостенных элементов, по которым при сдвигании корки происходит разрыв, и типичную, слегка окрашенную пробку (Moeller, 1882; Haberlandt, 1896; Бородин, 1938; Раздорский, 1949; Holdheide, 1951; Srivastava, 1963; Kausmann, 1963). Толщина этих слоев пробки варьирует не только у разных видов, но и в пределах одного ствола.

Феллодерма обычно состоит из четырех-пяти рядов клеток, выполняющих запасную функцию. Утолщение стенок феллодермальных клеток, на возможность которого указывал Мёллер (Moeller, 1882), отмечена нами лишь у крымской сосны. Мощная феллодерма, состоящая из 15—25 рядов клеток, встречается в стволах сосны Монтезумы (рис. 5, Д). Внутренние ее клетки, сохраняющие радиальное расположение, способны к делению в антиклипальном направлении. Возможно, что увели-

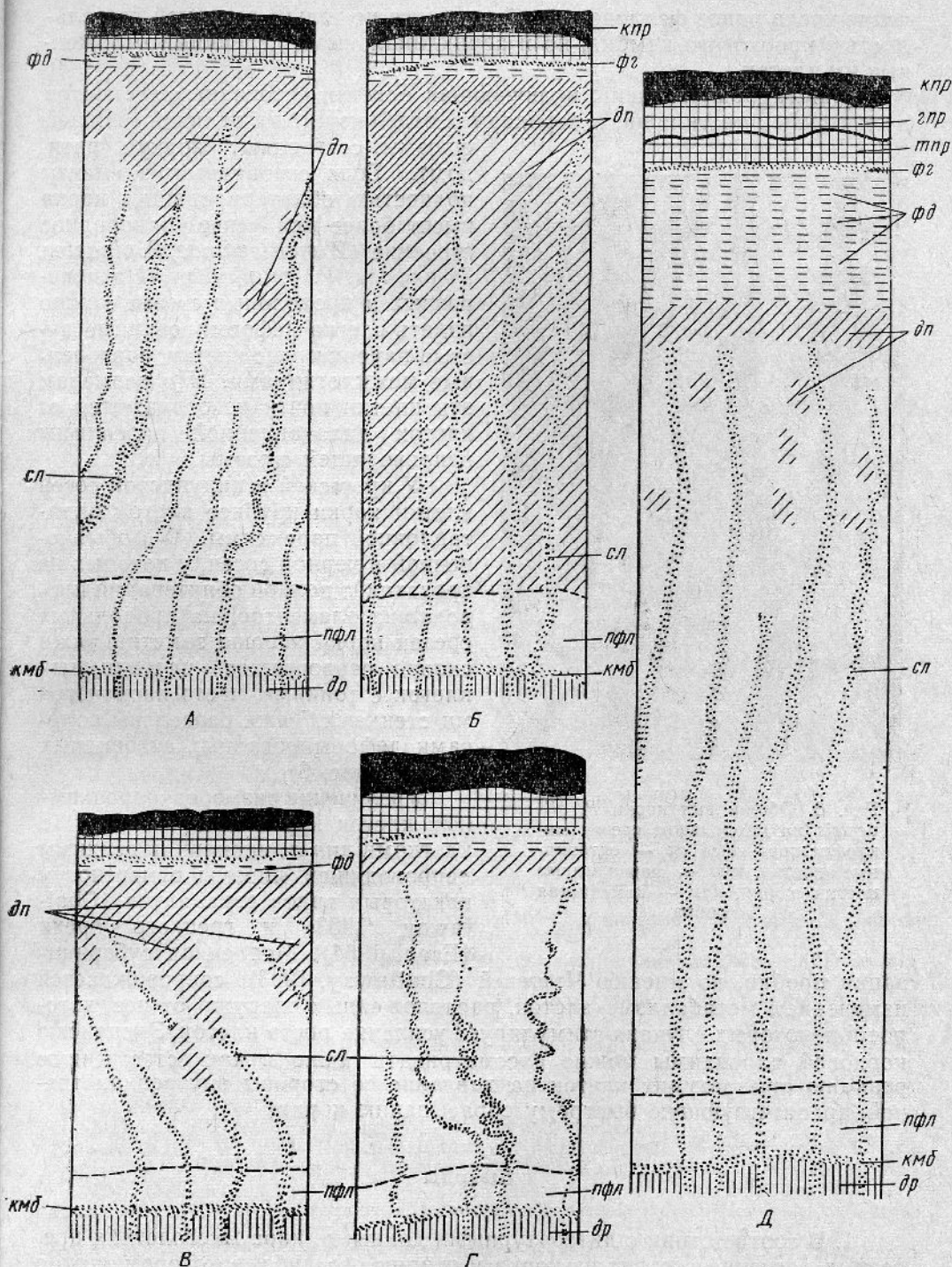


Рис. 5. Схемы строения вторичного луба сосен: А — *P. silvestris*, Б — *P. pinaster*, В — *P. excelsa*, Г — *P. pallasiana*, Д — *P. montezumae*; кпр — каменистая пробка, гпр — губчатая пробка, тпр — типичная пробка, фг — феллоген, фд — феллодерма, дп — дилатационная паренхима, сл — сердцевинные лучи, кмб — камбий, пфл — проводящая флоэма, др — древесина

чение числа рядов феллодермы объясняется не только активной деятельностью пробкового камбия, но и периклиналиными делениями отложенных им клеток.

Дилатационная ткань, включающая остатки ситовидных элементов и смоляные вместилища, и перидермы, отделяющие их от непроводящей флоэмы, составляют корку (ритидом). Если ситовидные элементы полностью облитерированы, корка имеет более или менее однородное строение (*P. montezumae*, *P. pinaster*, *P. excelsa*, *P. longifolia*). На поперечных и продольных срезах можно видеть слегка деформированные пустые паренхимные клетки, разделенные межклетниками. По размерам эти клетки почти не отличаются от клеток дилатационной паренхимы непроводящей флоэмы.



Рис. 6. Общий вид корки *P. silvestris* на продольном срезе (микрофотография); *ск* — ситовидные клетки, *пкк* — паренхимные клетки корки, *кпр* — каменная пробка

У крымской и пицундской сосен клетки корки крупнее клеток дилатационной паренхимы. У обыкновенной и черной сосен, у которых не происходит полной облитерации проводящих элементов, на продольных срезах корки хорошо заметны тяжи сильно разросшихся паренхимных клеток с тонкими, часто извилистыми стенками. Тяжи разделены полосами деформированных ситовидных клеток (рис. 6).

Увеличение размеров паренхимных клеток корки по сравнению с клетками дилатационной паренхимы непроводящей флоэмы отмечено у некоторых видов эвкалиптов (Chattaway, 1953) и грецкого ореха (Esau, 1964). Медлепная суберинизация пробки, по мнению Чэттевей (Chattaway, 1953), сопровождается изменением метаболизма клеток, расположенных снаружи от нее, которое в некоторых случаях стимулирует усиление роста клеток.

Экспансию корковой паренхимы можно рассматривать также и как естественную реакцию отмирающих клеток на давление со стороны внутренних тканей, препятствующую быстрой сбрасыванию корки.

Выводы

1. В соответствии с литературными данными, кора многолетних древесных растений состоит из корки и вторичного луба, в котором можно различить проводящую и непроводящую зоны.

2. Непроводящая флоэма сосны может быть разделена на внутреннюю, граничащую с проводящей флоэмой и характеризующуюся типичным для данного вида строением, средней, или промежуточную, в которой наблюдается образование смоляных вместилищ, увеличивается число кристаллоносных клеток и начинается дилатация, и наружную,

граничащую с коркой, состоящую из дилатационной паренхимы, в которой закладывается феллоген.

3. В дилатации участвуют клетки тяжелой паренхимы. В редких случаях возможна дилатация сердцевинных лучей.

4. Все исследованные виды характеризуются разпородной пробкой. Феллодерма состоит из четырех-пяти рядов клеток; исключение — сосна Монтезумы, имеющая более мощную феллодерму.

5. При полной облитерации ситовидных элементов возникает однородная корка, обнаруживающая одинаковое строение на поперечных и продольных срезах. При неполной облитерации проводящих клеток чешуи корки на продольных срезах имеют слоистое строение.

6. Увеличение размеров клеток, слагающих корку, по сравнению с клетками дилатационной паренхимы непроводящей флоэмы, отмеченное нами у некоторых видов сосен, Чэттевей (Chattaway, 1953) объясняет стимуляцией их роста, обусловленной изменениями метаболизма в период отмирания клеток.

ЛИТЕРАТУРА

- Бари А., дс. 1887 Сравнительная анатомия вегетативных органов явнотрачных и папоротникообразных растений. СПб.
- Бородин И. П. 1938. Курс анатомии растений. М.—Л., Сельхозгиз.
- Дерева и кустарники СССР, т. I. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1949.
- Имс А. Д. и Мак Даниэльс Л. Г. 1935. Введение в анатомию растений. М.—Л., Гос. изд-во совхозной и колхозной литературы.
- Крамер П. и Козловский Т. 1963. Физиология древесных растений. М., Гослесбуиздат.
- Лотова Л. И. 1968. Желатинизированные слои в стенках ситовидных элементов приморской сосны. «Вестн. Моск. ун-та», биология, почвоведение, № 3, стр. 90—94.
- Попов К. И., Попова Р. Р. 1964. Анатомия на растенията. София, «Наука и изкуство».
- Раздорский В. Ф. 1949. Анатомия растений. М., «Советская наука».
- Раздорский В. Ф. 1955. Архитектоника растений. М., «Советская наука».
- Раскатов П. В. 1965. О некоторых терминах анатомии растений. «Ботанич. журн.», 50, № 7, 1009—1013.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1961. Краткий курс анатомии растений. М., «Высшая школа».
- Abbe L. B. and Crafts A. S. 1939. Phloem of white pine and other coniferous species. «Bot. Gaz.», 100, No. 4, 695—722.
- Brown H. P. 1915. Growth studies in forest trees. 2. *Pinus strobus* L. «Bot. Gaz.», 59, No. 3, 197—241.
- Chattaway M. M. 1953. The anatomy of bark. 1. The genus *Eucalyptus*. «Australian J. Bot.», 1, No. 3, 402—433.
- Esau K. 1964. Structure and development of the bark in dicotyledons. «The formation of wood in forest trees». N. Y.
- Haberland G. 1896. Physiologische Pflanzenanatomie. Leipzig.
- Holdheide W. 1944. Rindenanatomische Untersuchungen. «Forstwissenschaft Centralblatt und Tharandter forstliches Jahrb.» Kriegsgemeinschaftsausgabe, Heft 1, SS. 43—45.
- Holdheide W. 1951. Anatomie mitteleuropäischer Gehölzrinden. «Handbuch der Mikroskopie in der Technik», Bd. V, Teil. 1, SS. 193—367 Frankfurt a. Main.
- Huber B. 1939. Das Siebröhrensystem unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen. «Jahrb. Wiss. Bot.», 88, Heft 2, 176—242.
- Huber B. und Roschal E. 1938. Anatomische und zellphysiologische Beobachtungen am Siebröhrensystem der Bäume, «Ber. Dtsch. bot. Ges.», 56, Heft 9, 380—391.
- Jeffrey E. C. 1926. The anatomy of woody plants. Chicago.
- Kausmann B. 1963. Pflanzenanatomie unter besonderer Berücksichtigung der Kultur- und Nutzpflanzen. Jena.
- Koepfen M. 1889. Über das Verhalten der Rinde unserer Laubbäume während der Thätigkeit des Verdickungsringes. Berlin.
- Moeller J. 1882. Anatomie der Baumrinden. Berlin.

- Mohl H., von 1855. Einige Andeutungen über den Bau des Bastes. «Bot. Zeitung», Nr. 51, SS. 889—897.
- Russow E. 1882. Über den Bau und die Entwicklung der Siebröhren und über Bau und Entwicklung der secundären Rinde der Dicotylen und Gymnospermen. «Sitzungsber. Naturf. Gesellsch. Dorpat», 6, Heft 2, 257—323.
- Schneider H. 1955. Ontogeny of lemon tree bark. «Amer. J. Bot.», 42, No. 10, 893—905.
- Srivastava L. M. 1963. Secondary phloem in the Pinaceae. «Univ. Calif. Publs. Bot.», 36, No. 1, 1—69.
- Strasburger E. 1887. Das botanische Practicum. 2. Aufl. Jena.
- Strasburger E. 1891. Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in der Pflanzen. Histologische Beiträge, Heft 3. Jena.
- Wagenführ. R. 1966. Anatomie des Holzes unter besonderer Berücksichtigung der Holztechnik. Leipzig.

Поступила в редакцию
25.1 1968 г.

Кафедра
высших растений
