

УДК 581.824.2:582.47

СТРУКТУРНЫЕ ТИПЫ ЛУБА ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ**I. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРУКТУРНЫХ ТИПОВ
И ОБСУЖДЕНИЕ ПРИЗНАКОВ, ИСПОЛЪЗУЕМЫХ
ДЛЯ ВЫЯСНЕНИЯ ИХ ЭВОЛЮЦИИ***Л И Лотова*

Неоднородность строения луба у представителей разных семейств подкласса Pinidae позволяет использовать его анатомические особенности не только для установления родственных отношений между этими таксонами, но и для выяснения путей структурной эволюции их проводящего аппарата. У хвойных четко выражены три структурных типа луба: тип Agassiciaceae, тип Taxaceae и тип Pinaceae. Они различаются по составу и особенностям топографии гистологических элементов, локализации клеток Страсбургера, аналогичных сопровождающим клеткам флоэмы покрытосеменных, по строению лучей, характеру отложения минеральных соединений, степени склерификации и дилатации паренхимы, по строению и происхождению смолоносной системы. В типах Agassiciaceae и Pinaceae структурные элементы луба расположены без определенного порядка, тип Taxaceae характеризуется тенденцией к расположению элементов однорядными тангентальными слоями. При сохранении общего плана строения в каждом типе возможно существование разных вариантов сочетания анатомических признаков, присущих отдельным родам или группам родов того или иного семейства.

Открытие в 1837 г. Теодором Гартигом (цит. по [29]) ситовидных элементов сыграло большую роль в изучении коры древесных растений, так как после его работ внимание исследователей, занимавшихся главным образом мертвой коркой, переклucилось на живую часть коры — вторичную флоэму, или вторичный луб. Результаты сравнительно-анатомического исследования луба у разных древесных пород показали важное значение его структурных особенностей для таксономии растений и дали возможность подойти к эволюционной оценке этой ткани не как простой совокупности элементов, а как многофункциональной системы, все составные части которой тесно взаимосвязаны.

Наиболее благодарный материал для таких обобщений представляет собой луб хвойных, изученный лучше, чем луб лиственных пород. Структура луба хвойных оказывается довольно константным признаком семейств, пригодным для уточнения их положения в общей системе подкласса Pinidae.

Луб хвойных растений состоит из ситовидных клеток, тяжелой и лучевой паренхимы, механических элементов и клеток смолообразующего эпителия. В связи с тем, что ситовидные клетки осуществляют проведение продуктов ассимиляции не более полутора вегетационных периодов, в лубе выделяют проводящую и непроводящую зоны [5, 30]. Состав и расположение гистологических элементов в каждой из этих зон, особенно в непроводящей, характер внутриклеточных включений и другие особенности широко используются в диагностике хвойных [12, 25, 33, 34, 39]

Еще в работах Гартига [32] были отмечены существенные различия в строении луба тисса, можжевельника и сосны, однако попытка выявить общие принципы организации луба хвойных и свести все разнообразие вариантов его строения к двум основным типам — типу Abietineae (пихтовых) и типу Cupressineae (кипарисовых) была сделана много лет спустя Губером [35]

Основное внимание Губер обращал на топографические особенно-

сти. В лубе пихтовых нет волокон, и все элементы расположены без определенного порядка, особенно в непроводящей зоне. Для луба кипарисовых характерна четкая тангентальная слоистость, обусловленная чередованием в определенной последовательности однорядных слоев элементов: в каждом радиальном ряду клеток между двумя волокнами находятся три тонкостенные клетки, средняя из которых — клетка тяжелой паренхимы, наружная и внутренняя, примыкающие к тангентальным стенкам волокон, — ситовидные. Губер [36] не дает ответа на вопрос, какой из этих структурных типов стоит на более низкой ступени эволюционного развития. С одной стороны, он считает четырехрядную слоистость луба изначальным свойством, но отмечает возможность нарушения четырехрядности вследствие увеличения числа слоев ситовидных клеток в радиальном ряду. В таком случае тип *Abietineae* следует рассматривать как производный от типа *Cupressineae*. С другой стороны, автор логически заключает, что несомненно древний четырехклеточный ритм деятельности камбия мог возникнуть из камбия, работавшего неритмично. Если принять эту точку зрения, то тип *Cupressineae* в эволюционном отношении оказывается более продвинутым.

К признакам, имеющим эволюционное значение, Оутер [40] относит не только особенности расположения элементов, но и структурный состав твердого луба, наличие тяжелой кристаллоносных клеток, поровые контакты между клетками продольной и радиальной систем, возрастные изменения луба и изменения, происходящие в нем при образовании корки. У одних растений (у представителей семейств тиссовых, кипарисовых) мертвые участки луба, расположенные в корке между двумя перидермами, сохраняют общий план строения этой ткани, у других (например, у сосны) омертвевший луб состоит из сильно гипертрофированных и видоизмененных клеток [5].

У голосеменных Оутер [40] считает возможным выделить три типа структурной организации луба. Тип *Pseudotsuga*, соответствующий типу *Abietineae*, описанному Губером [35], тип *Chamaecyparis*, объединяющий разные варианты типа *Cupressineae* с тангентальной слоистостью, и тип *Ginkgo* с переходной структурой. Он встречается, кроме гинкго, в семействах подокарповых, тиссовых, араукариевых и саговниковых. Включение в один структурный тип представителей классов *Pinopsida*, *Ginkgoopsida*, *Cycadopsida* нельзя признать удачным, так как у хвойных не наблюдается свойственного гинкго и саговникам лестничного расположения ситовидных полей в стенках проводящих элементов, нет крупных звездчатых друз в паренхимных клетках (друзы неправильной формы отмечены нами [11] только у *Keteleeria fortunei*) и слизевых ходов в сердцевине и первичной коре [10].

Оутер — сторонник гипотезы о монотропном развитии структуры луба в эволюции голосеменных. По его мнению, она шла от типа *Pseudotsuga* через тип *Ginkgo* к типу *Chamaecyparis*, т. е. от беспорядочного расположения элементов в пределах годовичного прироста луба к их расположению тангентальными однорядными слоями. Однако теоретические рассуждения Оутера, приводимые им в пользу этой гипотезы, не кажутся достаточно вескими и вызывают ряд возражений [13].

1 Если принять его точку зрения, то нужно согласиться с тем, что эволюционные преобразования луба сопровождались уменьшением суммарного объема проводящих элементов. У растений с четырехрядной слоистостью этой ткани ситовидные клетки составляют лишь около половины объема проводящей и непроводящей зон. У пород с более или менее беспорядочным расположением элементов объем ситовидных клеток, максимальный в проводящем лубе (63—90%) [12, 24, 33, 40], в непроводящем резко уменьшается, так как после утраты способности к проведению веществ ситовидные клетки сдавливаются разрастающейся тяжелой паренхимой. Сам по себе факт существования разли-

чий в содержании ситовидных элементов в проводящей зоне луба вряд ли позволяет рассматривать тип *Chamaecyparis* как производный от типа *Pseudotsuga*. Эти особенности их строения могли возникнуть и независимо друг от друга как следствие приспособления растений к жизни в разных климатических областях Земного шара [35]. Тип *Pseudotsuga* встречается у растений северных широт с коротким периодом вегетации. В этих условиях наиболее жизнестойкими оказываются растения, обладающие мощной проводящей системой, способной обеспечить быстрый транспорт ассимилятов в сравнительно небольшой срок. Типы *Chamaecyparis* и *Ginkgo* характерны для растений, приуроченных к областям с более теплым и мягким климатом, благоприятствующим равномерной и ритмичной деятельности камбия в течение довольно продолжительного вегетационного периода.

2. Оутер [40] полагает, что альбуминовые клетки, или клетки Страсбургера, аналогичные сопровождающим клеткам флоэмы покрытосеменных, ранее располагавшиеся среди краевых клеток лучей, впоследствии стали дифференцироваться только из клеток тяжелой паренхимы. Изменение места локализации альбуминовых клеток в эволюции луба обусловило преобразование гетерогенных лучей, свойственных типу *Pseudotsuga*, в лучи гомогенные, встречающиеся в типе *Chamaecyparis*.

В связи с тем, что лубяной луч представляет собой непосредственное продолжение древесинного луча, в их строении наблюдается, пожалуй, больший параллелизм, чем в строении любых других элементов, слагающих проводящую систему растений. Наличие лучевых трахей обычно коррелирует с присутствием альбуминовых клеток. У туи, например, в развивающемся лубодревесинном луче альбуминовые клетки начинают дифференцироваться раньше, чем лучевые трахеиды [23]. Число альбуминовых клеток зависит от экологических условий, от силы роста растений: при ослабленном росте число альбуминовых клеток возрастает [23].

Авторы, признающие гетерогенность примитивным признаком лучей [26, 27, 37], считают отсутствие лучевых трахей и альбуминовых клеток результатом их редукции. Другие исследователи [23, 42] полагают, что в эволюции лучей, наоборот, наблюдается тенденция к превращению краевых клеток в лучевые трахеиды и альбуминовые клетки, причем с возрастом дерева эта тенденция усиливается. По мнению многих ксилотомистов [2, 18, 20, 31], эволюция древесинных лучей у хвойных растений происходила от простых паренхимных к сложным, обрамленным лучевыми трахеидами, и, наконец, к сложным веретенновидным, содержащим смоляной канал.

Те же типы лучей можно отметить в лубе хвойных, причем они строго приурочены к определенным семействам. У тиссовых (*Taxaceae*), подокарповых (*Podocarpaceae*), головчатотиссовых (*Cephalotaxaceae*) и араукариевых (*Araucariaceae*) лучи не имеют альбуминовых клеток, у таксодиевых (*Taxodiaceae*) и кипарисовых (*Cupressaceae*) альбуминовые клетки появляются в лучах спорадически и в небольшом числе [23, 26, 27, 30, 46], а у многих сосновых (*Pinaceae*) они становятся постоянным структурным элементом лучей, причем у представителей этого семейства встречаются и лучи со смоляными каналами [5, 7, 8, 16].

Дифференциация в лучах альбуминовых клеток не исключает возможности их образования и в тяжелой паренхиме [40, 44]. Вряд ли альбуминовые клетки, находящиеся в тяжелой паренхиме, имеют более близкое родство с типичными сопровождающими клетками флоэмы [40], чем лучевые альбуминовые клетки. По нашим наблюдениям [7, 11], альбуминовые клетки лучей, по-видимому, более специализированы. После прекращения деятельности ситовидных элементов они обычно отмирают и деформируются, в то время как те же клетки, расположенные в тяжелой паренхиме, живут дольше ситовидных и после

гибели последних нередко продолжают функционировать в качестве запасяющих.

3. Такие признаки, как особенности отложения кристаллов щавелевокислого кальция, характер строения мертвого луба в корке, коррелируют с другими признаками луба. Они более важны, пожалуй, для диагностики и таксономии растений и мало информативны для выяснения путей структурной эволюции этой ткани.

У сосновых, у которых в непроводящем лубе много паренхимы, оксалат кальция откладывается в виде отдельных кристаллов в полостях клеток [4, 6, 7]. У растений с тангентальной слоистостью луба он инкрустирует стенки всех элементов. Наиболее крупные кристаллы размером 0,6—3 мкм [17, 41] встречаются в оболочках лубяных волокон тиссовых. Наличие в стенках ситовидных клеток мелкого кристаллического песка — причина их несминаемости в непроводящем лубе и корке. Ранняя минерализация оболочек структурных элементов луба коррелирует со слабой дилатацией паренхимы, которая, таким образом, участвует только в накоплении запаса питательных веществ.

4. В системе представлений Оутера [40] об эволюции луба голосеменных недостаточное внимание уделено такой важной особенности, как наличие у многих хвойных смолоносной системы, появление которой в эволюции растений повысило способность хвойных противостоять неблагоприятным воздействиям внешней среды и их сопротивляемость грибковой инфекции [14, 18, 19, 31]. Неслучайно у растений, живущих в суровых климатических условиях, смолоносная система хорошо развита [8].

В образовании смолеместилещ участвуют либо клетки тяжелой, либо клетки лучевой паренхимы. По способу формирования они могут быть лизигенными и схизогенными. Разнообразны они и в морфологическом отношении. Наряду с одноклеточными идиобластами у хвойных встречаются местилещи, представляющие собой сферические или вытянутые в продольном направлении полости, а также смоляные каналы продольной или радиальной ориентации [16].

В связи с тем, что смолоносная система развита только в проводящем аппарате современных *Pinopsida* и не встречается у *Cycadopsida*, *Ginkgoopsida* и *Gnetopsida*, нам кажется целесообразным при выявлении структурных типов луба ограничиться только подклассом *Pinales*, тем более, что сведений о строении этой ткани у представителей других перечисленных классов голосеменных явно недостаточно для суждения о направлениях эволюции луба в пределах всего отдела *Pinophyta*.

Так как структурный тип луба оказывается характерным признаком того или иного семейства хвойных, желательно, чтобы и названия этих типов соответствовали названиям семейств, все представители которых обладают комплексом наиболее важных анатомических признаков луба. Это не исключает наличия в пределах общего плана строения определенного структурного типа разных модификаций, присущих отдельным родам, а может быть, и видам растений. Ниже приведена анатомическая характеристика структурных типов луба хвойных растений.

Тип *Agauariaceae*. Тангентальная слоистость не выражена, клетки расположены более или менее беспорядочно. В непроводящей зоне много клеток с дубильными веществами. Лучи гомогенные, клетки Страсбургера, или альбуминовые, расположены в тяжелой паренхиме. Механические элементы в виде волокон с гладкими, обычно слабо одревесневшими стенками (*Agathis*) и склеренд с толстыми, слоистыми, пористыми, сильно одревесневшими стенками, инкрустированными кристаллами оксалата кальция. У *Agathis* имеются только каменистые клетки, у *Agauaria* — каменистые клетки и волокнистые склеренды, в поспе-

речном сечении округло-квадратные. Смолоносная система представлена смоляными каналами, возникающими из группы клеток тяжелой паренхимы, видимо, схизогенно и окруженными паренхимной обкладкой. Каналы ориентированы параллельно или наклонно по отношению к продольной оси органа, между ними нередко образуются анастомозы [14]

Тип *Taxaceae*. Объединяет луб представителей семейств тиссовых, головчатотиссовых, подокарповых, таксодиевых, кипарисовых. Клетки расположены тангентальными рядами, лучи гомогенные и гетерогенные. Механические элементы в виде волокон и склерид, возникающих из клеток тяжелой и лучевой паренхимы. Щавелевокислый кальций инкрустирует стенки клеток. Смолоносная система либо не развита, либо в виде одноклеточных идиобластов, полостей и каналов. В типе можно выделить три подтипа, различающихся по четкости тангентальных слоев, наличию смолоносной системы и строению лучей.

Первый подтип характерен для тиссовых, головчатотиссовых и подокарповых. В любом из этих семейств имеются представители с четкой и слабо выраженной тангентальной слоистостью луба. Нарушения в последовательности расположения клеток в каждом радиальном ряду чаще всего возникают вследствие выпадения волокон и увеличения числа ситовидных клеток. Клетки Страсбургера в тяжелой паренхиме, лучи гомогенные, особенно сильно минерализованы стенки волокон. Смолоносной системы нет [17]

Второй подтип встречается у таксодиевых. Четкая четырехрядная слоистость луба — результат ритмичной работы камбия. Весенний прирост начинается с образования мягкого луба, преимущественно ситовидных клеток, а затем в определенной последовательности формируются остальные элементы. В пределах годовичного прироста волокна различаются по толщине вторичных оболочек, степени их одревеснения и очертания поперечных сечений. Годичный цикл представляет собой участок луба, расположенный между двумя слоями наиболее полно дифференцированных волокон. Этот цикл может включать несколько (чаще всего два) или один четырехрядный слой [28, 38] Лучи преимущественно гомогенные, но нередки и гетерогенные. Минерализация клеточных стенок оксалатом кальция не очень интенсивная [15]

Третий подтип свойствен представителям кипарисовых. От предыдущего подтипа он отличается наличием смолоносной системы, развивающейся в непроводящей зоне луба. У *Chamaecyparis* она состоит из «масляных» клеток [33] — сильно разросшихся в продольном и поперечном направлениях клеток тяжелой паренхимы. У многих родов имеются смолоносные полости, формирующиеся из клеток тяжелой паренхимы главным образом лизигенно. Для *Thuja occidentalis* характерны схизогенные смоляные каналы, проходящие вдоль стебля [1, 16]

Тип *Pinaceae*. Этот тип отмечен только у сосновых. Проводящая зона хорошо отличима от непроводящей, так как состоит только из мягкого луба. Отсутствие волокон коррелирует с наличием у ситовидных клеток вторичных оболочек [5, 21, 44, 45] Паренхимные клетки в непроводящей зоне расположены обычно неровными прерывающимися тангентальными тяжами. Паренхимные клетки трех типов: содержащие танины, крахмалозапасующие и кристаллоносные. Кристаллы одиночные, призматические или кубические, по мере формирования кристаллов содержимое клетки отмирает. Клетки Страсбургера в лучевой, реже — в тяжелой паренхиме, лучи преимущественно гетерогенные. Тяжелая паренхима в наружных слоях луба активно дилатирует. Твердый луб состоит из склерид и развивается только в непроводящей зоне. Смолоносная система в виде смоляных каналов, проходящих в лучах, замкнутых вместилищ, возникающих вследствие местных расширений лучей, реже — «слизевых» клеток [16, 39] По сочетанию этих общих

признаков в пределах типа можно выделить три подтипа, каждый из которых присущ определенной группе родов.

Первый подтип встречается у *Cedrus*, *Tsuga*, *Pseudolarix* [3, 12]. Смолоносная система не развита. Клетки Страсбургера в тяжелой паренхиме и в лучах, но после отмирания ситовидных клеток они могут продолжать функционировать как запасающие. Твердый луб представлен склереидами, возникающими вследствие склерификации клеток тяжелой паренхимы.

Второй подтип наблюдается у *Abies* и *Keteleeria* [9, 11]. От предыдущего он отличается наличием «слизевых» клеток, представляющих собой обычно шаровидные сильно разросшиеся клетки тяжелой или лучевой паренхимы [9, 44]. Поскольку они содержат не только слизь, но и смолистые вещества, некоторые авторы предлагают называть их «смоляными» клетками [22, 43].

Третий подтип характеризуется развитием специализированных смоловместилищ в виде схизогенных каналов, расположенных в лучах и начинающих дифференцироваться уже в камбиальной зоне, и замкнутых смоловместилищ, формирующихся в непроводящем лубе из клеток лучевой паренхимы.

Роды, относящиеся к этому подтипу, различаются главным образом по строению твердого луба. *Picea* имеет типичные каменные клетки, *Larix* и *Pseudotsuga* — волокнистые склереиды, у *Pinus* механических элементов, как правило, нет [5, 8, 12].

Литература

1. Адамович Э. И. Смоляные вместилища у туи западной. — Ботан. журн., 1964, т. 49, вып. 3, с. 403.
2. Будкевич Е. В. Древесина сосновых. М.—Л., 1961.
3. Еремил В. М. Анатомия коры *Pseudolarix kaempferi* Gord. — Биол. науки, 1980, № 10, с. 74.
4. Еремил В. М., Максимов В. М. Отложение оксалата кальция в коре некоторых сосен. — Биол. науки, 1974, № 1, с. 64.
5. Лотова Л. И. Структурные изменения вторичного луба сосен в связи с образованием корки. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии и почвоведения, 1968, № 6, с. 53.
6. Лотова Л. И. Кристаллические включения в клетках коровой паренхимы сосен. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии и почвоведения, 1969, № 3, с. 112.
7. Лотова Л. И. О смолыделительной системе коры лиственниц. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии и почвоведения, 1970, № 5, с. 36.
8. Лотова Л. И. Сходство и различия в анатомической структуре коры лиственницы, ели и жетсуги. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии и почвоведения, 1970, № 6, с. 29.
9. Лотова Л. И. Анатомическая структура коры некоторых видов пихты. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии и почвоведения, 1971, № 3, с. 50.
10. Лотова Л. И. О структуре коры *Ginkgo biloba* L. — В сб.: Морфология цветковых растений. М.: Наука, 1971.
11. Лотова Л. И. Анатомия коры *Keteleeria fortunei* Carr. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии и почвоведения, 1973, № 3, с. 53.
12. Лотова Л. И. О корреляции анатомических признаков древесины и луба в семействе сосновых. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии и почвоведения, 1975, № 1, с. 41.
13. Лотова Л. И. Об эволюционном значении анатомических признаков вторичной флоэмы хвойных. — Материалы 5-го Московского совещания по филогении растений. М.: Наука, 1976.
14. Лотова Л. И. Анатомические особенности коры араукариевых. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии и почвоведения, 1976, № 6, с. 56.
15. Лотова Л. И. Анатомия молодых побегов и вторичной флоэмы таксодиевых. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии, 1977, № 4, с. 21.
16. Лотова Л. И. Смоловыделительная система коры хвойных растений. — Биол. науки, 1979, № 3, с. 55.
17. Лотова Л. И. Об анатомии коры тиссовых, головчатотиссовых и погоплодниковых. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16. Биология, 1979, № 3, с. 3.
18. Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. Л.: Наука, 1979.
19. Яценко-Хмельевский А. А. Принципы систематики древесин. — Тр. Ботанич. ин-та АН АрмССР, 1948, вып. 5, с. 5.
20. Яценко-Хмельевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1954.

21. Abbe L. B. a. Crafts A. S. Phloem of white pine and other coniferous species. — Bot. Gaz., 1939, v. 100, № 4, p. 695.
22. Alfieri F. J. a. Evert R. F. Structure and seasonal development of the secondary phloem in the Pinaceae. — Bot. Gaz., 1973, v. 134, № 1, p. 17
23. Bannan M. W. A comparison of the distribution of the albuminous and tracheary cells in the Gymnosperms. — Amer. Journ. Bot., 1936, v. 23, № 1, p. 36.
24. Brudermann G., Koran Z. Tissue volume changes in black spruce phloem. — Canad. Journ. Bot., 1973, v. 51, № 9, p. 1649.
25. Chang Ying-pe. Bark structure of North American conifers. — Technical Bulletin № 1095 of the Dept. of Agriculture. Washington, 1954.
26. Chrysler M. A. The origin of the erect cells in the phloem of the Abietineae. — Bot. Gaz., 1913, v. 56, № 1, p. 36.
27. Chrysler M. A. The medullary rays in Cedrus. — Bot. Gaz., 1915, v. 59, № 5, p. 387.
28. Courtot Y. et Baillaud L. Quelques modalités du rythme de la différenciation dans le liber des Cupressacées. — Ann. Sci. de l'Univ. de Besançon, 1958. 2 série, Botanique, fasc., № 12, p. 52.
29. Esau K. Development and structure of the phloem tissue. — Bot. Rev., 1939, v. 5, № 7, p. 373.
30. Esau K. Structure and development of the bark in dicotyledons. — In: The Formation of the Wood in Forest Trees. N. Y., 1964. p. 37
31. Greguss P. Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest, 1955.
32. Hartig T. Vollständige Naturgeschichte der forstlichen Culturpflanzen Deutschlands. Berlin, 1852.
33. Holdheide W. Anatomie mitteleuropäischen Gehölzrinden. — In: Handbuch der Mikroskopie in der Technik, Bd. 5, Teil 1. Frankfurt a. Main, 1951.
34. Howard E. T. Bark structure of the southern pines. — Wood Sci., 1971, v. 3, № 3, p. 134.
35. Huber B. Das Siebröhrensystem unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen. — Jahrb. für Wissenschaftliche Botanik, 1939, Bd. 88, H. 2, S. 172.
36. Huber B. Grundzüge der Pflanzenanatomie. Berlin, 1961.
37. Jeffrey E. C. The Anatomy of Woody Plants. Chicago, 1917
38. Miyakawa M. et al. The cell wall structure of the secondary phloem elements in *Cryptomeria japonica* D. Don. — Bul. Kyoto Univ. Forests, 1973, № 45, p. 181.
39. Moeller J. Anatomie der Baumrinden. Berlin, 1882.
40. Outer R. W. den. Histological investigations of the secondary phloem of Gymnosperms. — Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen, Nederland, 1967, v. 67, № 7, p. 1.
41. Outer R. W., den a. Toes E. The secondary phloem of *Amentotaxus*. — Journ. Arnold Arboretum, 1974, v. 55, № 1, p. 119.
42. Penhallow D. P. A manual of the North American Gymnosperms. Boston, 1907
43. Schacht H. Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Gewächse. Berlin, 1859.
44. Srivastava L. M. Secondary phloem in the Pinaceae. — Univ. Calif. Publ. Bot., 1963, v. 36, № 1, p. 1.
45. Srivastava L. M. On the ultrastructure of cambium and its vascular derivatives. III. The secondary walls of the sieve elements of *Pinus strobus*. — Amer. Journ. Bot., 1969, v. 56, № 3, p. 354.
46. Strasburger E. Über den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. — Histologische Beiträge, 1891, H. 3, S. 1.

Рекомендована кафедрой высших растений Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова. Поступила 20 мая 1980 г.