

Вестник МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА

№ 6 — 1970

БОТАНИКА

УДК 581.824.2:582.475

Л. И. ЛОТОВА

СХОДСТВО И РАЗЛИЧИЯ В АНАТОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЕ КОРЫ ЛИСТВЕННИЦЫ, ЕЛИ И ЛЖЕТСУГИ

Для выявления родственных связей между представителями разных фитотаксонов важны не только морфологические, но и анатомические особенности растений. Филогенетическая ценность ксилотомических признаков ныне не вызывает сомнений (Jeffrey, 1930; Яценко-Хмельский, 1954, 1958; Greguss, 1955; Тахтаджян, 1956; Будкевич, 1961; Чавчавадзе, 1967 и др.). Исследованию вторичной флоэмы древесных растений уделено относительно мало внимания, хотя структура этой ткани, несмотря на значительные изменения, происходящие в ней с возрастом, столь же консервативна и характерна для определенных пород, как и строение древесины (Huber, 1939).

Исследование анатомического строения коры ели, лиственницы и лжетсуги проведено нами с целью выяснения возможности использования структурных признаков первичной коры и вторичной флоэмы для диагностики этих древесных пород и выявления родственных отношений между ними. Исследовано строение коры однолетних побегов, многолетних ветвей и стволов лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.), даурской (*L. dahurica* Turcz.), европейской (*L. decidua* Mill.), японской (*L. leptolepis* Gord.), Сукачева (*L. sukaczewii* Djl.) и Чекановского (*L. czekanowskii* Szaf.), ели обыкновенной (*Picea excelsa* Link), восточной (*P. orientalis* (L.) Link), лжетсуги сизой (*Pseudotsuga glauca* Mayr) и тиссолистной (*P. taxifolia* (Poir.) Britt.) (Деревья и кустарники СССР, 1949)

Однолетние побеги ели и лиственницы, у которых хорошо развиты листовые подушки (Kirchner и. а., 1908), имеют лопастные контуры поперечных срезов. Под эпидермисом находится гиподерма из 1—4 рядов мелких клеток с толстыми одревесневшими стенками. Наиболее мощна она у лиственниц Сукачева и сибирской; у восточной ели гиподермы нет. Под гиподермой располагается крупноклеточная паренхима листовых подушек. Эпидермис ели имеет простые, 2—3-клеточные шиловидные и железистые волоски. У лиственницы смоляные каналы находятся по 1—2 в листовых подушках (Лотова, 1970), у ели — в первичной коре близ проводящей системы (рис. 1, А). Смоляные каналы, обычно округлые в поперечном сечении, могут быть длиной в несколько миллиметров. Они заканчиваются слепо, либо со-

единяются с соседними по длине побега каналами суженными окончаниями, подобно тому, как соединяются трахеиды.

В стеблях ели и лиственницы феллоген закладывается в паренхиме первичной коры под листовыми подушками очень рано, когда камбиальная деятельность только начинается. Из-за раннего образования пробки и кольцевой корки смоловместилища лиственницы функциони-

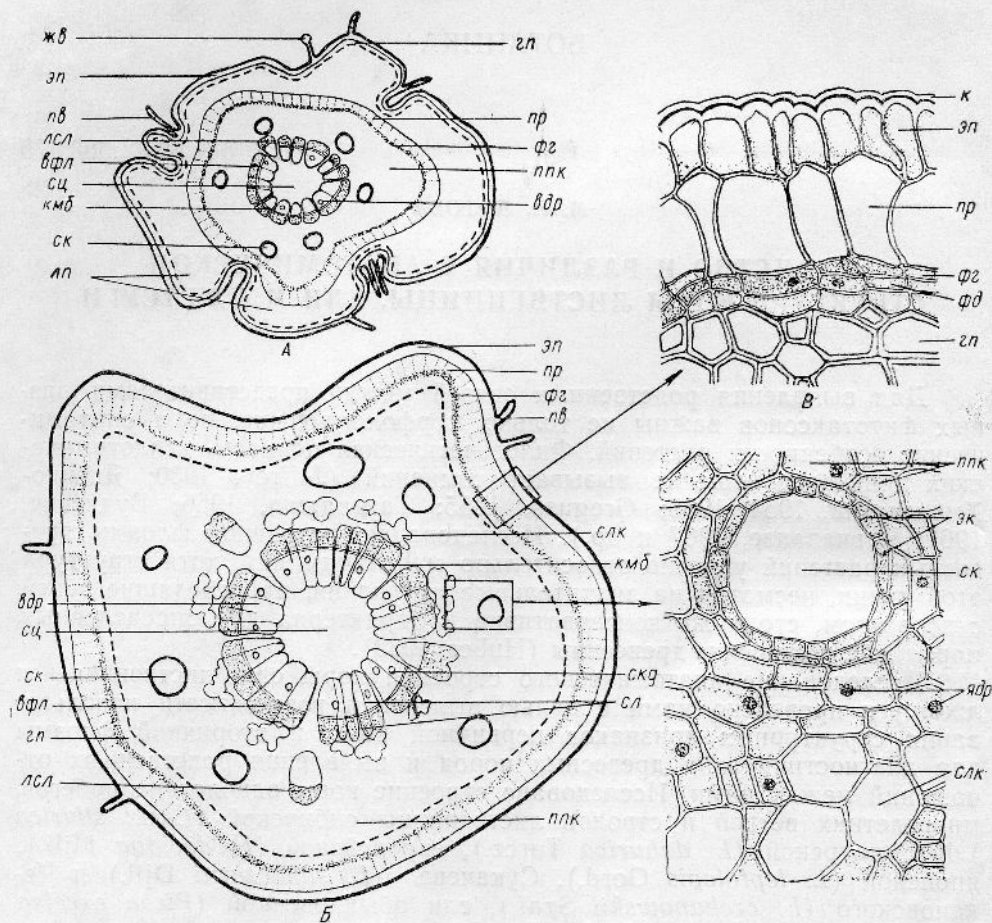


Рис. 1. Анатомическое строение однолетних стеблей ели (*Picea excelsa*) (А) и лжетсуги (*Pseudotsuga glauca*) (Б, В, Г) к — кутикула, эл — эпидермис, лп — простые волоски, жв — железистый волосок, лп — листовые подушки, гл — гиподерма, ппк — паренхима первичной коры, слк — слизевые клетки, пр — пробка, фг — феллоген, фд — феллодерма, лсл — листовые следы, ск — смоляные каналы, эк — эпителиальные клетки, вфл — вторичная флоэма, вдр — вторичная древесина, скд — смоляные каналы древесины, кмб — камбий, сл — сердцевинные лучи, сц — сердцевина, ядр — ядра

руют недолго. Смоляные каналы ели сохраняются в течение нескольких лет, при этом полость канала расширяется, принимая в поперечном сечении овальные очертания.

В однолетних побегах лжетсуги листовые подушки не заметны, контуры поперечных срезов стебля неправильные; там, где располагаются пазушные почки, они вогнуты (рис. 1, Б). Феллоген закладывается в субэпидермальном слое, перидерма находится снаружи от слабо развитой гиподермы.

В первичной коре однолетних, реже 2—3-летних побегов лжетсуги, кроме типичных паренхимных клеток, встречаются группы очень широких тонкостенных прозенхимных элементов с заостренными или закругленными окончаниями. Обычно эти клетки расположены вблизи вторичной флоэмы. На срезах они либо пустые, либо заполнены смесью смол, дубильных веществ и фенольных соединений (Прозина, 1960). Аналогичные клетки встречаются в первичной и вторичной коре пихты, только во вторичной флоэме они паренхимные. Мёллер (Moeller, 1882) назвал эти клетки «слизевыми».

В 10—15-летних и более старых ветвях и стволах исследованных нами растений первичная кора не сохраняется вследствие образования корки. Снаружи от камбия располагается только вторичная флоэма, внутренняя часть которой, соответствующая одному годичному приросту, составляет проводящую зону, а периферическая, более широкая — непроводящую (Esau, 1964, Лотова, 1968)

Проводящая флоэма у всех исследованных пород имеет одинаковое строение. Она состоит из радиальных рядов ситовидных клеток длиной около 1,5 мм, пересеченных тангентальными рядами клеток тяжелой лубяной паренхимы, отличающихся от проводящих элементов более темным содержимым. Кроме обычных коротких паренхимных клеток, собранных в вертикальные тяжи, у лиственницы и лжетсуги довольно много веретеновидных клеток лубяной паренхимы, сохраняющих прозенхимную форму флоэмных инициалей (Srivastava, 1963)

Сердцевинные лучи гетерогенные, обычно однорядные, 2—4% лучей с горизонтальными смоляными каналами. «Белковые» клетки, контактирующие с ситовидными элементами, располагаются среди краевых, стоячих клеток луча. У лиственницы они нередко встречаются и в средней части луча. Поскольку «белковые» или «альбуминовые» клетки хвойных растений, впервые описанные Страсбургером (Strasburger, 1891), по содержанию белковых соединений не отличаются от других паренхимных клеток флоэмы, И. Саутер и Х. Браун (Sauter, Braun, 1968) предложили называть их клетками Страсбургера. Эти клетки могут быть не только в лучевой, но и в тяжелой паренхиме. Так, у лжетсуги нередко несколько клеток вертикального паренхимного тяжа, соприкасающиеся с ситовидными элементами, имеют мелкие ситовидные поля, но каллозы со стороны паренхимных клеток откладывается значительно меньше, чем со стороны проводящих элементов.

Клетки тяжелой и лучевой паренхимы, за исключением «белковых» клеток, выполняют запасающую функцию. В средних и периферических слоях проводящей флоэмы они содержат крахмальные зерна. Вблизи камбиальной зоны крахмальных зерен в паренхимных клетках нет или их очень мало. Некоторые клетки лубяной паренхимы заполнены мелкими одиночными кристаллами оксалата кальция, окруженными темным смолистым матриксом (Srivastava, 1963; Лотова, 1969). Кристаллоносными могут быть одна или несколько клеток вертикального тяжа лубяной паренхимы и веретеновидные клетки. Кристаллы имеют кубическую или короткопризматическую форму. Наиболее крупные кристаллы шириной 12—16 и длиной 12—32 мк характерны для ели, наиболее мелкие (4—8 мк) встречаются у лжетсуги. Число кристаллоносных клеток очень велико в непроводящей флоэме.

Ситовидные клетки непроводящей флоэмы сильно деформированы, их радиальные стенки часто извилисты (рис. 2, А). Клетки лубя-

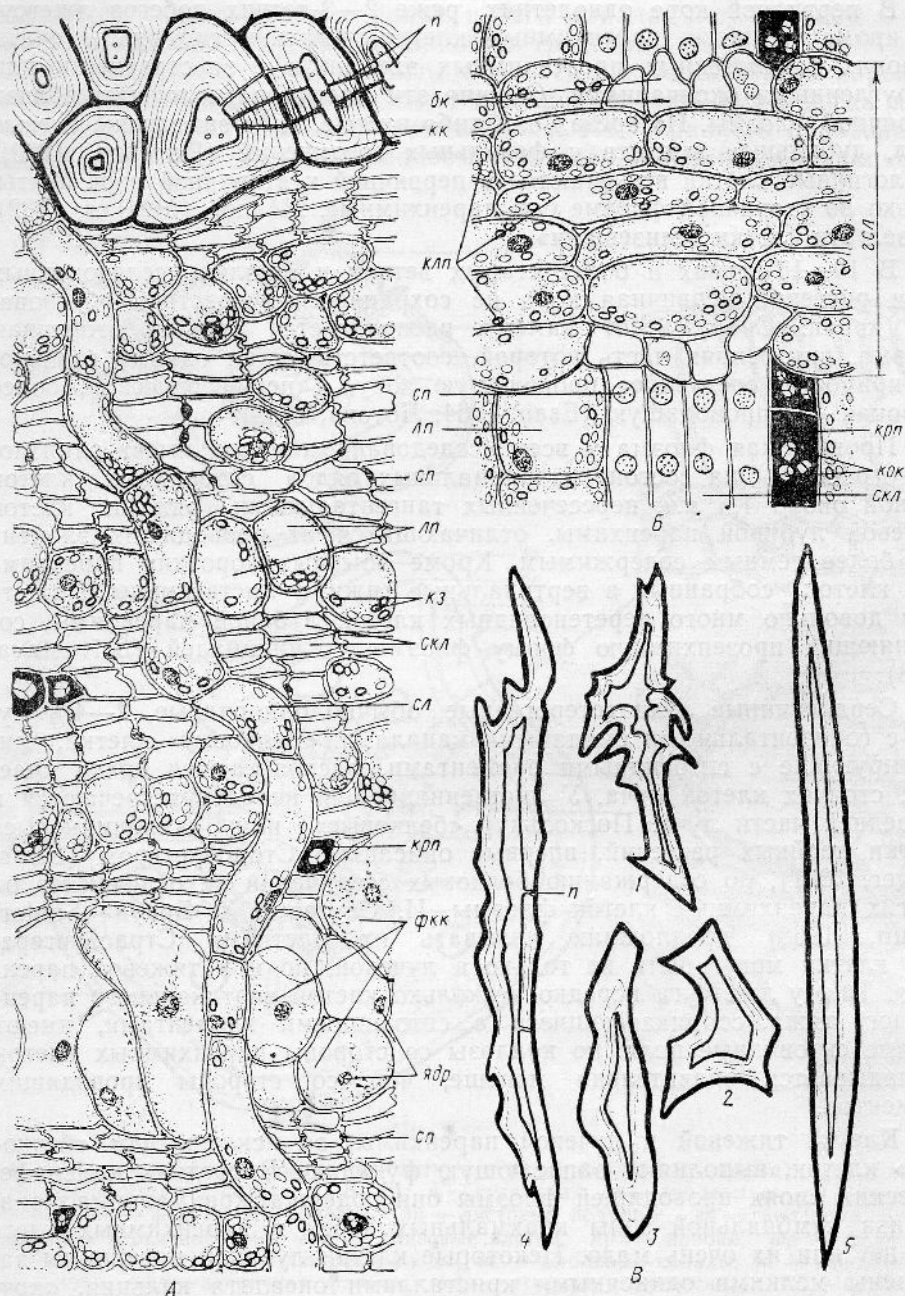


Рис. 2. Анатомическое строение непроводящей флоэмы: А — поперечный срез флоэмы сли обыкновенной (*Picca excelsa*); В — радиальный срез флоэмы лжетсуги сизой (*Pseudotsuga glauca*); В — склерейды во флоэме лиственницы и лжетсуги. 1, 2 — ветвистые склерейды, 3, 4 — переходные формы между ветвистыми и волокнистыми склерейдами, 5 — волокнистая склерейда; кк — каменные клетки, фкк — формирующиеся каменные клетки, п — поры, скл — ситовидные клетки, сп — ситовидные поля, лп — тяжелая лубяная паренхима, сл — сердцевинный луч, гсл — гетерогенный сердцевинный луч, бк — отмершие «белковые» клетки, клп — клетки запасяющей лучевой паренхимы, крп — клетки кристаллоносной паренхимы, кок — кристаллы оксалата кальция, кз — крахмальные зерна, ядр — ядра

ной паренхимы очень крупные, на поперечных срезах обычно округлые. Дилатационная зона непроводящей флоэмы представлена в основном паренхимными клетками, между которыми заключены группы деформированных и облитерированных ситовидных элементов.

Сердцевинные лучи у исследованных представителей хвойных растений не дилатируют, однако в них также происходят изменения. После прекращения деятельности ситовидных элементов «белковые» клетки отмирают и сжимаются под давлением разрастающихся сосед-

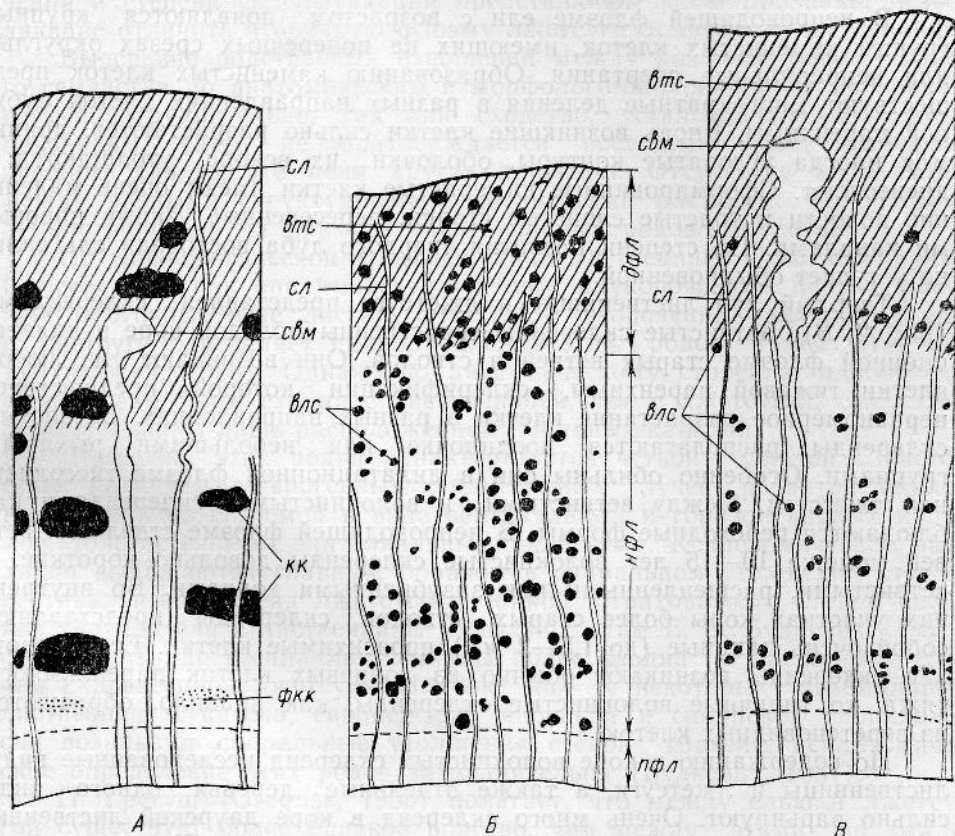


Рис. 3. Схемы строения вторичной флоэмы ели (А), лжетсуги (Б) и лиственницы (В): пфл — проводящая флоэма, нфл — непроводящая флоэма, дфл — дилатационная флоэма, сл — сердцевинные лучи, свм — смоловместилища, кк — группы каменных клеток, фкк — формирующиеся каменные клетки, вкс — волокнистые склеренды, втс — ветвистые склеренды

них клеток (рис. 2, Б). В старых, периферических слоях непроводящей флоэмы лучи часто теряют гетерогенность, их клетки округляются, между ними возникают межклетники. В сложных лучах расширяются горизонтальные смоляные каналы. При формировании замкнутых смоловместилищ лучи головчато или цистообразно расширяются (рис. 3, А, В). Особенно много таких смоловместилищ в коре лиственниц Сукачева, Чекановского и сибирской (Лотова, 1970), меньше их у обыкновенной ели. Единичные смоловместилища отмечены нами в сердцевинных лучах исследованных образцов флоэмы лжетсуги и ели восточной.

По строению мягкого луба ель, лиственница и лжетсуга практи-

чески не различаются. Диагностическое значение имеют только структурные особенности твердого луба.

Первичная и вторичная кора молодых побегов обычно лишена механических элементов. Одиночные толстостенные одревесневшие клетки появляются во вторичной коре 3—4-летних ветвей, а у более старых они регулярно образуются в непроводящей флоэме.

Механические элементы луба у представителей семейства сосновых могут быть представлены каменистыми клетками, ветвистыми и волокнистыми склереидами (Эсау, 1969).

В непроводящей флоэме ели с возрастом появляются крупные группы каменистых клеток, имеющих на поперечных срезах округлые или неправильные очертания. Образованию каменистых клеток предшествуют многократные деления в разных направлениях клеток лубяной паренхимы. Вновь возникшие клетки сильно разрастаются, принимая иногда угловатые контуры, оболочки их вскоре утолщаются и древеснеют. Сформированные каменистые клетки имеют очень маленькие полости и толстые слоистые стенки, пересеченные узкими поровыми каналами. По степени развития твердого луба восточная ель сильно уступает обыкновенной.

Твердый луб лиственницы и лжетсуги представлен склереидами (рис. 2, В). Ветвистые склереиды свойственны молодой коре и дилатационной флоэме старых ветвей и стволов. Они возникают из любой клетки тяжевой паренхимы, склерификации которой предшествует неравномерное разрастание клетки в разных направлениях. Ветвистые склереиды располагаются поодиночке или небольшими рыхлыми группами. Особенно обильны они в дилатационной флоэме тиссолистной лжетсуги. Между ветвистыми и волокнистыми склереидами наблюдаются переходные формы. В непроводящей флоэме стволов и ветвей моложе 10—15 лет волокнистые склереиды довольно короткие, с ветвистыми, расщепленными или зазубренными концами. Во внутренних участках коры более старых стволов склереиды представляют собой очень длинные (до 1,5—2 мм) прозенхимые клетки. Если короткие склереиды возникают обычно из концевых клеток паренхимного тяжа, то типичные волокнистые склереиды, как правило, образуются из веретеновидных клеток.

По содержанию в коре волокнистых склереид исследованные виды лиственницы и лжетсуги, а также отдельные деревья одного вида сильно варьируют. Очень много склереид в коре даурской лиственницы, значительно меньше их у лиственниц Сукачева, Чекановского и европейской, образцы коры которых собраны в Бронницком лесничестве под Москвой. Кора лжетсуги тиссолистной, выросшей в Ботаническом саду МГУ на Ленинских горах, по содержанию волокнистых склереид значительно уступает лжетсуге сизой из Никитского ботанического сада.

Волокнистые склереиды лжетсуги в среднем короче, чем те же элементы лиственницы, однако этот признак нельзя использовать для диагностики, так как длина склереид очень варьирует (от 0,7 до 1,6 мм у лжетсуги и до 2,5 мм у лиственницы, при коэффициентах вариации $cv=11-14\%$). Чрезвычайно изменчиво и число склереид на 1 мм² поперечного среза флоэмы (10—100 клеток у лжетсуги, 1—56 клеток у лиственницы, при коэффициентах вариации $cv=35-48\%$).

В коре лиственницы волокнистые склереиды обычно располагаются широкими очень рыхлыми тангентальными полосами (рис. 3, В). В пределах этих полос склереиды формируются более или менее одновременно. Ранее образовавшиеся элементы впоследствии отодвигают-

ся к периферии, и в этих старых слоях луба новые волокнистые склериды за редким исключением не дифференцируются. В непроводящей флоэме лжетсуги склериды распределены диффузно (рис. 3, Б). Склерификация паренхимных элементов происходит в любое время и в любом участке луба. Поэтому рядом с вполне сформировавшимися склерендами могут быть более мелкие и полностью не склерифицированные клетки. Диффузное расположение волокнистых склеридов в флоэме лжетсуги и большие различия в размерах их поперечных сечений и степени склерификации представляют собой признаки, позволяющие отличить вторичную флоэму лжетсуги от флоэмы лиственницы.

Выяснение родственных отношений между разными родами одного семейства по анатомическим и морфолого-биологическим признакам весьма затруднительно, так как сходство, установленное по одним признакам, часто не подтверждается исследователями, использовавшими для той же цели другие признаки. Отсутствия корреляции между разными структурными особенностями растений можно продемонстрировать на примере исследованных родов семейства.

По морфологической классификации лиственницу относят к трибе *Lariceae*, так как она имеет удлиненные и укороченные побеги, несущие многочисленные листья. Отсутствие укороченных побегов у ели и лжетсуги определяет принадлежность этих родов трибе *Abieteeae* (Тахтаджян, 1956). Однако по анатомическому строению однолетних побегов ель более сходна с лиственницей, чем с лжетсугой, отличаясь от лиственницы лишь расположением смоляных каналов.

Древесина этих родов характеризуется четкой годичной слоистостью, наличием гетерогенных сердцевинных лучей, развитой смоловыделительной системой в виде вертикальных и горизонтальных каналов, толстостенными эпителиальными клетками. Ксилотомические различия выражаются главным образом в спиральном утолщении стенок вертикальных трахеид лжетсуги и тонкой штриховатости стенок поздних трахеид ели и лиственницы. В связи с этим Е. В. Будкевич (1961) считает, что древесина лиственницы более сходна с древесиной ели, чем с древесиной лжетсуги. Но так как у некоторых экземпляров лиственниц Сукачева, европейской, японской и сибирской периодически возникают спиральные утолщения стенок трахеид, ксилотомическое определение этих родов затруднительно (Будкевич, 1961).

П. Грегуш (Greguss, 1955) полагает, что между елью и лжетсугой существует более близкое родство, чем между этими родами и лиственницей, так как у ели и лжетсугиряду с пицеидными порами на полях перекреста клеток сердцевинных лучей с вертикальными трахеидами встречаются и купрессоидные поры, отсутствующие у лиственницы. Этот вывод, по мнению П. Грегуша, подтверждается и тем, что число эпителиальных клеток, выстилающих полость смоляного канала, разрезанного поперек, у лиственницы значительно больше (10—16), чем у ели (6—10) и лжетсуги (6—8). Считая, что число эпителиальных клеток может служить показателем интенсивности смолообразования, П. Грегуш приходит к заключению, что у лиственницы более резко выражены приспособления к холодному континентальному климату, чем у ели и лжетсуги.

Интенсивное смолообразование характерно не только для древесины, но и для коры лиственницы, особенно велико оно у видов, растущих в Сибири (Лотова, 1970). Число эпителиальных клеток, выстилающих полость горизонтальных смоляных каналов, по нашим наблюдениям, в лубе лиственницы (6—10) почти такое же, как и у ели (6—9), и немного выше, чем у лжетсуги (5—7).

Степень развития смоловыделительной системы вряд ли может иметь большое диагностическое значение, так как этот признак зависит и от экологических условий, и от индивидуальных особенностей дерева. Наибольший интерес представляют признаки, на развитие которых условия внешней среды не оказывают существенного влияния. В коре исследованных родов хвойных растений достоверное диагностическое значение имеют структурные особенности твердого луба. В этом отношении лжетсуга, твердый луб которой представлен ветвистыми и волокнистыми склереидами, сильно отличается от ели, твердый луб которой образован обычными каменными клетками, и обнаруживает несомненное сходство с лиственницей.

Сопоставление результатов нашего исследования с литературными данными не позволяет решить вопрос о степени родства между лиственницей, елью и лжетсугой по анатомическим особенностям древесины и коры. Мы считаем возможным присоединиться к мнению Е. В. Будкевич (1961), предполагающей, что большинство родов семейства сосновых развивалось параллельно от каких-то общих предков, поэтому и направления их структурной специализации, прежде всего специализации проводящего аппарата, в ряде случаев оказались различными.

ЛИТЕРАТУРА

- Будкевич Е. В. 1961. Древесина сосновых. М.—Л., Изд-во АН СССР
Дерева и кустарники СССР, т. 1. М.—Л., 1949, Изд-во АН СССР
- Лотова Л. И. 1968. Структурные изменения вторичного луба сосен в связи с образованием корки. «Вестн. Моск. ун-та», биология, почвоведение, № 6, стр. 53—62.
- Лотова Л. И. 1969. Кристаллические включения в клетках коровой паренхимы сосен. «Вестн. Моск. ун-та», биология, почвоведение, № 3, стр. 112—115.
- Лотова Л. И. 1970. О смоловыделительной системе коры лиственниц. «Вестн. Моск. ун-та», биология, почвоведение, № 5, стр. 36—40.
- Прозина М. П. 1960. Ботаническая микротехника. М., «Высшая школа».
- Тахтаджян А. Л. 1956. Высшие растения, т. 1. М.—Л., Изд-во АН СССР
- Чавчавадзе Е. С. 1967. К вопросу об эволюции семейств хвойных (по данным анатомии древесины). Сообщения по анатомии и физиологии древесных растений. Материалы к научно-техн. конференции ЛТА им. С. М. Кирова, Л., стр. 16—19.
- Эсау К. 1969. Анатомия растений. М., «Мир».
- Яценко-Хмельевский А. А. 1954. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.—Л., Изд-во АН СССР.
- Яценко-Хмельевский А. А. 1958. Происхождение покрытосеменных по данным внутренней морфологии их вегетативных органов. «Ботанический журнал», 43, № 3, 365—380.
- Esau K. 1964. Structure and development of the bark in dicotyledons. The formation of wood in forest trees. N. Y., pp. 37—50.
- Greguss P. 1955. Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest.
- Huber B. 1939. Das Siebrohrensystern unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen. «Jahrb. wissenschaftliche Botanik», 88, Heft 2, 176—242.
- Jeffrey E. C. 1930. The anatomy of woody plants. Chicago.
- Kirchner O., Loew E., Schröter C. 1908. Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Bd. 1, Abt. 1. Stuttgart.
- Moeller J. 1882. Anatomie der Baumrinden. Berlin.
- Sauter J. J., Braun H. J. 1968. Histologische Untersuchungen zur Funktion der Baststrahlen von *Larix decidua* Mill., unter besonderer Berücksichtigung der Strasburger-Zellen. «Z. Pflanzenphysiol.», 59, Nr. 5, 420—438.
- Srivastava L. M. 1963. Secondary phloem in the Pinaceae. «Univ. Calif. Publ. Bot.», 36, No. 1, 1—69.
- Strasburger E. 1891. Ueber den Bau und die Verrichtungen der Leitungsbahnen in den Pflanzen. «Histologische Beiträge», Heft 3, SS. 1—1000.