

УДК 630.812

UDC 630.812

**УРОВЕНЬ ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ГИСТОЛОГИЧЕСКОГО СОСТАВА И СПЕЦИАЛИЗАЦИИ ЭЛЕМЕНТОВ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ ДРЕВЕСИНЫ**

**LEVEL OF PHYLOGENETIC EVOLUTION OF HISTOLOGICAL STRUCTURE AND SPECIALIZATION OF ELEMENTS FOR DIFFERENT WOOD TYPES**

Неделина Надежда Юрьевна  
аспирант  
*Voronezhskaya gosudarstvennaya lesotekhnicheskaya akademiya, Voronezh, Rossiya*

Nedelina Nadezhda Yurievna  
postgraduate student  
*Voronezh State Academy of Forestry and technologies, Voronezh, Russia*

В статье дан обзор результатов исследования эволюционного развития хвойной и лиственной древесины. Обсуждаются особенности микроструктуры древесины разных пород.

In the article, the review of the research results of evolutionary development for softwood and hardwood wood has been given

Ключевые слова: ГОЛОСЕМЕННЫЕ, ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, ГИСТОЛОГИЧЕСКИЙ СОСТАВ, ДРЕВЕСИНА, АНАТОМИЧЕСКИЕ ЭЛЕМЕНТЫ, ТРАХЕИДА, ВОЛОКНО

Keywords: GYMNOSPERMOUS, ANGIOSPERMAE, HISTOLOGICAL STRUCTURE, WOOD, ANATOMICAL ELEMENTS, TRACHEID, FIBRE

Древесина, представляющая собой комплекс тканей, выполняющих водопроводящую, механическую и запасующую функции в стволе дерева, состоит из элементов, имеющих различный уровень структурной специализации и функционального совершенства, что в общем определяется эволюционной подвинутостью древесных растений.

Древесные породы делятся на три группы: хвойные, лиственные рассеяннососудистые и лиственные кольцесосудистые. Хвойные породы являются голосеменными растениями, менее развитыми в эволюционном отношении, чем представители покрытосеменных лиственных рассеяннососудистых и кольцесосудистых пород.

Класс Хвойные или Шишконосные (лат. Pinóphyta или Coníferae) – один из многочисленных, к которому относят растения отдела голосеменных, семена которых развиваются в шишках. Все современные виды – древесные растения. Типичные представители – кедр, кипарис, пихта, можжевельник, лиственница, ель, сосна, секвойя, тис и каури. Хвойные растения произрастают в диком виде почти во всех частях света.

Зачастую, они преобладают над другими растениями, например, в таких биомах, как тайга. Хвойные растения имеют неоценимое экономическое значение, в основном в качестве лесоматериала и сырья для производства бумаги. Древесина хвойных относится к типу так называемых «мягких» пород.

Хвойные являются древней группой, их ископаемые останки встречаются на протяжении порядка 300 млн лет, начиная с позднего каменноугольного периода палеозойской эры. Более современные роды появляются в ископаемых отложениях возрастом 60–120 млн лет.

Отдел покрытосеменные (*Angiospermae*) – наиболее совершенная и самая многочисленная группа современного растительного мира. Из анатомических признаков для покрытосеменных характерно наличие настоящих сосудов (трахей), тогда как у голосеменных развиты только трахеиды, а сосуды встречаются крайне редко. Ввиду большого количества общих признаков нужно предположить монофилетическое происхождение покрытосеменных от какой-то более примитивной группы голосеменных. Наиболее ранние и очень отрывочные ископаемые остатки покрытосеменных (пыльца, древесина) известны из юрского геологического периода. Из нижнемеловых отложений известны тоже немногочисленные достоверные остатки покрытосеменных, а в отложениях середины мелового периода они встречаются сразу в больших количествах и в значительном разнообразии форм, которые все принадлежат ко многим различным ныне живущим семействам и даже родам. В качестве предполагаемых предков покрытосеменных указывали различные группы нижестоящих в системе растений – кейтониевые, семенные папоротники, беннеттиты, гнетовые. У кейтониевых были завязь, рыльце, но у них завязь формировалась иначе, чем у покрытосеменных. У них не было даже подобия цветков, спорофиллы их

просты и, вероятно, они представляют слепую ветвь эволюции. У беннеттитов были обоеполые своеобразные «цветки», но не было пестиков, и семена их были лишь скрыты между бесплодными чешуями, а не находились внутри плодов, образованных мегаспорофиллами. У семенных папоротников не было цветков, не было покрытосемянности. Теория происхождения покрытосеменных из гнетовых предполагает, что наиболее примитивные покрытосеменные имели мелкие однополые цветки без околоцветника или с невзрачным околоцветником. Однако по ряду соображений в настоящее время более примитивными цветками считают крупные, обоеполые цветки. Поэтому можно предположить, что предками современных покрытосеменных были какие-то вымершие, очень примитивные голосеменные с обоеполыми цветками типа шишки (стробилами), в которых на длинном цветоносе (оси) были спирально расположены свободные (несросшиеся друг с другом) листочки однородного околоцветника, микроспорофиллы (тычинки) и мегаспорофиллы (плодолистики). В системе голосеменных эта группа должна была стоять где-то между семенными папоротниками и уже более специализированными беннеттитами и саговниками. Таким образом, голосеменные и покрытосеменные растения – параллельные ветви эволюции, имеющие общего предка.

Первые остатки покрытосеменных датируются Юрским периодом приблизительно 140 миллионов лет назад. Первые отпечатки растений с признаками покрытосеменных обнаружены в пластах юрского и раннего мелового периодов (135–65 миллионов лет назад), но это были довольно-таки малочисленные и примитивные формы. Следы обширного развития и распространения покрытосеменных появились в палеонтологической летописи в период среднего мела (около 100 миллионов лет назад). С конца мелового периода мезозойской эры на Земле начинают господствовать покрытосеменные растения, которые приобрели ряд

преимуществ, по сравнению с другими высшими растениями, в том числе голосеменными. Жизненные формы покрытосеменных представлены деревьями, кустарниками или травами, что обуславливает их наибольшую экологическую пластичность и распространение на суше во всех природных зонах и в водных бассейнах. Их основные вегетативные органы – корень, стебель и лист, имеющие многочисленные видоизменения, самые специализированные по строению и функциям. Покрытосеменные растения, как и голосеменные размножаются с помощью семян, но семена их защищены околоплодником, что способствует их лучшему сохранению и распространению. Появление цветка – органа семенного размножения, который (в целом) дает новое поколение (репродукцию), ставит этот отдел растений в положение самых высокоорганизованных представителей растительного царства. Морфологическое разнообразие цветковых очень велико. Строение вегетативных и генеративных органов у них достигает наибольшей сложности, ткани характеризуются высокой степенью специализации.

Древесина хвойных состоит из примитивных водопроводящих элементов – трахеид и отличается простым строением и радиальным расположением основных элементов. Древесина лиственных пород характеризуется большим набором высокоспециализированных элементов и их переходных форм. Основные водопроводящие элементы – сосуды и механические элементы – древесные волокна (либриформ) достигли высокой степени специализации. Значительно развитые отдельные элементы, особенно, сосуды, смещают соседние клетки, вследствие чего древесина лиственных пород не имеет того правильного радиального расположения, которое характерно для древесины хвойных пород.

В процессе эволюции наземных растений специализация трахеальных элементов шла, преимущественно, в направлении разделения механической и проводящей функций. Примерами наименее выраженной

специализации в этом отношении служат трахеиды хвойных, совмещающие проводящую и механическую функции. Затем ранние трахеиды хвойных эволюционировали в сосуды лиственных древесных пород. Членики сосудов у рассеянососудистых еще довольно длинные, диаметр их не превышает 150–200 мкм, поперечные стенки наклонные и несут лестничную или более подвинутую простую перфорацию (рис. 1). Наконец, у лиственных кольцесосудистых сосуды достигают высшей степени специализации. Членики сосудов становятся короткими и крупными в поперечнике (до 500 мкм), боченковидными по форме. Они уже обычно несут только простую перфорацию. Поздние трахеиды хвойных эволюционировали в древесное волокно лиственных пород. Следовательно, от примитивных трахеид расходятся два направления специализации, одно к сосудам, другое – к волокнам.

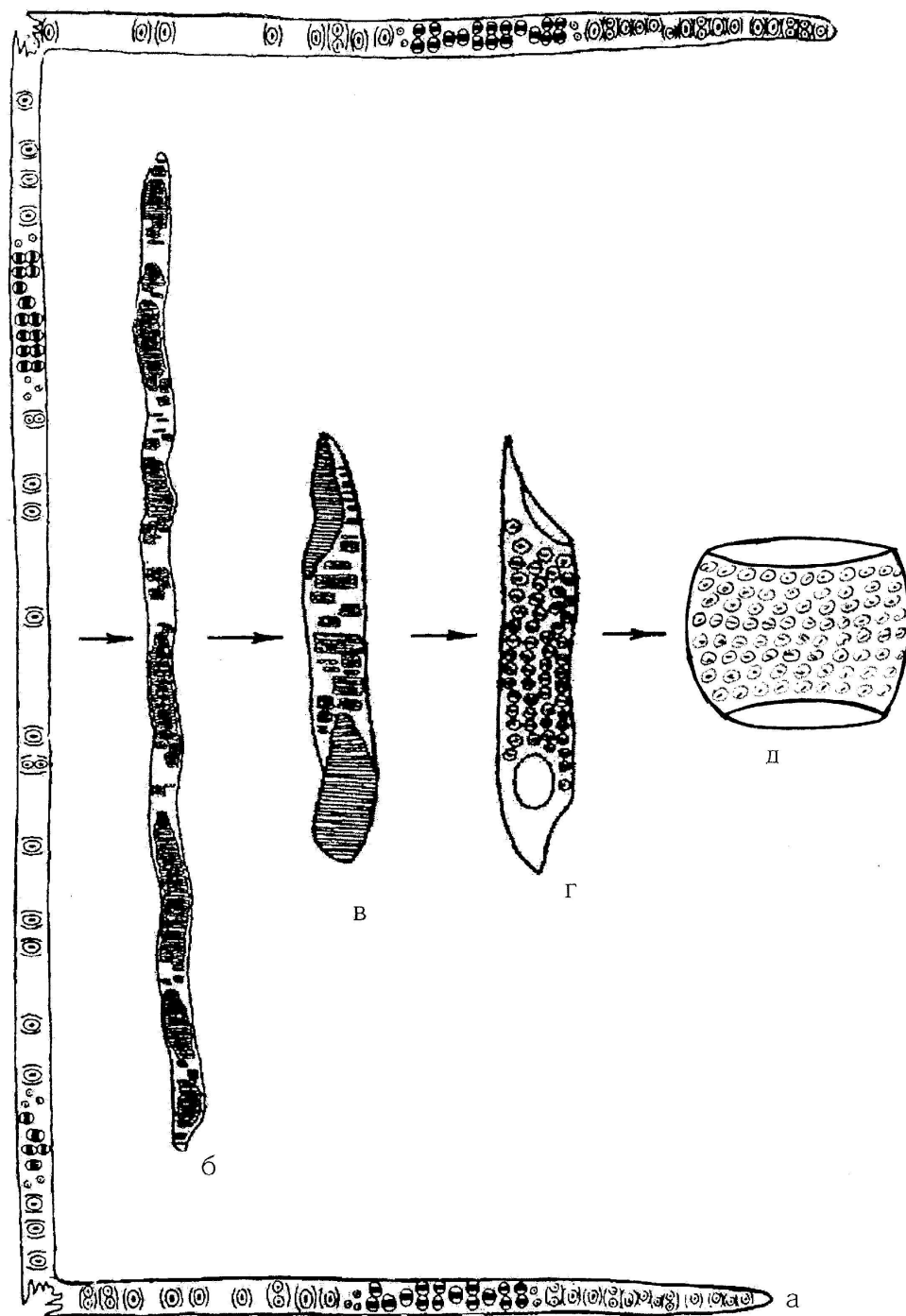


Рисунок 1. Эволюция элементов древесины, выполняющих проводящую функцию: а – ранняя трахеида; б – сосудистая трахеида; в – членик сосуда с лестничной перфорацией; г – членик сосуда с простой перфорацией; д – членик крупного сосуда

Трахеальные элементы представляют собой наиболее высокоспециализированные клетки ксилемы, выполняющие функцию проведения воды и растворенных в ней веществ. Эти клетки более или

менее вытянутые, в зрелом состоянии они мертвые. Для них характерны лигнифицированные оболочки с вторичными утолщениями и порами, которые варьируют по своей структуре. Различают два типа трахеальных клеток – трахеиды хвойных и членики сосудов лиственных пород. Они отличаются друг от друга тем, что трахеиды являются неперфорированными клетками, а членики сосудов имеют перфорации, по одной или несколько на каждом конце, а иногда и на боковых стенках. Клетки, сходные с члениками сосудов по форме и расположению, но не имеющие перфораций, называют сосудистыми трахеидами и рассматривают как неполностью развитые членики сосудов [7]. В трахеидах передвижение воды из клетки в клетку осуществляется, главным образом, через пары пор, поровые мембраны (замыкающие пленки пор) которых отличаются высокой проницаемостью для воды и растворенных веществ.

В древесине большинства современных семенных растений имеются трахеиды с округлыми окаймленными порами. У хвойных окаймленные поры большие, особенно в ранней древесине. Окаймленная пора представляет собой неутолщенный участок первичной оболочки, над которым вторичная оболочка нависает в виде купола, несущего на своей вершине входное отверстие поры. У хвойных первичная оболочка в окаймленной поре разделяется на центральную утолщенную часть, называемую торусом, и краевую, обеспечивающую фильтрацию растворов. При определенных условиях торус может сместиться к одному из входных отверстий поры и прервать сообщаемость полости трахеиды со смежными клетками. Особенностью окаймленных пор лиственных является отсутствие у них торуса.

Продольные ряды члеников, связанных перфорациями, называют сосудами. По членикам сосудов вода движется свободно через перфорации оболочки. Перфорированную часть оболочки членика сосудов называют

перфорационной пластинкой. Пластинка может быть простой, с одной перфорацией, или сложной, если перфораций больше чем одна. Сложная пластинка, в свою очередь, может быть лестничной, если перфорации имеют вытянутую форму и располагаются параллельно друг другу, или сетчатой, если перфорации напоминают ячейки сети. Проводимость сосудов с простыми перфорациями на поперечных стенках выше, чем тех сосудов, у которых лестничные перфорации расположены на наклонных стенках. Типы перфораций служат диагностическим признаком: лестничные перфорации свойственны сосудам сравнительно немногих видов древесных (*Betula*, *Parrotia*, *Vixus*). Простые перфорации встречаются значительно чаще (*Quercus*, *Fraxinus*, *Populus*...).

Среди других элементов древесины сосуды лиственных пород могут располагаться поодиночно или чаще радиальными или компактными группами [6]. Характер размещения сосудов является благоприятным признаком при видовой диагностике древесины. Под микроскопом, зачастую, удается установить родовую принадлежность древесины лишь по характерному рисунку, создаваемому просветами сосудов на поперечных срезах [4].

Второе направление эволюционного развития трахеид хвойных – превращение их в элементы опорной ткани. Типичное волокно отличается от трахеид большей толщиной оболочки и, соответственно, меньшим диаметром просвета. Как и трахеида, древесное волокно в зрелом состоянии является мертвой клеткой с лигнифицированной оболочкой. В отличие от трахеиды, высокоспециализированные волокна не имеют окаймленных пор. Поры у них простые, щелевидные и немногочисленные, что в сочетании с толстыми оболочками делает древесные волокна малопригодными для проведения воды. Еще одним важным отличием волокон от трахеид являются значительно более длинные, заостренные, а иногда и раздваивающие окончания клеток, что повышает их соединения.



Известны два основных типа ксилемных волокон – волокнистые трахеиды и волокна либриформа (рис. 2).

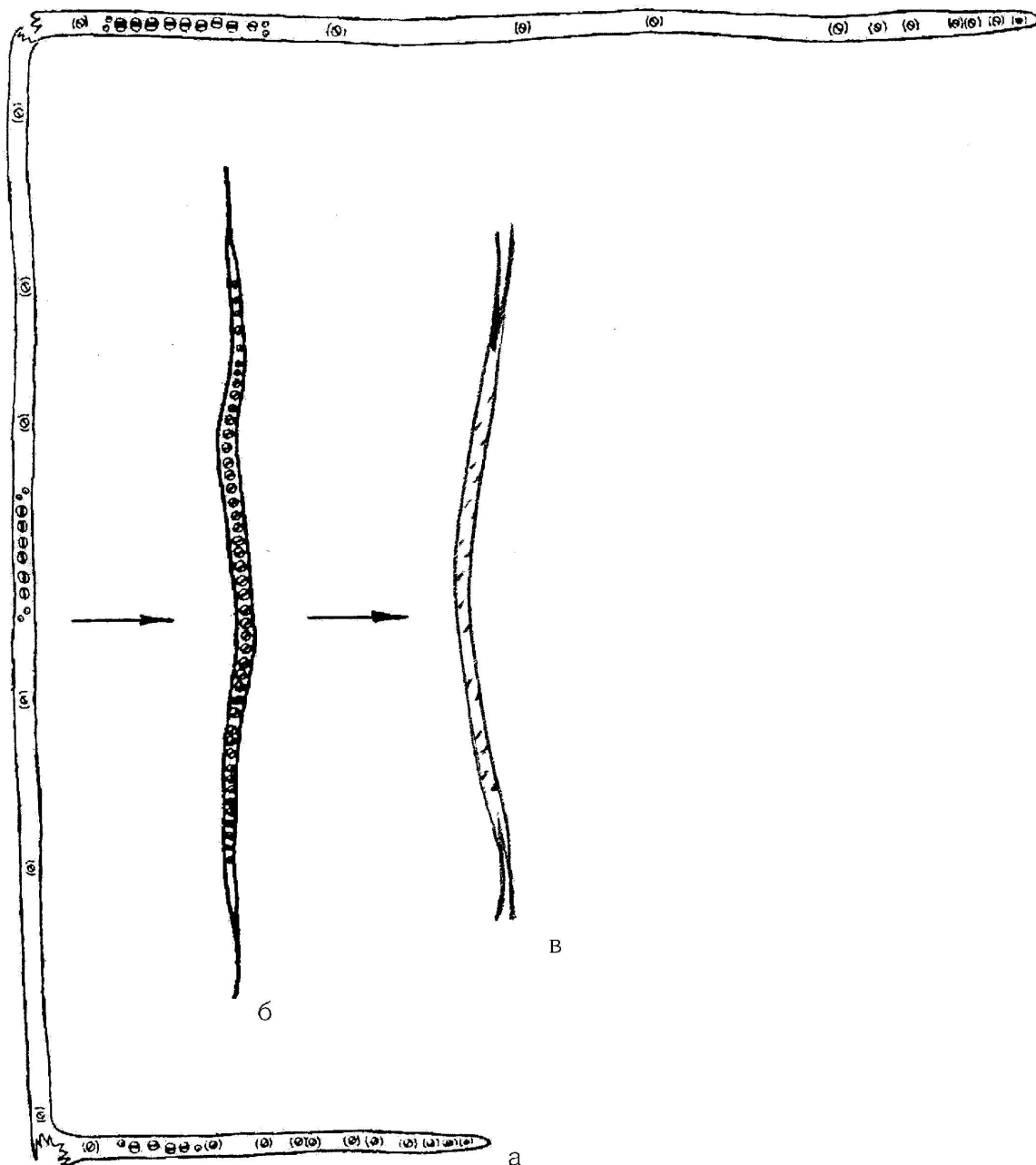


Рисунок 2. Эволюция элементов древесины, выполняющих опорную функцию:  
 а – поздняя трахеида; б – волокнистая трахеида; в – волокно либриформа

Если в древесине одновременно встречаются оба типа волокон, то волокна либриформа обычно характеризуются большей длиной и более толстой оболочкой. В волокнистых трахеидах полости окаймленных пор

меньше, чем поровые полости трахеид или сосудов той же древесины. Эти поры имеют поровый канал с округлой внешней апертурой и вытянутой или щелевидной внутренней апертурой. В волокнах либриформа апертура поры щелевидная, а канал очень напоминает уплощенную воронку, поровой же полости как таковой нет. Иными словами, эти поры не окаймленные, а простые. Определение пор волокон либриформа как простых дает основание полагать, что между волокнами и волокнистыми трахеидами существует большее различие, чем принято думать. Поры волокнистых элементов ксилемы по своей структуре образуют ряд последовательных переходов – от пор с явно выраженным окаймлением к порам с рудиментарным окаймлением и вообще без него. Поры промежуточных форм с различным поровым окаймлением для удобства относят к порам волокнистых трахеид.

Еще одна разновидность волокон – так называемые желатинозные волокна. Они имеют нелигнифицированный слой оболочки, который откладывается поверх  $A_3$ -,  $A_2$ - и даже  $A_1$ -слой вторичной оболочки. Желатинозные волокна представляют собой обычный компонент реактивной древесины двудольных [1, 7].

В таблице приведен анализ микроструктурных особенностей древесины.

Таблица – Микроструктурные особенности различных типов древесины

Ткани	ДРЕВЕСИНА		
	Хвойных	Лиственных	
		рассеяннососудистых	кольцесосудистых
Проводящая	Ранние трахеиды	Средней величины сосуды, чаще с лестничной перфорацией  Сосудистые трахеиды	Крупные сосуды в ранней зоне чаще с простой перфорацией  Группа мелких сосудов в поздней зоне  Сосудистые трахеиды в ранней зоне
Запасающая	Тяжи вертикальной (аксиальной) паренхимы – редко  Очень узкие сердцевинные лучи	Более обильные тяжи вертикальной паренхимы  Обилие узких и широких сердцевинных лучей	Самые разнообразные тяжи вертикальной паренхимы по форме и расположению  Обилие узких и широких сердцевинных лучей
Механическая	Поздние трахеиды	Волокнистые трахеиды;  Древесные волокна чаще с простыми, гладкими окончаниями	Волокнистые трахеиды  Древесные волокна часто с раздвоенными и зазубренными окончаниями;  Желатинозные волокна

### Список литературы

1. Дьяконов К.Ф., Курьянова Т.К., Косиченко Н.Е. Особенности деформации анатомических элементов древесины дуба при различных режимах термообработки // Изв. вузов. лес. ж. – 1985. – № 5. – С. 75–80.
2. Косиченко Н.Е. Влияние генотипа – среды на формирование микроструктуры стебля и диагностика технических свойств, роста и устойчивости древесных растений: Дисс. ... док. биол. наук. – Воронеж, 1999. – 298 с.

3. Косиченко Н.Е. Формирование структуры и плотности древесины в онтогенезе // Строение, свойства и качество древесины 2000: Матер. 3 Межд. симп. 11–14 сентября 2000 г. – Петрозаводск, Ин-т леса Кафедра НЦ РАН, 2000. С. 58–61.
4. Раскатов П.Б. Экологическая анатомия вегетативных органов деревьев и кустарников. – Воронеж: Изд-во ВГУ, 1979. – 181с.
5. Уголев Б.Н. Древесиноведение с основами лесного товароведения. – М.: ГОУ ВПО МГУЛ, 2007. – 351 с.
6. Яценко-Хмелевский А.А. Краткий курс анатомии растений. – М.: Высшая школа, 1961. – 283 с.
7. Эзау К. Анатомия семенных растений: [В 2-х кн.]. – М.: Мир, 1980. (Кн. 1. – 224 с., Кн. 2. – 225 с.).