

УДК 581.824.2:582.47

## СТРУКТУРНЫЕ ТИПЫ ЛУБА ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ

## II. ВОЗМОЖНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ СТРУКТУРНОЙ ЭВОЛЮЦИИ ЛУБА

Л. И. Лотова

Структурные типы луба, выявленные на основании сравнительно-анатомического изучения этой ткани у современных хвойных, по-видимому, представляют собой два направления развития исходного типа, состоящего из ситовидных элементов, тяжелой и легкой паренхимы, сходного по строению с лубом палеозойских *Progymnospermpopsida*. Одно из этих направлений привело к образованию структурного типа *Pinaceae*, сохранившего только тонкостенные элементы в проводящей зоне луба; другое направление, характеризовавшееся появлением волокон, в свою очередь, эволюционировало в двух направлениях, давших начало типам *Agaricaceae* и *Taxaceae*. Так как структурный тип *Taxaceae* объединяет две группы семейств, филогенетически не связанных друг с другом, можно предположить, что свойственная этому типу тангентальная слоистость в расположении гистологических элементов возникла не вследствие общности ее происхождения, а в результате параллельного развития у представителей таксонов, не имеющих родственных отношений.

Типы структурной организации луба хвойных (тип *Agaricaceae*, тип *Taxaceae* и тип *Pinaceae*) различаются составом гистологических элементов, их топографией, строением лучей, локализацией в клетках кристаллов щавелевокислого кальция, наличием или отсутствием смолоносной системы, ее морфологическими особенностями и способом формирования смолеместилещ. Общая характеристика каждого из этих типов и их основных модификаций приведена в предыдущем сообщении [8], в котором, кроме того, освещены взгляды Оутера [29] на эволюцию типов строения луба голосеменных растений. Наиболее примитивным Оутер считает структурный тип с более или менее беспорядочным расположением элементов (тип *Pseudotsuga* [29], или тип *Pinaceae* [3, 8]), наиболее совершенным — тип, в котором все элементы продольной системы (ситовидные клетки, паренхимные клетки, волокна) расположены однорядными тангентальными слоями, чередующимися в определенной последовательности (тип *Chamaecyparis* [29], или тип *Taxaceae* [5, 6, 8]).

Если согласиться с этой точкой зрения, то приходится признать, что переход на высшую ступень организации сопровождался уменьшением суммарного объема проводящих элементов и преобразованием лучей из гетерогенных в гомогенные, так как альбуминовые клетки, или клетки Страсбургера, ранее находившиеся в лучах, стали дифференцироваться из клеток тяжелой паренхимы. Оба эти положения кажутся сомнительными. Первое — потому, что объем проводящей системы луба в большой степени определяется экологическими условиями [25] у растений, распространенных в холодных областях Земного шара, объем проводящих элементов, способных обеспечить быстрый транспорт ассимилятов в течение короткого периода вегетации, должен быть больше, чем у растений, произрастающих в областях с более мягким и теплым климатом, благоприятствующим равномерной деятельности камбия [8]. Согласиться со вторым положением — об эволюции лучей из гетерогенных в гомогенные — значит признать, что преобразования древесинной и лубяной частей одного и того же луча происходили независимо друг от друга. Однако многочисленные факты [2, 15, 21] свидетельствуют о том, что присутствие в лубо-древесинном луче трахеид обычно связано с наличием в нем альбуминовых клеток. Что касается эволюции древесинных лучей хвойных, то, по мнению многих исследователей [11—13, 23], она

происходила от лучей гомогенных к гетерогенным, обрамленным лучевыми трахеидами, и, наконец, к лучам, содержащим смоляной канал.

В связи с тем, что тип *Araucariaceae* [4] по одним признакам (наличие волокон, минерализация клеточных стенок, формирование смоловместилищ из клеток тяжелой паренхимы) сходен с типом *Taxaceae* [5—7], а по другим (сильная склерификация и дилатация паренхимы, обилие клеток с дубильными веществами) — с типом *Pinaceae* [2], нам казалось заманчивым рассматривать тип *Araucariaceae* как исходный, давший начало двум самостоятельным направлениям эволюции, приведшим к формированию анатомических особенностей двух других типов луба [3]. Так как выявленные структурные типы приурочены к определенным семействам, можно предположить, что установление филогенетических отношений между этими типами в какой-то степени должно соответствовать и родственным связям между семействами.

Древность араукариевых в настоящее время, пожалуй, ни у кого не вызывает сомнений и подтверждается палеоботаническими и анатомическими данными [9—12, 23, 27]. Однако строение луба, присущее представителям этого семейства, настолько специфично, что вряд ли структурный тип, встречающийся у современных растений, мог дать начало двум другим, столь же специализированным типам строения этой ткани. По-видимому, исходный тип строения луба хвойных следует искать среди более древних растений.

В качестве прародителей современных хвойных обсуждаются кордаиты, которые по некоторым морфологическим и анатомическим (двудомность, широкие листья, хорошо развитая сердцевина, араукариоидная поровость стенок продольных трахеид и т. д.) признакам [1, 5, 9] сходны с современными араукариевыми. Сведения о строении коры кордаитов весьма фрагментарны. Известно строение луба *Callixylon*. Его включают теперь в состав *Progymnospermopsida* [16, 17], представители которого по внешним морфологическим признакам сходны с папоротниками, а по анатомическому строению — с голосеменными. Внутренняя зона коры *Callixylon* состояла из длинных тонкостенных клеток, ассоциированных с клетками, заполненными темным содержимым, вероятно, представлявшим собой дубильные вещества. Все элементы луба у этого растения были расположены радиальными рядами. Клетки, вытянутые в радиальном направлении, составляли лучи [14, 22]. Ситовидные поля не были обнаружены, что можно объяснить плохой сохранностью материала, ибо клетки, сходные по строению с ситовидными элементами, описаны даже у древнейших риниофитов [31].

Наиболее детально описано строение вторичного луба в образцах корней из рода *Amyelon* [18]. Во внутренней зоне коры клетки с толстыми оболочками располагались тангентальными слоями. По внешнему виду эти клетки с простыми порами на тангентальных и радиальных стенках очень похожи на волокна, встречающиеся у современных и вымерших таксоидных [18, 30]. Между толстостенными клетками расположены клетки лубяной паренхимы и более узкопросветные тонкостенные элементы, представляющие собой, вероятно, ситовидные клетки. Хорошо выражены лучи, входящие в аэренхимную часть коры [18]. Подобный тип строения луба описан также у *Cheirolepis*, который Харрис [24] отнес к вымершему порядку вольциевых. Он описал в коре этого растения вытянутые в длину полости, похожие на смоловместилища, но смолистые вещества в них не были обнаружены. Другие исследователи [10] считают возможным включать вымершее семейство хейролеписовых в порядок подокарповых.

С вольциевыми обычно связывают происхождение араукариевых [1, 9, 10]. Однако сведения о строении коры древнейших представителей этого семейства очень скудны и ограничены, насколько нам удалось выяснить, описанием луба корней из рода *Araucariohiza* [19]. В лубе их корней, как и в лубе *Callixylon*, обнаружены прозенхимные клетки, иден-

тифицированные как ситовидные, и большое количество паренхимы, отдельные клетки которой подвергались склерификации. В последовательности расположения элементов в каждом радиальном ряду какой-либо закономерности не отмечено.

По-видимому, этот тип строения наиболее близок к исходному типу, который в эволюции хвойных мог дать начало двум разным направлениям развития структурных особенностей луба. Одно из этих направлений, приведшее к появлению типа *Pinaceae*, характеризовалось сохранением в лубе лишь двух основных компонентов: рано отмирающих ситовидных элементов и паренхимных клеток, значение которых возрастало в непроводящей зоне луба. Лучевая паренхима, имевшая сначала однородное строение, впоследствии дифференцировалась на три типа клеток: запасающие, альбуминовые и эпителиальные, способные синтезировать терпеноидные соединения. В итоге это привело к формированию специализированной смолоносной системы в виде схизогенных ходов и замкнутых смолеместилищ, расположенных в лучах. Смолоносный аппарат, развивавшийся сначала только в ответ на механическое повреждение ствола [22], постепенно стал одной из важнейших генотипических особенностей луба у ряда родов *Pinaceae*. Выявленные подтипы анатомической структуры луба в пределах типа *Pinaceae* [8] можно рассматривать поэтому как разные уровни эволюционной специализации этой ткани.

Второе направление эволюции исходного типа прежде всего связано с обогащением луба еще одним структурным элементом — волокном, формирующимся непосредственно из производной камбия в проводящей зоне. Дополнительное укрепление стенок волокон, так же как и стенок других клеток, достигалось их инкрустацией кристаллами щавелевокислого кальция. Лучевая паренхима сохраняла однородное строение. Смоловместилища стали возникать только из клеток тяжелой паренхимы. Этот набор признаков свойствен лубу современных структурных типов *Agasagiaceae* и *Taxaceae* [4, 6, 7]. Имевшие, вероятно, общее происхождение, оба типа в дальнейшем стали развиваться самостоятельно. При этом в типе *Agasagiaceae* сохранилось беспорядочное расположение элементов и активизировались процессы дилатации и склерификации, обусловившие ксероморфность строения луба современных представителей. Эволюция типа *Taxaceae* была связана с появлением ритмичности в дифференциации производных камбия, приведшей к возникновению тангентальной слоистости, коррелировавшей с ослаблением дилатации и склерификации.

Предположение об общности происхождения структурных типов *Agasagiaceae* и *Taxaceae* вряд ли может вызвать существенные возражения, так как семейства, представители которых имеют эти типы строения луба, обладают рядом общих признаков; наибольшее число их наблюдается у араукариевых и подокарповых, обладающих лубом структурного типа *Taxaceae*. Для растений из этих семейств характерны широкие листья, двудомность, гладкие стенки клеток древесинных лучей, араукариоидная поровость стенок продольных трахеид (из подокарповых она встречается у *Dacrydium* [23]). Это позволяет установить довольно тесное родство между названными семействами [9, 10, 23]. Араукариевые и подокарповые А. Л. Тахтаджян [10] считает самыми древними семействами хвойных. Однако Миллер [27] включает подокарповые в число сравнительно молодых семейств вместе с головчатотиссовыми, кипарисовыми и сосновыми, признавая более раннее появление араукариевых и тиссовых в эволюции хвойных. Хотя несоответствие этих данных затрудняет решение вопроса об истинном времени появления семейств хвойных в геологической истории Земли, оно не дает оснований отрицать древнее происхождение структурного типа *Taxaceae*, важнейшие признаки которого появились уже у кордаитов [18].

Три структурных подтипа, выявленных в типе *Taxaceae* [8], демонстрируют наличие у них возрастающей тенденции к расположению эле-

ментов тангентальными слоями. В первом подтипе, объединяющем представителей тиссовых, головчатотиссовых и подокарповых, протяженность тангентальных слоев, особенно слоев волокон, и число находящихся между ними одпорядковых слоев тонкостенных элементов сильно варьируют. Более или менее четкая четырехрядная слоистость проявляется лишь у некоторых подокарповых (*Dacrydium elatum* Wall. [26], *Podocarpus perfolia* D Don. [6]), но хорошо выражена в двух других подтипах, характерных для таксодиевых и кипарисовых [5, 7]. В морфологическом отношении все три подтипа составляют довольно естественный ряд, в начале которого стоят тиссовые, подокарповые и головчатотиссовые, а в конце — кипарисовые с развитой смолопродуктивной системой, чем они отличаются от таксодиевых. Эти подтипы можно было бы рассматривать как разные ступени эволюционного развития типа *Taxaceae*, если не принимать во внимание взаимоотношения между семействами, устанавливаемые на основании морфологических и ксилотомических признаков. Группа из трех семейств, объединенных первым подтипом строения луба, и группа семейств, относящихся ко второму и третьему подтипам, филогенетически не связаны между собой, хотя в пределах каждой из этих групп они находятся, несомненно, в близком родстве.

Так, по мнению ряда исследователей [9, 10, 12, 23], головчатотиссовые представляют собой связующее звено между тиссовыми и подокарповыми. Морфологическое сходство таксодиевых и кипарисовых настолько велико, что их включают в один порядок *Cupressales* [10] и предлагают даже объединить в одно семейство [20]. Ни одно из этих двух семейств не имеет большого сходства с тиссовыми, головчатотиссовыми и подокарповыми; по совокупности морфологических и ксилотомических признаков они довольно близки к сосновым [10—12, 23].

Это обстоятельство не позволяет считать тип *Taxaceae* единым по своему происхождению и дает основание предполагать, что первый, безусловно, древний подтип его структуры не гомологичен двум другим, свойственным таксодиевым и кипарисовым. В связи с этим уместно вспомнить высказывания Огура [28] и Эсау [22] о том, что сходство морфологических и анатомических признаков, в том числе особенностей строения луба, имсущееся у разных таксонов, не всегда говорит об общем направлении эволюции этих признаков, так как в ряде случаев оно представляет собой результат их параллельного развития.

#### Литература

1. Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А. Ботаника. Систематика растений. Изд. 7-е. М.: Просвещение, 1975.
2. 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.
3. Лотова Л. И. Направления структурной эволюции вторичной флоэмы хвойных. — Тезисы докладов на XII Международном ботаническом конгрессе, т. 1. Л., 1975.
4. Лотова Л. И. Анатомические особенности коры араукариевых. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии и почвоведения, 1976, № 6, с. 56.
5. Лотова Л. И. Анатомия молодых побегов и вторичной флоэмы таксодиевых. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. биологии, 1977, № 4, с. 21.
6. Лотова Л. И. Об анатомии коры тиссовых, головчатотиссовых и ногоплодниковых. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16, биология, 1979, № 3, с. 3.
7. Лотова Л. И. Анатомическая структура коры кипарисовых. — Вестн. Моск. ун-та. Сер. 16, биология, 1981, № 1, с. 8.
8. Лотова Л. И. Структурные типы луба хвойных растений. I. Общая характеристика структурных типов и обсуждение признаков, используемых для выяснения их эволюции. — Биол. науки, 1981, № 2, с. 71.
9. Тахтаджян А. Л. Высшие растения. Т. 1. М. — Л.: Изд-во АН СССР, 1956.
10. Тахтаджян А. Л. Подкласс хвойные, или пиниды (*Pinidae*) Общая характеристика. — В кн.: Жизнь растений, т. 4. М.: Просвещение, 1978.
11. Чавчавадзе Е. С. Древесина хвойных. Л.: Наука, 1979.
12. Ярмоленко А. В. Опыт применения анатомии вторичной древесины ствола к объяснению филогении хвойных. — Сов. ботаника, 1933, № 6, с. 46.

13. Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1954.
14. Arnold C. A. Bark structure in Callixylon. — Bot. Gaz., 1930, v. 90, № 4, p. 427
15. Ваппан М. W. A comparison of the distribution of albuminous and tracheary cells in the Gymnosperms. — Amer. Journ. Bot., 1936, v. 23, № 1, p. 36.
16. Beck Ch. B. The appearance of gymnospermous structure. — Biol. Rev., 1970, v. 45, № 3, p. 379.
17. Вонано Р. M. The progymnospermosida: building a concept. — Taxon, 1975, v. 24, № 5/6, p. 569.
18. Cridland A. A. Amyelon in American coal-balls. — Palaeontology, 1964, v. 7, № 2, p. 186.
19. Daugherty L. H. Triassic roots from the petrified forest national park. — Amer. Journ. Bot., 1963, v. 50, № 8, p. 802.
20. Eckenwalder J. E., Re-evaluation of Cupressaceae and Taxodiaceae: proposed merger. — Madroño, 1976, v. 23, № 5, p. 237.
21. Esau K. Development and structure of the phloem tissue. — Bot. Rev., 1939, v. 5, № 7, p. 373.
22. Esau K. The phloem. — Handbuch der Pflanzenanatomie. Bd. 5, Teil 2. Stuttgart, 1969.
23. Greguss P. Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest, 1955.
24. Harris T. M. A Liasso-Rhaetic flora in South Wales. — Proc. Roy. Soc. Ser. B, 1957, v. 147, № 928, p. 289.
25. Huber B. Das Siebröhrensystem unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen. — Jahrb. für Wissenschaftliche Botanik, 1939, Bd. 88, H. 2, S. 172.
26. Liese W., von, Matte V. Beitrag zur Rindenanatomie der Gattung Dacrydium. — Forst-wiss. Centralblatt, 1962, Bd. 81, H. 9/10, S. 268.
27. Miller C. N. Mesozoic conifers. — Bot. Rev., 1977, v. 43, № 2, p. 217
28. Ogura J. Comparative morphology and classification of plants. — Phytomorphology, 1964, v. 14, № 2, p. 240.
29. Outer R. W., den. Histological investigations of the secondary phloem of Gymnosperms. — Mededelingen Landbouwhogeschool Wageningen. Nederland, 1967, v. 67, № 7, p. 1.
30. Ramanujam C. G. K., Stewart W. N. Taxodiaceous bark from the upper cretaceous of Alberta. — Amer. Journ. Bot., 1969, v. 56, № 1, p. 101.
31. Satterwait D. F., Schopf J. W. Structurally preserved phloem zone tissue in Rhynia. — Amer. Journ. Bot., 1972, v. 59, № 4, p. 373.

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

УДК 582.951.4.581.143.2:581.44

## ОРГАНОГЕНЕЗ КУЛЬТУРНОГО И ДИКОГО ВИДОВ ПЕРЦА

### II. ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ И РИТМ РАЗВИТИЯ ПОЧЕК И БОКОВЫХ ОСЕЙ

*З. П. Ростовцева, Р. Т. Нерогова*

У перца наблюдается два типа гистогенеза меристем ветвления — аксиллярное и апикальное латеральное. Меристема аксиллярных почек дифференцируется в пазушную ткань, происшедшей от вегетативного конуса нарастания главной оси; латеральные оси закладываются непосредственно в его латеральной меристеме в переходный период. Гистогенез и начальные процессы органогенеза пазушных почек и обкладочной ткани неодинаковы в разных метамерах. Это отражается на дальнейшем ритме органогенеза и морфогенезе боковых побегов. На основании указанных различий метамеры можно разделить на семь видов, соответствующих семи зонам побега. Культурный и дикий виды перца различаются по числу метамеров во II—V зонах.

На однолетнем побеге дифференциация почек (о придаточных здесь речь не идет) осуществляется двумя путями: из пазушной ткани в отдалении от конуса нарастания и непосредственно в латеральной меристеме конуса нарастания. Особенности инициации меристемы почек тем и другим способами описаны у однолетних крестоцветных [2, 3]