

4. Ховленд С. Научение и сохранение заученного у человека. — В кн. Экспериментальная психология. М., 1963, т. 2, с. 124—223.
5. Razgan G. Semantic, syntactic and phonotigraphic generalization salivary conditioning. — Journ. Exp. Psychol., 1949, v 39, p. 342—350.

Рекомендована кафедрой физиологии высшей нервной деятельности Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 15 апреля 1987 г.

УДК 581.824

БОТАНИКА

СТРУКТУРНЫЕ ОСОБЕННОСТИ ЛУБЯНЫХ ЛУЧЕЙ ХВОЙНЫХ И ЛИСТВЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ ПОРОД В СРАВНЕНИИ С ИХ ДРЕВЕСИННЫМИ ЛУЧАМИ

Л. И. Лотова

В работе обсуждаются классификации древесинных лучей и возможность их применения к лубяным лучам. Структура лубяных лучей нестабильна. Инициалы лубяных и древесинных лучей могут соединяться и расщепляться. Этот процесс происходит не только в камбиальной зоне, но и в непроводящем лубе. У некоторых лиственных пород лубяные лучи дилатируют. В связи с возрастными изменениями диагностическая ценность лубяных лучей невелика.

The classifications of wood rays and the possibility of their adaptation to phloem rays are discussed. The structure of phloem rays are not stable. The phloem and wood ray initials may joint and splitting. This process may occur not only in the cambial zone, but also in nonconducting phloem. The phloem rays dilatation of some leaf-bearing trees takes place. The diagnostic value of phloem rays are not great because of the aging changes.

Появление в эволюции растений вторичного утолщения, наиболее активного у древесных форм, сопровождалось усложнением строения их проводящих тканей, одним из которых было развитие лубодревесинных лучей, осуществляющих радиальную связь между древесиной и лубом, а также между разными слоями приростов этих тканей. Образование лучей — следствие дифференциации камбия на 2 типа инициалей: веретеновидные и генетически связанные с ними лучевые. Последние могут отчленяться от одного из концов веретеновидной клетки, от ее средней части при так называемом боковом делении, нередко они возникают вследствие сегментации или элиминации веретеновидных клеток [21, 22]. Делясь периклинально, лучевые инициалы отделяют внутрь или наружу производные, дифференцирующиеся в клетки древесинного или продолжающего его лубяного луча. Антиклинальные деления лучевых инициалей и (или) их дериватов, не вышедших еще за пределы камбиальной зоны, обуславливают расширение лучей, а деления в плоскости, перпендикулярной продольной оси органа, — увеличение их длины (высоты).

Кроме изменений рядности и слойности более существенные возрастные преобразования древесинным лучам в нормальных условиях не свойственны; исключение составляют только лучи древесины, характеризующихся разными аномалиями строения [1, 5]. Это позволяет использовать их структурные особенности для диагностики древесины и выяснения общих вопросов анатомической эволюции этой ткани. Неслучайно поэтому разработке терминологии, применяемой при описании древесинных лучей и их классификации, в ксилотомической литературе уделено большое внимание [7, 9, 10, 19].

Слабый интерес к изучению лубяных лучей объясняется, по-видимому, утвердившимся в литературе взглядом на них как на структуры, во всех отношениях сходные с древесинными лучами. Хотя оба типа лучей возникают из производных одних и тех же инициалей и топографически представляют собой, по существу, единую систему, тот факт, что лубяные лучи входят в состав функционально и анатомически иной по сравнению с древесинной тканью, занимающей в стволе дерева периферическое положение, определяет их некоторые особенности; одни из них имеют диагностическое значение, другие отражают общие закономерности возрастных изменений луба.

В настоящей работе приведены результаты анатомического исследования лубодревесинных лучей у представителей более 50 родов хвойных и лиственных пород, осуществленного с целью выявления общих и частных особенностей, присущих древесинным и лубяным лучам, и выяснения возможности применения к последним терминологии, принятой в ксилотомии.

Строение лубодревесинных лучей обычно определяют терминами «гомогенный» и «гетерогенный» [10]. Принимая во внимание, что по генезису все клетки лучей одинаковые, а морфологически и функционально они могут быть разными, А. Л. Тахгаджис [6, 7] предложил заменить эти термины семантически более правильными — «гомоцеллюлярный» и «гетероцеллюлярный», отражающими однородность или неоднородность состава лучей. Лучше всего эти термины характеризуют древесинные лучи лиственных пород. Гомоцеллюлярным называют луч, состоящий из одинаковых клеток, гетероцеллюлярным — состоящий из 2 или 3 типов клеток: лежащих, вытянутых в радиальном направлении, стоячих, высота которых больше их ширины, и так называемых квадратных, или черепитчатых [10]. В литературе отмечено [8, 10], что, если исходить из такого определения понятий гомо- и гетероцеллюлярности, то к древесинным лучам некоторых хвойных (сосна, ель, лиственница, жетсуга), состоящим из лучевых трахеид и лежащих запасающих клеток, термин «гетерогенный», широко распространенный в литературе, не может быть применен, так как лучевые трахеиды обычно не являются стоячими клетками. Е. С. Чавчавадзе [9] называет эти лучи сложными, а лучи без трахеид, характерные для большинства хвойных, — простыми.

Эти термины мы [3] предложили распространить и на лубяные лучи хвойных: сложные лучи состоят из лежащих клеток запасающей паренхимы и расположенных по краям лучей клеток Страсбургера, имеющих цитоплазматические контакты с ситовидными элементами и аналогичных поэтому сопровождающим клетками флоэмы покрытосеменных; простые лучи состоят только из запасающих клеток (у растений с такими лучами клетки Страсбургера находятся в тяжелой паренхиме). В непосредственной близости к камбиальной зоне клетки Страсбургера обычно оказываются стоячими [18], в более наружной части проводящего луба морфологические различия между функционально разными клетками постепенно нивелируются, сложный луч приобретает вид простого (гомоцеллюлярного) луча.

Четко разграничить простой и сложный лубяные лучи хвойных, по-видимому, нельзя. У некоторых видов этих растений лубяной луч, начинающий формироваться в камбиальной зоне и представляющий собой однослойную однорядную пластинку [11, 13], состоит только из клеток Страсбургера, т. е. он оказывается функционально и морфологически простым. Возрастание слойности луча приводит к дифференциации в его внутренней части клеток запасающей паренхимы — луч становится сложным. У туи западной (*Thuja occidentalis* L.) в молодых ветвях и стволах развиваются только простые лубяные лучи, в старых — встречаются и сложные [12]. При переходе в непроводящую зону луба клетки Страсбургера в сложных лучах отмирают и сдавли-

ваются разрастающимися краевыми клетками запасающей паренхимы — луч снова приобретает характер простого луча, но функционально отличного от луча, начинающего свое развитие. Естественно, что такая возрастная смена функций может происходить только у лубяных лучей, большинство клеток которых сохраняет способность к росту и делению.

Сложность строения веретеновидных лубяных лучей хвойных, внешне сходных с такими же лучами древесины, объясняется не только наличием в них клеток Страсбургера, но и трансформацией некоторых внутренних клеток в эпителиальные клетки смоляных ходов. В непроводящем лубе эти лучи могут формировать дополнительные смолеместилиты вследствие локальных расширений смоляных ходов или новые смоляные ходы, нередко встречающиеся у лиственницы [2, 4]. В древесинных веретеновидных лучах обычно развивается по одному смолянному ходу.

У хвойных лубяные лучи, как правило, не дилатируют, на поперечных срезах коры они хорошо заметны не только в живом лубе, но нередко и в чешуях корки.

По разнообразию лубодревесинных лучей лиственные породы превосходят хвойные. В классификации древесинных лучей, разработанной Крибсом [19], учтены характер окончаний лучей на тангентальных срезах, а также возможность сочетания лучей разной рядности. Окончания тангентальных сечений гетероцеллюлярных лучей длинные, гомоцеллюлярных — короткие, те и другие могут быть однорядными и многорядными. Наличие в древесине только многорядных лучей коррелирует с их гомоцеллюлярностью. Возможные филогенетические связи этих типов лучей показаны в работах А. Л. Тахтаджяна [6, 7], в которых смешанно-гетерогенные лучи с длинными окончаниями приняты за исходный для эволюции лучей тип. Так как в одной древесине не сочетаются гомо- и гетероцеллюлярные лучи, характер их окончаний на тангентальных срезах оказывается довольно стойким диагностическим признаком.

Из литературы известно [8], что клетки, слагающие древесинные лучи лиственных пород, составляют 3 функциональных типа. 1) передающие, расположенные обычно по краям луча и имеющие поровые контакты с проводящими элементами (в гетероцеллюлярном луче это стоячие клетки); 2) передвигающие, находящиеся во внутренних слоях луча (лежачие клетки); 3) запасающие, преимущественно краевые (в гетероцеллюлярном луче стоячие). Браун с соавторами [14—17] называют передающие клетки контактирующими, а передвигающие — изолирующими. В самых молодых лучах изолирующих клеток нет, они дифференцируются по мере увеличения слойности лучей. Наиболее примитивными авторы считают лучи, сложенные стоячими клетками, наиболее высокоорганизованными — лучи из лежачих клеток; гетероцеллюлярные лучи занимают промежуточное положение. Линейные однорядные лучи в эволюционном отношении стоят на более низкой ступени развития, чем веретеновидные многорядные.

Если учитывать функциональные особенности лучевых клеток, то все полностью сформированные древесинные лучи лиственных пород оказываются гетероцеллюлярными, хотя морфологически они могут быть и гетеро-, и гомоцеллюлярными.

В связи с этим возникает вопрос о целесообразности использования этих терминов. Не лучше ли придерживаться единой классификации лучей, приемлемой и для хвойных, и для лиственных пород, и называть все лучи, состоящие из морфологически разных типов клеток, сложными, а состоящие из морфологически одинаковых клеток — простыми. Вряд ли могут возникнуть сомнения в том, что лучевые трахеиды морфологически так же сильно отличаются от клеток запасающей паренхимы, как и стоячие клетки отличаются от лежачих.

В лубе лиственных пород можно выделить те же типы строения лучей, что и в их древесине, однако нередко среди обычных гомоцеллюлярных лучей (рис. 1, А) с короткими окончаниями тангентальных сечений (рис. 1, Г) встречаются и лучи с длинными окончаниями, как у березы (*Betula pubescens* Ehrh.) С возрастом различия между этими лучами постепенно сглаживаются, и у всех лучей окончания становятся короткими. Типичные сложные лучи, состоящие из стоячих, ле-

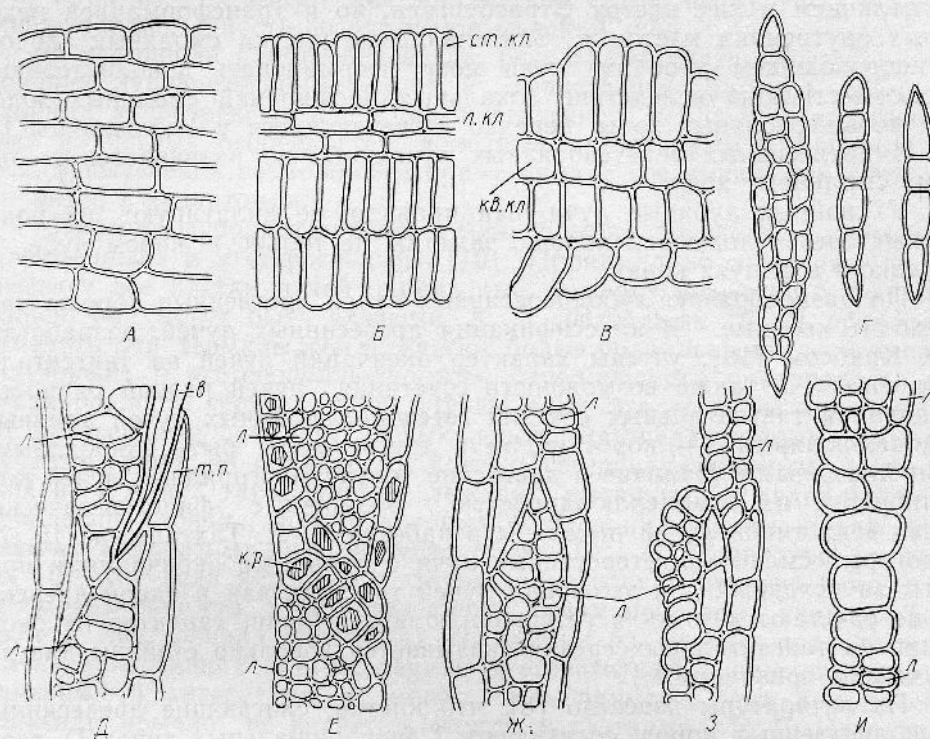


Рис. 1. Структурные особенности лубяных лучей лиственных древесных пород во внутренних слоях луба. А—В—строение лучей на радиальных срезах; Г—И—строение лучей и их фрагментов на тангентальных срезах луба (А, Г—*Betula pubescens* Ehrh., Б—*Lonicera xylosteum* L., В—*Viburnum opulus* L., Д, З—контактирующие лучи *Castanea sativa* Mill. и *Fraxinus excelsior* L., Е, Ж—сближенные лучи *Ulmus pumila* L. и *Fraxinus excelsior*, И—соединившиеся лучи *Fraxinus excelsior*):

в—волокно, к. р.—кристаллы оксалата кальция, л—лучи, т. п.—тяжелевая паренхима, л. кл.—лежащие клетки лучей, кв. кл.—квадратные клетки лучей, ст. кл.—стоячие клетки лучей

жачих и квадратных клеток, характерны для представителей семейства *Caryophyllaceae* (рис. 1, Б, В). жимолости (*Lonicera xylosteum* L.), калины (*Viburnum opulus* L.), бузины (*Sambucus racemosa* L.).

Обсуждаемые признаки лубодревесинных лучей не дают полного представления о строении радиальной системы проводящих тканей каждой конкретной породы. Неслучайно поэтому А. А. Яценко-Хмельевский [10] большое внимание обращает на расположение лучей на тангентальных срезах, их тенденцию к сближению и агрегации.

По очертаниям на тангентальных срезах и ширине лубяные лучи, как и древесинные, могут быть линейными, одно-трехрядными, и веретеновидными, многорядными (рис. 1, Г, 2, А), по распределению на тех же срезах — диффузными, сближенными, контактирующими, агрегатными. Диффузные лучи расположены поодиночке, сближенные лучи могут быть разделены 1—2 слоями клеток продольной системы, чаще всего тяжами запасяющей, реже — кристаллоносной паренхимы (рис. 1, Е) или ситовидной трубкой; контактирующие лучи соприка-

саются либо концами (рис. 1, Д), образуя двоянные лучи, либо боковыми поверхностями. Сближенность лучей может быть следствием образования новых лучевых инициалей рядом суже существующим лучом, результатом расщепления многослойного луча на несколько самостоятельных или не завершившегося процесса срастания низких лучей.

Такие преобразования радиальной системы проводящих тканей отмечены в камбиальной зоне хвойных [20, 22] — в тех ее слоях, в которых уже начинается дифференциация структурных элементов древесины. Расщепление луча происходит вследствие неравномерного разрастания одной из его клеток, которая затем «встраивается» в находящийся рядом тяж клеток осевой паренхимы, а соединение лучей, которое может привести к их срастанию, — в результате вставания между концевыми клетками лучей клеток тяжелой паренхимы, постепенно приобретающих вид обычных лучевых клеток.

Те же изменения свойственны лубяным лучам, но они происходят не только в зоне луба, прилегающей к камбию, но и по всей толщине этой ткани. При этом у лиственных пород описанные преобразования лучей встречаются чаще, чем у хвойных.

Картины, которые можно интерпретировать как расщепление или соединение лубяных лучей, показаны на рисунке 1, Ж, З, И. На рисунке 1, И встроившиеся между двумя соседними по вертикали лучами клетки осевой паренхимы уже не имеют типичного для них строения, но еще не приобрели характер лучевых клеток.

Сближенность и контактирование лучей — необходимые условия образования агрегатных лучей, которые обычно состоят из многорядных лучей разной слоистости. Лубяные агрегатные лучи формируются независимо от древесинных. Так, они довольно обычные для луба ясеня (*Fraxinus excelsior* L.), липы (*Tilia cordata* Mill.), в древесине которых такие лучи, как правило, не встречаются. Агрегатный луч возникает не только вследствие сближения лучей, расположенных на тангентальных срезах одним продольным рядом (рис. 2, Е). Он может состоять и из нескольких продольных рядов лучей, как у граба (*Carpinus betulus* L.) (рис. 2, Г).

В средних и наружных слоях луба дуба (*Quercus robur* L.) некоторые лучи имеют причудливые очертания: на поперечных срезах они иногда выглядят ветвистыми (рис. 2, В), на тангентальных — по краям в той или иной степени рассеченными (рис. 2, Б). Такие лучи, по видимому, могут образовываться двумя способами: сближением лучевых инициалей широких и линейных лучей вследствие выпадения разделяющих их веретеновидных инициалей камбия; неполным расщепле-

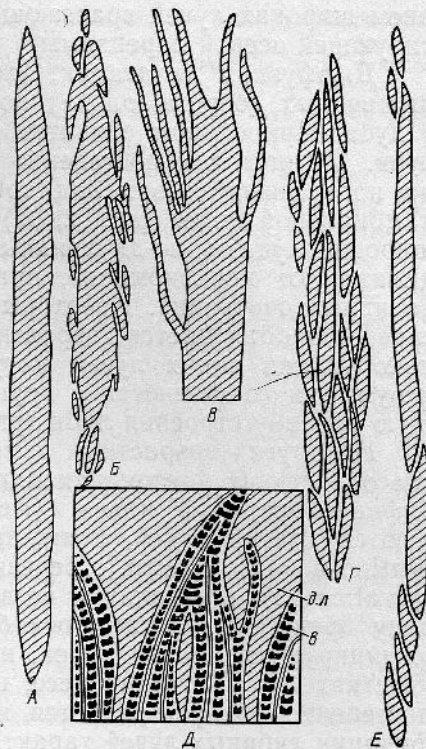


Рис. 2. Схемы строения лубяных лучей в непроводящем лубе. А — широкий В — агрегатный лучи *Quercus robur* L. на тангентальных срезах луба; В — «ветвистый» агрегатный луч *Quercus robur* L. на поперечном срезе луба; Г — агрегатный луч *Carpinus betulus* L. на тангентальном срезе; Д — дилатирующие лучи; Е — агрегатный луч *Tilia cordata* Mill. на поперечном (Д) и тангентальном (Е) срезах луба:

в — волокна вторичного луба, д. л. — дилатирующий луч

нием широких лучей врастающими в них тяжами клеток активно дилатирующей осевой паренхимы.

Диффузная дилатация, характерная для хвойных и некоторых лиственных (береза, ольха) пород, нередко сочетается с лучевой, как у дуба. При слабом развитии тяжелой паренхимы дилатируют только лучи. У липы они постепенно расширяются к периферии, приобретая на поперечных срезах вид треугольников, вершинами обращенных к камбиальной зоне (рис. 2, Д). Обычно наиболее сильно дилатируют широкие лучи, одно-двухрядные — либо совсем не дилатируют, либо дилатируют неравномерно, приобретая на поперечных срезах веретеновидные очертания. Некоторые лучи не имеют продолжения в древесине, что объясняется, вероятно, отмиранием лучевых инициалей, однако клетки таких лучей могут оставаться жизнеспособными. Дилатируя, они соединяются с другими лучами, что сильно усложняет общую картину строения луба (рис. 2, Д).

Из других возрастных изменений лубяных лучей следует отметить способность их клеток накапливать щавелево-кислый кальций и склерифицироваться. У клена (*Acer platanoides* L.) обычно склерифицируются клетки лучей, примыкающие к волокнам. У ольхи [*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.], березы (*Betula pubescens*), бука (*Fagus sylvatica* L.), в стволах и ветвях которых деятельность камбия в сторону древесины местами ослаблена или не проявляется совсем, склерифицируются клетки лучей, находящихся во вдающихся в древесину участках луба. Этот процесс, начинающийся в проводящей зоне луба, постепенно распространяется на весь луч. Особенно сильная склерификация лубяных лучей характерна для бука.

Таким образом, лубяные лучи в отличие от древесинных оказываются более лабильными, более подверженными возрастным изменениям, возможность которых обусловлена тем, что они состоят из способных к преобразованиям паренхимных клеток, составляющих вместе с клетками осевой паренхимы живую систему луба. Характер этих преобразований в большой степени определяется наружным положением луба в стволе дерева и необходимостью в связи с этим его разрастания в тангентальном направлении. Эти обстоятельства осложняют использование структурных признаков лубяных лучей для диагностики древесных пород по микроструктуре коры, но полностью не отрицают этой возможности, так как части лучей, находящиеся в проводящем и внутренних слоях непроводящего луба, имеют обычно более или менее стабильную для каждой породы структуру, особенности которой можно описывать, пользуясь ксилотомической терминологией.

Литература

1. Коровин В. В., Зунхина С. П. Некоторые закономерности строения аномальной древесины клена, березы, ольхи. — Биол. науки, 1985, № 8, с. 86—93.
2. Лотова Л. И. О смолыделительной системе коры лиственных. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. Биология и почвоведения, 1970, № 5, с. 36—40.
3. Лотова Л. И. Об описании коры хвойных растений. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 82, № 2, с. 81—90.
4. Лотова Л. И. Соотношение твердого луба и смолыместилиц в коре некоторых хвойных. — Лесн. журн., 1985, № 4, с. 23—28.
5. Любавская А. Я. Текстура и анатомическое строение древесины карельской березы различных жизненных форм. — В кн.: Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: Наука, 1975, с. 193—197.
6. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948.
7. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1964.
8. Туманян С. А. Паренхима в древесине лиственных пород. — Биол. журн. Армении, 1969, т. 22, № 6, с. 54—63.
9. Чавчавадзе Е. С. Классификация сердцевинных лучей вторичной древесины хвойных. — Лесн. журн., 1973, № 2, с. 160—162.
10. Яценко-Хмельевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1954.

11. Bannan M. W. Origin and cellular character of xylem rays in gymnosperms. — Bot. Gaz., 1934, v. 56, № 2, p. 260—281.
12. Bannan M. W. A comparison of the distribution of albuminous and tracheary cells in the gymnosperms. — Amer. Journ. Bot., 1936, v. 23, № 1, p. 36—40.
13. Barghoorn E. S. Origin and development of the uniseriate rays in the coniferae. — Bul. Torrey Bot. Club, 1940, v. 67, № 4, p. 303—328.
14. Braun H. J. Bau- und Funktionstypen des Holzes und der Holzstrahlen. — Schr. Vereines Verbreit. naturwiss. Kenntnisse, Wien, 1965, Bd. 105, S. 27—60.
15. Braun H. J., Wolkinger F., Böhme H. Entwicklung und Bau der Holzstrahlen unter dem Aspekt der Kontakt-Isolations-Differenzierung gegenüber dem Hydrosystem. II. Die Typen der Kontakt-Holzstrahlen. — Holzforschung, 1967, Bd. 21, № 5, S. 145—153.
16. Braun H. J., Wolkinger F., Böhme H. Entwicklung und Bau der Holzstrahlen unter dem Aspekt der Kontakt-Isolations-Differenzierung gegenüber dem Hydrosystem. III. Die Typen der Kontakt-Isolations-Holzstrahlen und der Isolations-Holzstrahlen. — Holzforschung, 1968, Bd. 22, № 2, S. 53—60.
17. Braun H. J., Wolkinger F., Böhme H. Entwicklung und Bau der Holzstrahlen unter dem Aspekt der Kontakt-Isolations-Differenzierung gegenüber dem Hydrosystem. IV. Die Organisation der Holzstrahlen. — Holzforschung, 1968, Bd. 22, № 5, S. 153—157.
18. Chrysler M. A. The origin of the erect cells in the phloem of the Abietineae. — Bot. Gaz., 1913, v. 56, № 1, p. 36—50.
19. Kribs D. A. Salient lines of structural specialization in the wood rays of dicotyledons. — Bot. Gaz., 1935, v. 96, p. 547—557.
20. Kučera L., Kučera J. Anatomische Studie über die Entwicklung und Verteilung der Markstrahlen bei der Tanne (*Abies alba* Mill.) I. Charakteristik der Anfangsentwicklung der Markstrahles. — Drevarsky výskum., 1967, № 4, S. 179—189.
21. Philipson W. R., Ward J. M., Butterfield B. G. The Vascular Cambium, its Development and Activity London, 1971.
22. Srivastava L. M. Secondary phloem in the Pinaceae. — Univ. Calif. Publ. Bot., 1963, v. 36, № 1, p. 1—69.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 12 мая 1987 г.

УДК 581.9(479.223)—394

БОТАНИКА

НОВЫЕ ЗАНОСНЫЕ И ДИКОРАСТУЩИЕ ПАПОРОТНИКООБРАЗНЫЕ АДЖАРИИ

А. П. Хохряков

Сообщается о находках в Аджарской АССР двух новых видов папоротникообразных — заносного *Nephrolepis cordifolia* и дикорастущего *Botrychium multifidum*.

Two new species of Pteridophyts: adventive *Nephrolepis cordifolia* and natural *Botrychium multifidum* are reported to be found in the Adzhar ASSR.

Аджария, несмотря на небольшую территорию, обладает самым значительным числом заносных и одичавших видов папоротникообразных. По сводке А. М. Аскерова [2], их здесь, не считая псилофа [4], пять видов: *Pteris vittata* L., *Adiantum cuneatum* Langst. et Fisch., *Cyrtomium falcatum* (C. Presl) Copel., *Onoclea sensibilis* L., *Dryopteris atrata* (Wall) Ching. Все эти виды уже давно отмечаются в их местобитаниях [5]. Тем не менее, не считая дикорастущей на Дальнем Востоке *O. sensibilis*, лишь первый вид учтен С. К. Черепановым [6] как член флоры СССР, да и то по указанию на нахождение в окрестностях Баку [1]