

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

Институт леса

А. А. ЯЦЕНКО-ХМЕЛЕВСКИЙ

ОСНОВЫ И МЕТОДЫ
АНАТОМИЧЕСКОГО
ИССЛЕДОВАНИЯ
ДРЕВЕСИНЫ



ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

Москва · 1954 · Ленинград

Книга составлена при участии
В. Е. Вихрова, М. С. Гзырян и В. Е. Москалевой
Ответственный редактор *А. Л. ТАХТАДЖЯН*

ПРЕДИСЛОВИЕ

Применение древесины настолько разнообразно, круг вопросов, встающих на самых различных этапах ее выращивания, заготовки, хранения, переработки и использования, настолько велик, что вполне понятен и широкий диапазон посвященных ей исследований.

За последние десятилетия наука о древесине — древесиноведение — достигла значительных успехов. Однако и по сей день древесиноведение в известной мере является собранием сведений о различных свойствах древесины — физических, механических, химических и т. д., часто очень плохо увязанных между собой.

Все свойства древесины могут и должны быть объяснены, во-первых, свойствами вещества (или, скорее, веществ), слагающего клеточную оболочку ее элементов, и, во-вторых, особенностями в расположении этих элементов в пространстве. Первый круг вопросов составляет задачу химии древесины, второй — ее анатомии. Между этими двумя науками лежит мало исследованная область физико-химии клеточной оболочки и ее субмикроскопического строения.

Анатомия древесины, развившаяся в цикле ботанических дисциплин в известной мере независимо от многих других разделов древесиноведения, разработана довольно хорошо. Но достижения этой науки не всегда достаточно используются при решении многих вопросов технического древесиноведения.

В настоящей книге мы сделали попытку собрать воедино все те данные, которые могут представить интерес для специалистов, интересующихся строением древесины. Книга посвящена вопросам анатомического изучения древесины, т. е. исследованию ее клеточного строения, описанию структурных особенностей отдельных типов клеток и их сочетаний, а также микроскопическому изучению процессов, происходящих в живых клетках.

Наша книга рассчитана на лиц, работающих в той или иной области технического или ботанического древесиноведения и знакомых с основами этой науки, а также с общим курсом анатомии растений. Поэтому нами, за некоторыми исключениями, не даются общие сведения о микроскопе, его устройстве, приготовлении срезов и т. д., которые предполагаются читателю известными.

Так как приложение анатомии к вопросам изучения древесины может быть самым разнообразным, мы сочли необходимым разделить книгу на две части. В первой части излагаются те сведения, которые, как нам представляется, могут быть полезными для исследователей в любой области древесиноведения. К этим сведениям относятся прежде всего анатомическая терминология, некоторые данные о технике изготовления препаратов, схемы описания древесины хвойных и лиственных древесных пород, указания по измерению анатомических элементов древесины и, нако-

нец, данные о технике анатомического изображения. В терминологии нами даются определения для каждого анатомического элемента, поясненные в случае необходимости соответствующими примечаниями.

Во второй, специальной, части книги приводятся указания по тем пяти направлениям анатомии древесины, которые нам представляются важнейшими. Это вопросы определения современных и ископаемых древесин, вопросы эволюционной и систематической анатомии древесины, физиологическая и патологическая анатомия древесины, применение анатомии древесины для решения задач лесоводства и экологии и, наконец, техническая анатомия древесины, т. е. анатомическое исследование древесины с целью установления тех или иных ее технических свойств и особенностей. Материал, собранный в этих главах, может быть полезен для лиц, работающих анатомическим методом в тех или иных разделах древесиноведения, ботаники или лесоводства.

Дать в руки исследователю, заинтересованному в анатомическом изучении древесины, по возможности, всю основную сумму фактов и обобщений, накопленных в науке, — таков был замысел автора при составлении настоящего труда. Насколько он удался — нам судить трудно. Но мы все же надеемся, что предлагаемая книга не окажется бесполезной в развитии советского древесиноведения.

В составлении четвертой главы настоящей работы приняла участие М. С. Гзырян, десятой главы — В. Е. Вихров и В. Е. Москалёва. Указанным лицам приношу свою искреннюю благодарность.

Ереван, март 1952 г.

А в т о р

Часть первая
ОБЩИЕ УКАЗАНИЯ

Глава первая

ТЕРМИНОЛОГИЯ

Введение

В основу настоящей «Терминологии» положен «Словарь терминов, употребляемых при описании древесины» (Яценко-Хмелевский и Джапаридзе, 1936). Однако за истекшие 18 лет, в продолжение которых советская анатомия древесины сделала значительные успехи, появились новые термины и было уточнено понимание многих старых. Кроме того, «Словарь терминов», выпущенный Тбилиским ботаническим институтом в количестве всего 150 экземпляров, вскоре сделался библиографической редкостью, доступной только специалистам, работающим в крупных научных центрах Советского Союза. Все это настоятельно требовало модернизации терминологии и опубликования нового «Словаря терминов». Значение точной, ясной, одинаково понимаемой всеми специалистами терминологии не требует, вероятно, особых пояснений. Разумеется, никакая стандартизация терминологии не может быть окончательной. Новые исследования вызовут к жизни новые понятия, которые потребуют новых терминов.

При модернизации предлагаемого словаря нами использован не только наш личный опыт, но и работы многих советских и зарубежных исследователей, в том числе монография А. Л. Тахтаджяна (1948), посвященная морфологической эволюции покрытосеменных, где вопросы анатомии древесины рассмотрены с большой полнотой. Ко многим терминам здесь даны более или менее подробные примечания, поясняющие границы их применения. Вся терминология разбита на 5 отделов, в пределах которых термины даются в логическом порядке. Для облегчения пользования словарем в конце книги дан алфавитный указатель терминов.

Стебель голосеменных и (или) двудольных

1. **Древесина** и (или) **ксилема** — главным образом укрепляющая и водопроводящая ткань стеблей и корней. Определяется присутствием трахеальных элементов (см. № 87).

2. **Ксилема** [первичная древесина и (или) первичная ксилема] — водопроводящая ткань первичного происхождения, дифференцирующаяся из верхушечной меристемы (располагается обычно по краям сердцевины ствола).

3. **Протоксилема** — первоначально образующаяся ксилема, проводящие элементы которой характеризуются исключительно кольчатыми или спиральными утолщениями.

4. **Метаксилема** — впоследствии образующаяся ксилема с пористыми проводящими элементами.

5. **Древесина (вторичная древесина или вторичная ксилема)** — отлагающийся камбием комплекс тканей, в основном водопроводящих и укрепляющих, обычно с одревесневшими клеточными оболочками.

П р и м е ч а н и е к №№ 1—5. Точное определение понятия «древесина», не вызывающее обычно недоумения в обыденной жизни, в науке представляет некоторые затруднения. В ботанике «древесиной» называют совокупность водопроводящих трахеальных клеток, обычно сопровождающихся более или менее значительно развитыми механическими клеточными элементами (волокнами в широком смысле слова) и клетками паренхимы, независимо от их происхождения из первичной или вторичной меристемы. «Древесина» в этом смысле является синонимом «ксилемы», и оба термина употребляются равнозначно. В данном определении «древесина» (или «ксилема») представляет совершенно точное понятие, и в огромном большинстве случаев не возникает никаких сомнений при отнесении той или иной ткани к «древесине» («ксилеме»). Однако это понятие значительно шире того, что обычно принято понимать под «древесиной». В него входят, например, водопроводящие ткани соломинки злаков, листьев и лепестков цветка, которые никому не придет в голову отождествить с древесиной, употребляемой на изготовление строительных конструкций или мебели. При этом надо отметить, что «древесина» в широком смысле слова не обязательно состоит из одревесневших элементов и может заключать трахеальные клетки с целлюлозными оболочками (например васкулярная ткань лепестков большинства цветков).

Вполне целесообразно ограничить употребление термина «древесина» только вторичной древесиной, а для первичной древесины пользоваться термином «ксилема». Ясно, что употребляемый в технике и в разговорной речи термин «древесина» относится именно к вторичной древесине и не включает первичную древесину. Однако «вторичная древесина» в ботаническом смысле слова является также более широким понятием, чем технический термин «древесина», так как большинство травянистых двудольных растений в своих стеблях имеет камбий, который отлагает вторичную древесину. Если эта вторичная древесина в стебле хлопчатника или подсолнуха внешне и особенно под микроскопом напоминает древесину дерева или кустарника, то, например, у тыквы, фасоли или помидора, это сходство становится значительно менее отчетливым. Хотя и структурные, и физиологические аналогии между вторичной древесиной трав, с одной стороны, и деревьев и кустарников, с другой, совершенно очевидны, мы под «древесиной» будем понимать массивную ткань, состоящую из водопроводящих, механических и паренхимных клеточных элементов, отлагаемому камбием в течение ряда лет и образующую основную массу стеблей, ветвей и корней древесных и кустарниковых растений.

Несмотря на значительные отличия в структурных признаках у различных видов растений, эта ткань обладает определенными химическими, механическими и физическими свойствами, отличающими ее от других материалов растительного, животного и неорганического происхождения. Эти свойства связаны, во-первых, с химическими особенностями древесины, именно с одревеснением клеточных оболочек всех или большинства слагающих ее элементов и с преобладанием в ней вертикально вытянутых (по оси ствола, ветви или корня) элементов. Совокупность этих двух признаков определяет собой специфику промышленного применения древесины и ее технические показатели. Сам по себе процесс одревеснения клеточных оболочек отнюдь не ограничен клеточными элементами древесины и встречается в тех органах растений (например плоды и семена), которые с древесиной ничего общего не имеют. Одревесневшие стебли однодольных растений (бамбуков, пальм, однодольных одревесневающих лиан — сассапарили и др.) не могут быть обозначаемы термином «древесина» не только с ботанической точки зрения (что совершенно очевидно, так как стебли представляют собой одревесневшую ткань с вкрапленными в нее закрытыми проводящими пучками, состоящими из первичной ксилемы и первичной флоэмы), но и в чисто техническом отношении, так как построены по совершенно иному механическому принципу.

Разграничение между первичными тканями, образованными первичными меристемами (прокамбием) и тканями вторичного происхождения, образованными камбием, не всегда бывает достаточно отчетливым. Также не всегда удается провести резкую грань между элементами протоксилемы и метаксилемы. Однако в большинстве случаев различие между «древесиной» и «ксилемой» не вызывает сомнений, и это вполне оправдывает применение указанных двух терминов. Что касается различий между протоксилемой и метаксилемой, то их естественнее всего видеть в появлении более или менее сплошного слоя вторичного утолщения оболочки трахеальных элементов, обычно возникающего путем слияний отдельных полос спиральных утолщений. Этот

процесс, естественно, имеет ряд промежуточных стадий, среди которых черта, отделяющая элементы протоксилемы от метаксилемы, всегда будет проводиться более или менее условно.

6. **Сердцевина** — центральный паренхимный цилиндр в стволе и иногда в корне.

7. **Камбий** — слой образовательной ткани, обычно расположенный вначале между ксилемой и флоэмой (см. № 15), а впоследствии между древесиной и лубом (см. № 16).

8. **Инициальная (или начальная) клетка** — отдельная клетка камбия или иных меристем.

9. **Веретенообразная инициальная клетка** — инициальная клетка камбия, образующая вертикальные или осевые элементы древесины или луба; на тангентальном срезе она веретенообразна.

10. **Лучевая инициальная клетка** — инициальная клетка, образующая клетки луча; такие клетки обычно собраны группами и на тангентальном срезе часто более или менее изодиаметричны.

11. **Ярусный камбий** — камбий, характеризующийся расположением инициальных клеток в горизонтальных рядах.

12. **Камбиальная зона** — условное обозначение слоя различной толщины, состоящего из инициальных клеток и их еще не дифференцированных производных.

13. **Кора** — ткани стебля и корня, лежащие снаружки от камбия. В старых деревьях обычно подразделяется на внутреннюю (живую) и внешнюю (мертвую) кору.

14. **Луб и флоэма** — ткани, связанные с распространением выработанных питательных веществ. Характеризуются наличием ситовидных клеток или ситовидных трубок.

15. **Флоэма (первичный луб или первичная флоэма)** — ткань первичного происхождения, возникшая из верхушечной меристемы, проводящая выработанные питательные вещества и содержащая более или менее дифференцированные ситовидные клетки или ситовидные трубки.

16. **Луб (вторичный луб или вторичная флоэма)** — обычно образованная камбием часть коры, всегда содержащая наряду с другими элементами ситовидные клетки или ситовидные трубки.

17. **Включенный луб** — пучки или слои луба, включенные в древесину некоторых двудольных.

18. **Внутренняя флоэма** — флоэма, расположенная конутри от ксилемы.

Примечание к №№ 14—18. Как и в случае с понятием «древесина», вполне целесообразно ограничить применение термина «луб», имеющего не только ботаническое, но и хозяйственное значение, тканями вторичного происхождения, оставив за тканями первичного происхождения термин «флоэма».

Поскольку настоящая терминология имеет в виду описание строения древесины, мы оставляем без детализации терминологию, посвященную флоэме и лубу, в частности разграничения между прото- и метафлоэмой, а также не даем определений для основных элементов флоэмы.

19. **Луч (сердцевинный или радиальный луч)** — радиальная полоса клеток, образованная камбием.

Примечание. Неточность термина «сердцевинный луч» была показана еще в начале нашего столетия. Однако, так как этот термин широко употреблялся и употребляется еще и сейчас, нет оснований против применения его и в дальнейшем, при условии, что с ним не связывается представлений об общности клеток луча с клетками сердцевины.

20. **Древесный луч** — часть луча, расположенная конутри от камбия.

21. **Лубяной луч** — часть луча, лежащая наружу от камбия.

Основные макроскопические признаки древесины

22. **Заболонь** — внешние, физиологически активные, большей частью светлоокрашенные слои древесины, обычно отличающиеся по цвету от внутренних слоев.

23. **Спелая древесина** — слои древесины, расположенные конутри от заболони и в живом или только что срубленном дереве большей частью отличающиеся от последней меньшей влажностью и пониженной жизненной активностью. В момент валки обычно выделяется в виде сухого кружка (в случае «спелодревесных» пород) или же в виде более или менее широкой сухой полосы, окружающей ядро (в случае «ядровых»¹ пород). У некоторых растений отличается от заболони также и анатомически [закрытыми торусами окаймленных пор (см. № 57)], присутствием тилл (см. № 180 и др.).

24. **Ядро** — внутренние слои древесины, отличающиеся от заболони и спелой древесины более темной окраской и значительно пониженной жизнедеятельностью, иногда полностью лишённые живых клеток.

Примечание к №№ 22—24. Вообще говоря, внешние слои древесины называют «заболонью» независимо от того, отличаются ли они по цвету от центральных слоев или нет. Многочисленными исследованиями установлено, что физиологическая активность ствола сосредоточена именно в его внешних слоях, а внутренние слои характеризуются сильно пониженной жизнедеятельностью или даже являются совершенно безжизненными и выполняют только пассивную опорную функцию.

Заболонь всегда, как правило, характеризуется светлой окраской. Внутренняя часть ствола, напротив, может или почти не отличаться по цвету от заболони или же иметь темную окраску. Темноокрашенная центральная часть либо резко отграничивается от светлоокрашенной заболони, либо переходит в нее постепенно. В нашей литературе часто в обоих случаях внутренние темноокрашенные участки называют «ядром древесины». В точном смысле слова, однако, ядро — это темноокрашенная внутренняя часть ствола, резко отграниченная от заболони и отличающаяся от нее рядом физиологических и анатомических особенностей, и в первую очередь резко (без переходов) пониженной жизнедеятельностью. Ядро древесины возникает у многих пород (ядровых) как нормальный этап онтогенеза древесины. Ядро и спелая древесина наблюдаются у одних древесных пород и отсутствуют у других. Сосна, ильм, каштан являются характерными представителями ядровых пород. Пихта, бук, свидина имеют только спелую древесину и лишены ядра, их обычно называют «спелодревесными породами». Некоторые породы, как, например, дуб² и кизил, имеют и ядро и спелую древесину («ядровоспелодревесные породы»). Наконец, очень значительная группа древесных пород лишена и ядра и спелой древесины (клены, ивы, ольхи, груша и т. д.). Эти породы обозначаются как «заболонные породы». В последних внутренних частях ствола часто темнее внешней (например у кленов, груши, смелеграба) и, как мы говорили выше, иногда также называется «ядром». Это словоупотребление надо признать неудачным, так как «ядро древесины» является точным понятием и отличается от «заболони» определенными признаками. Для обозначения центральных участков ствола заболонных деревьев (которые не могут отождествляться с заболонью, так как они отличаются от нее физиологически — пониженной жизнедеятельностью, а иногда и анатомически) не существует специального термина ни на одном языке. Чаще всего они обозначаются просто как «центральные участки ствола».

¹ Часто говорят «ядерные» породы, но термин «ядерный» получил в биологии широкое употребление как имя прилагательное от ядра клетки, поэтому лучше употреблять в этом случае прилагательное «ядровый».

² Последние исследования В. Е. Вихрова (1950, 1952) показали, что в стволе дуба ядро заключено в «чехол» спелой древесины. Вполне вероятно, что число ядровоспелодревесных пород, в настоящее время весьма ограниченное, при более тщательном исследовании физиологии ядрообразования, значительно возрастет.

25. Ложное ядро — обычно темноокрашенные внутренние слои древесины более или менее правильных очертаний, выделяющиеся в центральных участках ствола спелодревесных и заболонных пород главным образом под влиянием гиф грибов, поселившихся в древесине.

Примечание. Различить ложное ядро от нормального часто довольно затруднительно. Ложное ядро иногда отличается неравномерной окраской в разных своих частях, неправильной конфигурацией, бывает окружено черной каймой (например у бука, где эта кайма носит название «мантиль»), но все эти признаки могут отсутствовать. Поэтому во многих случаях только внимательное наблюдение может решить вопрос о том, характеризуется ли данная порода нормальным ядром или ядро у нее патологического происхождения. Так, есть основания полагать, что ясень, который обычно относится к ядровым породам, на самом деле имеет ложное ядро (Гзырян, 1950а). С другой стороны, ряд наблюдений показывает, что толчком к возникновению нормального ядра являются некоторые патологические процессы, в результате которых в центральные участки древесины ветвей попадает грибная инфекция или воздух. Так, например, у фисташника при прослеживании ядра в тонких ветках всегда можно уловить связь между образованием ядра и какой-либо травмой ветви (большей частью с небольшим отпавшим сучком). Поэтому можно думать, что различия между ложным и нормальным ядром не столь глубоки, как это казалось ранее, тем более что биохимические и анатомические изменения по сравнению с заболонью, происходящие в нормальном и ложном ядре, показывают тесные аналогии.

26. Включенная (или двойная) заболонь — участки или концентрические слои заболони, включенные в ядро, сохранившие внешние признаки и технические особенности заболони.

27. Сердцевинное пятно (или сердцевинное повторение) — островок (на поперечном сечении) раневой ткани, состоящей из неправильно расположенных изодиаметрических клеток, заполняющих ходы, образованные в камбии личинками некоторых насекомых.

28. Слой прироста — слой древесины, более или менее отчетливо отграниченный от соседних слоев и в большинстве случаев образовавшийся в течение одного вегетационного периода; часто, особенно в древесинах умеренных широт, разделяется на раннюю древесину (см. № 33) и позднюю древесину (см. № 35).

29. Кольцо прироста — слой прироста при рассматривании в поперечном сечении.

30. Годичное кольцо — слой прироста одного года при рассматривании в поперечном сечении (применяется обычно только для древесных растений умеренных широт).

31. Двойное (или множественное) годичное кольцо — годичное кольцо, состоящее из двух и более колец прироста.

32. Ложное годичное кольцо — одно из колец прироста двойного (или же множественного) годичного кольца.

33. Ранняя древесина — менее плотная, большей частью тонкостенная, крупноклеточная часть кольца прироста, образующаяся в начале вегетационного сезона.

34. Весенняя древесина — ранняя древесина годичного кольца.

35. Поздняя древесина — более плотная, большей частью толстостенная, мелкоклеточная, позже образующаяся часть кольца прироста.

36. Летняя древесина — поздняя древесина годичного кольца.

37. Терминальная древесина — узкая полоска, прилегающая к внешней границе кольца, из толстостенных и мелкопроросветных элементов древесины, часто сплюснутых в радиальном направлении и более или менее отчетливо отличающихся от конутри расположенных клеток поздней древесины.

Примечание к №№ 33—37. Термины «ранняя древесина» и «поздняя древесина» относятся ко всякому слою прироста; в том же случае, когда слой прироста соответствует годичному приросту, иногда употребляют термины «весенняя древесина» и «летняя древесина», предполагая, что первая образовалась весной, а вторая — в конце лета. Раньше было в ходу употребление термина «осенняя древесина», но поскольку считается установленным, что в наших широтах камбий прекращает свою деятельность уже в начале осени, этот термин заменяется выражением «летняя древесина».

Следует особо подчеркнуть, что относительно отчетливое разграничение между ранней и поздней древесиной возможно только у хвойных, где эти две зоны годичного кольца хорошо заметны простым глазом. Ранняя древесина хвойных характеризуется тонкостенными, крупнокалиберными трахеидами, в то время как поздняя древесина составлена из толстостенных, мелкокалиберных трахейд. Между этими двумя зонами существует более или менее постепенный переход, но в целом у хвойных ранняя и поздняя древесины различаются вполне отчетливо. У лиственных рассеяннососудистых пород это различие выражено часто менее отчетливо или даже полностью отсутствует. Таким образом, у некоторых лиственных пород, хотя отдельные части кольца прироста и отличаются между собой по времени образования, но структурно ранняя и поздняя древесины не отличимы.

Терминальную древесину не следует отождествлять с поздней древесиной, так как у многих пород присутствует и та и другая. Терминальная древесина составляет только самую последнюю часть поздней древесины.

38. Граница кольца (или слоя) прироста — край кольца прироста. Следует различать внешнюю границу кольца прироста, отделяющую позднюю древесину данного кольца от ранней древесины следующего кольца, и внутреннюю границу кольца прироста, отделяющую раннюю древесину данного кольца от поздней древесины предыдущего кольца.

Клеточная оболочка элементов древесины, ее утолщения и поры

39. Срединная пластинка — условно принятое обозначение комплексного слоя, лежащего между вторичными стенками смежных клеток и состоящего из двух первичных стенок (см. № 41) и межклетного слоя (см. № 40; рис. 1).

40. Межклетный слой — слой между смежными клетками, часто незаметно переходящий в их первичные стенки; он изотропен и лишен целлюлозы.

41. Первичная стенка (или оболочка) — стенка меристемной клетки, изменившаяся при дифференциации последней. Не следует смешивать с тонкой, ясно анизотропной, вначале образующейся частью вторичной стенки (см. № 44; рис. 1).

Примечание к №№ 39—41. В последнее время имеется тенденция обозначать термином «срединная пластинка» только межклетный слой (Eames and Mac-Daniels, 1947), что вряд ли представляется особенно целесообразным, так как при микроскопическом исследовании древесины обычно не удается отличить межклетный слой от первичной оболочки. В тех же случаях, когда применением специальной аппаратуры и химических реактивов межклетный слой отчетливо выделяется от первичной оболочки, вполне достаточно имеющихся терминов «межклетный слой» и «первичная оболочка», с точным значением, не допускающим никаких неясностей.

42. Первичное поровое поле — утонченный участок межклетного слоя и первичных стенок, в пределах которого обычно развивается одна или более пар пор (см. № 72).

43. Крассулы — утолщенные участки межклетного слоя и первичных стенок между первичными поровыми полями.

Примечание. Термин «крассулы» был введен вместо терминов «складки Санио», «полосы Санио» или «балки Санио», которыми обозначались также и утол-

щения клеточной оболочки, в настоящее время называемые «трабекулами» (см. № 50). Путаница, царившая в употреблении названий «складки Санио», «полосы Санио» и особенно «балки Санио», делала применение их крайне нежелательным.

44. Вторичная стенка (оболочка) — стенка, образовавшаяся ко-
внутри от первичной стенки; очень разнообразная по толщине, физиче-
ским и химическим свойствам; может быть слоистой, полосатой и пористой
(рис. 1).

П р и м е ч а н и е. В настоящее время принято различать во вторичной оболочке
одревесневших элементов древесины три слоя: тонкий внешний, непосредственно

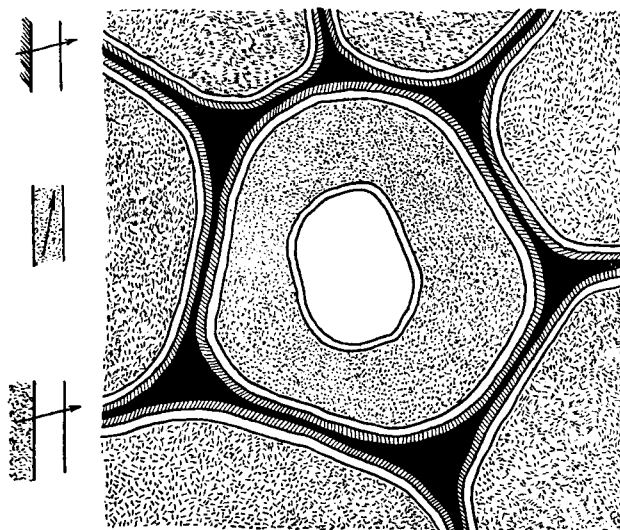


Рис. 1. Строение клеточной оболочки. Схема.

Черное — межклетный слой; заштрихованное — первичная оболочка; крайний белый слой — первые слои вторичной оболочки; точки — вторичные слои; самый внутренний белый слой — третичные слои вторичной оболочки, или третичная оболочка. Слева условно показана ориентировка фибрилл в различных слоях вторичной оболочки по направлению оси волокна.

прилегающий к первичной оболочке, толстый средний и тонкий внутренний, прилегающий к полости клетки. Указанные слои различаются между собой не только по химическому составу (в том числе и степени одревеснения), но и по ориентировке лежащих клеточную оболочку фибрилл. Под этими последними понимают волокна целлюлозы, находящиеся на пределе видимости в обычном микроскопе и составленные в свою очередь из мицеллагрегатов молекул.

45. Штриховатость — более или менее отчетливо выраженная исчерченность вторичной оболочки полосами или линиями, обычно располагающимися по спирали, но иногда имеющими иное направление.

П р и м е ч а н и е. Штриховатость связана, повидимому, со значительными размерами фибрилл, различимыми уже при относительно небольших увеличениях ($\times 500$).

46. Желатинозный слой — более или менее интенсивно ослизненный внутренний слой вторичной оболочки, иногда отрывающийся от ее среднего слоя и всегда хорошо отличимый под микроскопом от остальной толщи вторичной оболочки.

Примечание. Желатинозные слои вторичной оболочки волокон довольно постоянно характеризуют некоторые древесные породы (например некоторые вязы и дубы), хотя присутствие их иногда связано с патологическим состоянием древесины.

47. Вторичные (или третичные) спиральные утолщения — спиральные гребни на всей (или части) поверхности вторичной стенки (рис. 2).

Примечание. Спиральные утолщения клеточных элементов древесины не имеют ничего общего ни по происхождению, ни функционально со спиральными утолщениями элементов ксилемы. Поэтому желательно обозначать их термином «вторичные спиральные утолщения» или даже «третичные спиральные утолщения», хотя в настоящее время не принято обозначать внутренний слой вторичной оболочки (из которого образуются эти спиральные утолщения) как «третичная оболочка». Термин «спиральное утолщение» без соответствующего прилагательного рекомендуется употреблять только тогда, когда нет возможности спутать эти спиральные утолщения со спиральными утолщениями элементов ксилемы.

48. Каллитрондные утолщения — тонкие утолщения по всей поверхности клеточной оболочки с обеих сторон окаймления поры.

Примечание. Довольно редкий тип утолщения трахеид, встречаемый до сих пор как постоянный признак только у некоторых видов рода *Callitris* и, повидимому, *Actinostrobus* (Cupressaceae). Отмечен также более или менее случайно в древесине можжевельников.

49. Полость (просвет) клетки — клеточная полость.

50. Трабекулы — жезловидные или шпилькообразные выросты клеточной стенки, простирающиеся радиально через полость клетки (см. примечание к № 43; рис. 3).

51. Межклетные пространства — пространства между клетками: межклетные ходы (см. № 181), межклетные полости (см. № 52) и межклетники (см. № 53).

52. Межклетные полости — более или менее крупные полости, образующиеся в древесине преимущественно в результате тех или иных патологических процессов схизогенным, лизогенным или схизо-лизогенным путем.

53. Межклетники — промежутки между округленными углами клеток. Часто эти промежутки частично или даже целиком заполнены веществом межклетного слоя.

54. Пора — углубление во вторичной стенке клетки вместе с замыкающей ее снаружи пленкой; поры открыты в полость клетки. Основными структурными частями поры являются полость поры (см. № 58) и пленка поры (см. № 55; рис. 4 и 5).

55. Пленка поры — часть межклетного слоя и первичной стенки, замыкающая полость поры снаружи.

56. Ободок поры — утолщенная окраина пленки окаймленной поры [не смешивать с изогнутыми крассулами (см. № 43)].

57. Торус — центральная утолщенная часть пленки поры (рис. 5).

Примечание. Присутствие хорошо выраженного торуса достоверно констатировано только у хвойных и оболочкосеменных, причем и среди этих последних он, повидимому, у араукариевых отсутствует.

58. Полость поры — все пространство внутри поры от пленки до полости клетки.

59. Простая пора — пора, у которой по мере утолщения вторичной стенки полость становится шире, либо остается постоянной ширины или же лишь слегка постепенно суживается в направлении к полости клетки (рис. 4).



Рис. 2. Спиральные утолщения в древесине падуба (*Ilex aquifolium*). Радиальный срез. Увел. около 300.

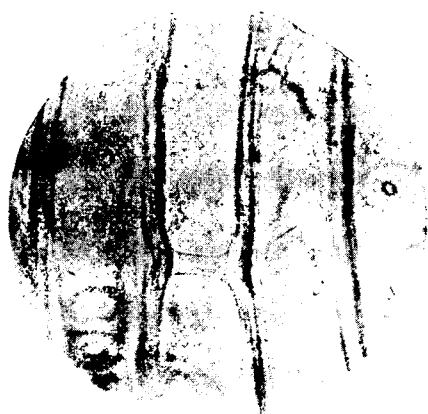


Рис. 3. Трабекула в древесине крючковой сосны (*Pinus kochiana*). Радиальный срез. Увел. около 600.

60. **Окаймленная пора** — в типичном случае пора, у которой полость резко суживается в течение утолщения вторичной стенки (рис. 5—8).

61. **Окаймление поры** — часть вторичной стенки, перекрывающая полость окаймленной поры.

62. **Камера поры** — пространство между пленкой поры и перекрывающим окаймлением.

63. **Канал поры** — проход между полостью клетки и полостью окаймленной поры. В простых порах понятие «канал поры» обычно совпадает с понятием «полость поры» (рис. 4—6).

64. **Отверстие поры** — отверстие, очертание канала поры (рис. 6—8).

65. **Внешнее отверстие** — очертание отверстия канала со стороны камеры поры.

66. **Внутреннее отверстие** — очертание отверстия канала со стороны полости клетки.

67. **Включенное отверстие** — внутреннее отверстие, очертания которого при рассматривании с поверхности включено в очертания окаймления (рис. 6).

68. **Пересекающее отверстие** — внутреннее отверстие, очертание которого при рассматривании с поверхности выходит за очертания окаймления (рис. 7).

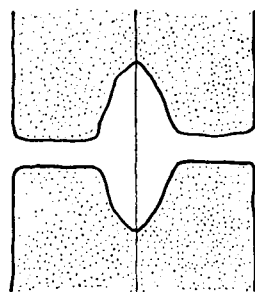


Рис. 4. Разрез окаймленной пары пор двудольного растения без торуса. Относительно мелкая камера поры и длинный канал. Схема.

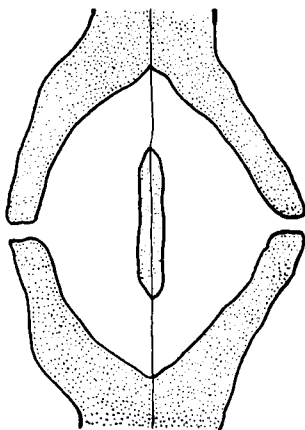


Рис. 5. Разрез окаймленной пары пор хвойного с торусом. Крупная камера и относительно очень короткий канал. Схема. (Такие поры типичны для ранней древесины многих хвойных).

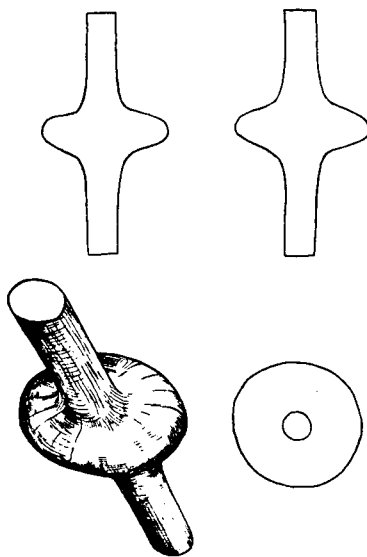


Рис. 6. Округлая окаймленная пара пор. Схема (точнее — условное изображение того объема пустоты, который образует пара окаймленных пор в толще клеточных оболочек двух смежных клеток).

69. **Слитые отверстия** — щелевидные внутренние отверстия, соединенные в спиральные желобки.

70. **Перекрещивающиеся отверстия** — два внутренних отверстия одной пары пор (см. № 72) при рассматривании с поверхности представляющиеся расположенными крест-накрест (рис. 7).

71. **Отверстия уголко** — два внутренних отверстия одной пары пор, при рассматривании с поверхности представляющиеся расходящимися из одной точки (рис. 8).

72. **Пара пор** — две взаимодополняющие поры смежных клеток.

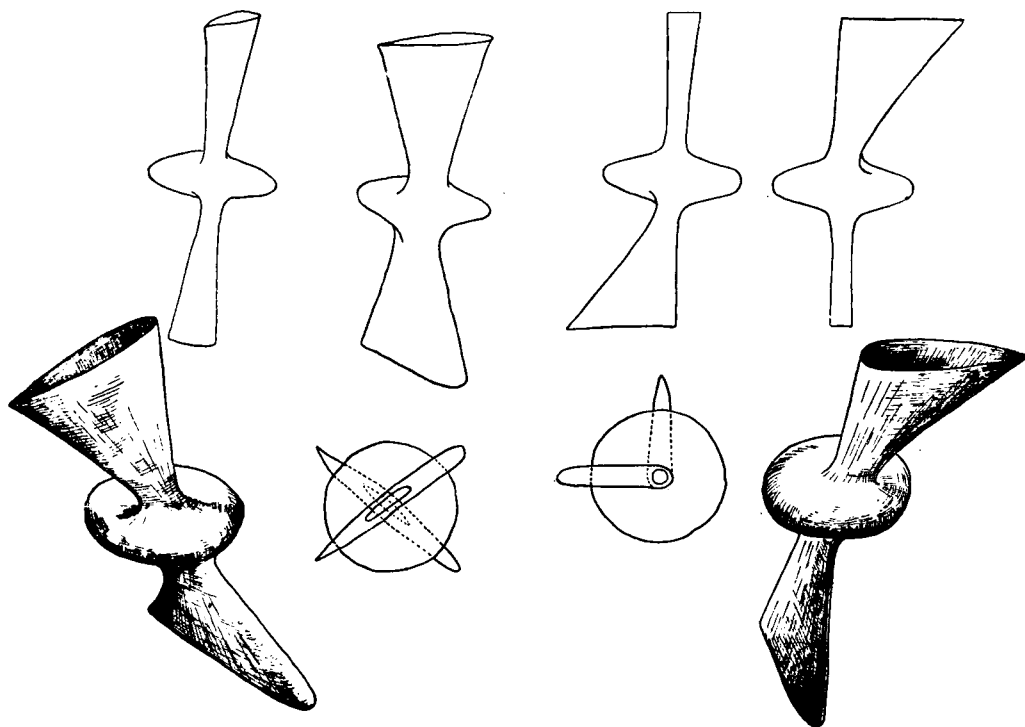


Рис. 7. Округлая окаймленная пара пор с щелевидными перекрещивающимися отверстиями. Схема — как на рис. 6.

Рис. 8. Округлая окаймленная пара пор с щелевидными пересекающимися отверстиями. Схема — как на рис. 6.

П р и м е ч а н и е. Этот термин, может быть, не вполне удачный фонетически, позволяет избежать применения слова «пора» там, где, собственно говоря, имеется не одна пора, а две спаренные.

73. **Полуокаймленная пара пор** — пара пор, состоящая из простой и окаймленной поры.

74. **Щелевидная окаймленная пора** — окаймленная пора с узким каналом, внутреннее отверстие которого представляется при рассматривании с поверхности в виде более или менее узкой щели, а окаймление заметно достаточно отчетливо при увеличении в 500 раз (рис. 7 и 8).

75. **Щелевидная простая пора** — простая пора с узким каналом, внутреннее отверстие которого представляется при рассматривании с поверхности в виде более или менее узкой щели, а окаймление при увеличении в 500 раз не заметно.

П р и м е ч а н и е к №№ 74 и 75. Разграничение окаймленных и простых щелевидных пор часто удается с трудом. Современной сравнительной анатомией древесины более или менее достоверно установлено, что «простые» щелевидные поры волокон дре-

весины, в отличие от простых пор паренхимных клеток древесины (и, повидимому, в отличие от простых щелевидных пор лубяных волокон), являются вторичными «простыми» порами и возникли в процессе эволюции путем постепенной редукции окаймления. Во всяком случае в древесине двудольных существуют все переходы

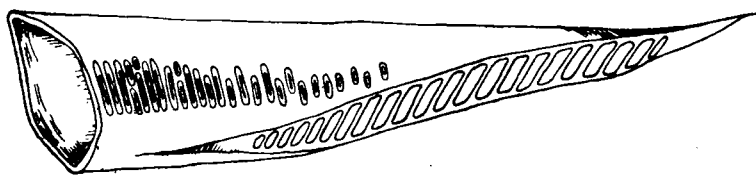


Рис. 9. Часть членка сосуда, несущего лестничные перфорации и поровость. Верхняя часть членка не изображена. Схема.

от отчетливо окаймленных щелевидных пор до пор, окаймление которых не может быть обнаружено при рассматривании с иммерсионными системами увеличением в 1200—1400 раз. Поэтому внесено предложение (Иценко-Хмелевский, 1948): все щелевидные поры, окаймление которых не заметно при увеличении в 500 раз, относить к категории простых пор. Это разграничение имеет очень большое значение для целей диагностики, и весьма важно, чтобы в нашей древесинovedческой литературе существовало однообразие в наименовании пор элементов древесины.

76. Слепая пора — пора, не сообщаящаяся с другой и обычно граничащая с межклетным пространством.

Примечание. Иногда употребляется термин «воздушная пора», так как предполагается, что такие поры являются проводником воздуха из межклетников в полость клетки. Однако эта функция слепых пор не доказана экспериментально, почему и нежелательно употребление названия «воздушная пора».

77. Зубчатая пора — окаймленная пора, полость которой целиком или же частично заполнена выступами вторичной стенки.

78. Разветвленная пора — простые поры с соединяющимися каналообразными полостями, как у «каменистых клеток».

79. Поровость — расположение пор.

80. Одностороннесложная поровость — тип поровости, при котором одна пора одной клетки сообщается с двумя или несколькими меньшими порами соседней клетки.

81. Лестничная поровость — тип поровости, при котором вытянутые или линейные поры расположены наподобие ступенек лестницы (рис. 9).

82. Супротивная (или горизонтальная) поровость — тип поровости, при котором поры расположены горизонтальными парами или короткими горизонтальными рядами. Когда такие поры сомкнуты, очертание их окаймлений при рассматривании с поверхности оказывается прямоугольным (рис. 9).

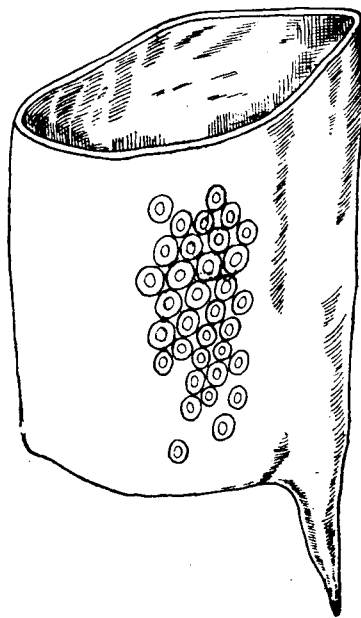


Рис. 10. Членок сосуда, несущий простые перфорации на поперечных стенках и сближенные округлые поры в очередном расположении. Схема.

83. **Очередная (или косая) поровость** — тип поровости, при котором поры расположены диагональными рядами. Когда такие поры сомкнуты, очертание их окаймлений при рассматривании с поверхности оказывается шестиугольным (рис. 10).

84. **Ситовидная поровость** — расположение мелких пор группами в виде решета.

85. **Сомкнутая поровость** — тесное расположение пор на стенке клетки, в результате чего очертание их окаймлений становится прямыми или шестиугольным.

86. **Сближенная поровость** — тесное расположение пор на стенке клеток, при котором очертание их окаймлений остается округлым (рис. 10).

Трахеальные элементы (трахеиды, сосуды и волокна)

87. **Трахеальные элементы** — элементы ксилемы и древесины, выполняющие в основном водопроводящую и (или) механическую функции и характеризующиеся наличием окаймленных пор или ее дериватов. В зависимости от особенностей утолщений клеточной оболочки и наличия на ней перфораций разделяются на трахеиды различных типов, членики сосудов и волокна либриформа.

П р и м е ч а н и е. Хотя в наиболее специализированных древесинах (например у бобовых) между члениками сосудов и волокнами либриформа существуют весьма резкие различия, с трудом допускающие отнесение их к одной категории элементов, все же наличие всех переходов от типических трахеид к волокнам либриформа (см. примечание к №№ 74 и 75) не позволяет относить их к двум типам клеточных элементов, так как проведение грани между волокнистыми трахеидами и волокнами либриформа безусловно является натяжкой.

88. **Трахеида** — клетка, лишенная перфораций (см. № 99) и сообщаясь с другими трахеальными элементами лишь посредством окаймленных пор. В ксилеме трахеиды могут иметь также только кольчатые, спиральные или сетчатые утолщения. В зависимости от характера своих пор трахеиды часто обозначаются как «кольчатые, спиральные, сетчатые или лестничные трахеиды». Трахеиды, несущие только округлые окаймленные поры, называются иногда «точечными трахеидами».

89. **Тяжевая трахеида** — трахеида из вертикального ряда (тяжа) трахеид (или смешанного ряда трахеид и паренхимных клеток), причем каждый тяж происходит от одной инициальной клетки камбия. Ранее весь тяж трахеид в целом обозначался термином «перегородчатая трахеида».

90. **Лучевая трахеида** — водопроводящая клетка, составляющая часть луча. Ранее обозначалась как «краевая» или «краевая лучевая трахеида».

П р и м е ч а н и е. Типические лучевые трахеиды, генетическая связь которых с обычными трахеидами была показана в ряде специальных исследований, встречаются только у некоторых хвойных. Применение термина «лучевая трахеида» к волокнам либриформа и волокнистым трахеидам, включенным в широкие лучи некоторых двудольных (дубы, клены и др.), вряд ли целесообразно, так как эти трахеальные элементы в лучах всегда более или менее отчетливо отличаются от лучевых клеток, и составляют в них все же случайный элемент, встречаясь только в отдельных участках отдельных лучей. Эти элементы скорее можно назвать «включенными волокнами либриформа» или «включенными волокнистыми трахеидами».

91. **Сосудистая трахеида** — неперфорированная клетка, более или менее сходная по форме и типу поровости с клетками мелких сосудов (см. № 96).

92. Вазицентричная трахеида — короткая, неправильно развившаяся трахеида, расположенная в непосредственной близости к сосудам, отличающаяся от члеников сосудов только отсутствием перфораций (см. № 99) и не слагающая определенных продольных рядов.

Примечание к №№ 91 и 92. «Словарь терминов, употребляемых при описании древесины» (Яценко-Хмелевский и Джапаридзе, 1936) дает несколько расплывчатое определение этим двум типам трахеид. По «Словарю терминов», сосудистая трахеида представляет собой «выродившийся или несовершенный сосудистый элемент». Это определение неудачно хотя бы потому, что непонятно, как членник сосуда мог «выродиться» в сосудистую трахеиду. Кроме того, неясным становится и различие между этими трахеидами и вазицентричными трахеидами, для которых гораздо более подходит определение «несовершенный членник сосуда». Поэтому мы считаем целесообразным употреблять термин «сосудистая трахеида» для обозначения более или менее коротких трахеид, сходных по форме и особенно по типу поровости и размеру пор с членниками сосудов и резко отличающихся от волокон либриформа или волокнистых трахеид, весьма обычных в древесине дубов, ильмовых, ясеней и многих других. При этом они или группируются в определенные полосы, островки или дендриты (см. № 119) вместе с мелкими сосудами или без них, или (реже) разбросаны более или менее беспорядочно в древесине, среди волокон либриформа или волокнистых трахеид, или (еще реже) составляют основную массу древесины. Это обозначение кажется тем более удачным, что этот тип клеток древесины, помимо морфологического сходства с сосудами, явным образом несет и сходные функции водопроведения, которые у волокнистых трахеид и волокон либриформа понижены или вообще отсутствуют.

Вазицентричные трахеиды в нашем понимании — это действительно несовершенные членники сосудов, в которых по тем или иным причинам не произошел процесс появления перфорации. Характерная особенность этого типа клеток — их случайное расположение, не образующее какого-либо определенного рисунка.

93. Разъединенные трахеиды — трахеиды, частично разъединившиеся в течение дифференциации; сообщение между ними поддерживается трубчатыми выростами. Ранее иногда обозначались как «соединяющиеся трахеиды» или «соединенные трахеиды».

94. Волокнистая трахеида — волокнообразная трахеида, обычно толстенная, с узкой полостью, заостренными концами и мелкими, округлыми или щелевидными окаймленными порами.

95. Перегородчатая волокнистая трахеида — волокнистая трахеида с тонкими поперечными стенками, пересекающими полость клетки. В этих элементах протопласт делится после образования вторичной стенки.

Примечание к №№ 88—95. Термин «трахеида» — безусловно один из наименее определенных в анатомии древесины. В древесине большинства низших групп наземных растений, у хвойных и гомоксиларных двудольных, где отсутствуют другие типы трахеальных элементов, применение термина «трахеиды» обычно не вызывает сомнений, хотя некоторые авторы называют элементы поздней древесины *Coniferales* «волокнистыми трахеидами». У большинства *Angiospermae* с их исключительным разнообразием трахеальных элементов в древесине термин «трахеида» в значительной мере теряет свою конкретность. Во избежание путаницы, связанной с неточным применением этого наименования, нам представляется целесообразным при описании древесины двудольных избегать термина «трахеида», рассматривая его как общее название для всех неперфорированных трахеальных элементов с окаймленными порами. При этом среди трахеид двудольных необходимо различать два основных типа: сосудистые трахеиды с поровостью, тождественной или схожей с поровостью сосудов, и волокнистые трахеиды с поровостью, резко отличающейся (главным образом по размерам пор и характеру внутренних отверстий) от поровости сосудов. Эти вполне отчетливые различия могут быть однозначно установлены каждым исследователем, что, безусловно, позволит внести ясность в описания древесины. Остальные из описанных (см. №№ 89, 92, 93 и 95) типов трахеид, по указанному выше признаку могут быть легко отнесены к одному из двух основных типов трахеид двудольных. Разумеется, у различных древесных пород и сосудистые и волокнистые трахеиды могут отличаться как по характеру внутренних отверстий (которые могут быть округлыми, более или менее вытянутыми, щелевидными, слитыми, включенными, пересекающими и т. д.) и окаймлений (округлыми, овальными и т. д.), так и по другим признакам. Однако эти отличия

легко могут быть описаны в дополнение к основному наименованию — «сосудистая трахеида» и «волокнуистая трахеида».

Разграничение в древесине двудольных трахейд, т. е. волокон с округлыми окаймленными порами с отчетливо различным окаймлением, и волокнуистых трахейд, т. е. волокон с более или менее щелевидными порами и неясно выраженным окаймлением, проводившееся американскими анатомами школы Байли и нашедшее свое отражение также и в советской литературе (Яценко-Хмелевский, 1948), часто оказывается совершенно произвольным, и одни и те же элементы разные исследователи сплошь и рядом относят к разным типам. Поэтому несравненно более целесообразно обозначать оба эти типа трахеальных элементов как «волокнуистая трахеида», выделяя в этой группе «волокнуистые трахеиды с хорошо выраженными окаймленными порами», как это делается в последних работах советских древесиноведов. Такая же номенклатура дана и в недавней английской сводке К. Меткафа и Л. Чока (Metcalf and Chalk, 1950).

96. Сосуд — вертикальный ряд клеток, слившихся между собой и слагающих таким образом членистое образование неопределенной длины, сообщающееся с родственными элементами посредством окаймленных пор.

97. Членик (или элемент) сосуда — одна из клеток слагающих сосудов, характерным признаком которой является наличие одной, двух или нескольких перфораций (см. № 99).

Примечание. Иногда встречающиеся у некоторых видов клетки с одной перфорацией являются в известной мере переходным типом между сосудистыми трахеидами и настоящими члениками сосудов. Однако такие клетки все же необходимо относить к членикам сосудов, так как факт продырявливания вторичной оболочки весьма важен и кладет резкую грань между двумя типами клеточных элементов.

98. Перфорационная пластинка — термин, условно обозначающий часть стенки (первоначально неперфорированную), находящуюся на стыке двух члеников сосудов и несущую то или иное количество перфораций (см. № 99).

99. Перфорация — сквозное отверстие, сообщающее один членик сосуда с другим; может быть расположено как на поперечной стенке членика сосуда, находящейся либо под прямым углом к его боковым стенкам (прямая или горизонтальная перфорация), либо под более или менее тупым углом (косая или наклоненная перфорация), так и на боковой стенке (вертикальная перфорация; рис. 9 и 10).

100. Простая перфорация — одиночное, обыкновенно крупное и более или менее округлое отверстие в перфорационной пластинке. Противопоставляется множественной перфорации (см. № 103; рис. 10).

101. Перфорационный ободок — остаток перфорационной пластинки, образующий кромку простой перфорации.

102. Окаймление перфорации — часть вторичной стенки, несколько нависающей над перфорацией.

103. Множественная перфорация — два или (чаще) более отверстий в перфорационной пластинке. Сборный термин, объединяющий лестничную (см. № 104), сетчатую (см. № 106) и эфедроидную (см. № 107) перфорационные пластинки.

104. Лестничная перфорационная пластинка — пластинка с несколькими (часто многими) вытянутыми параллельными перфорациями. Ранее иногда называлась «лестничной перфорацией» (рис. 9).

Примечание. Термин «лестничная перфорация» очевидно неправилен, так как он подразумевает, что отдельные отверстия есть только подразделения одного крупного отверстия. Тем не менее, поскольку термин «лестничная перфорационная пластинка» чересчур громоздок, не приходится возражать против употребления термина «лестничная перфорация».

105. Перекладина (лестничной перфорационной пластинки) — остатки пластинки между отдельными перфорациями (рис. 9). Иногда отдельные перекладки раздваиваются, образуя соединяющиеся перекладки.

106. **Сетчатая перфорационная пластинка** — пластинка со множественной перфорацией в виде сетки.

107. **Эфедроидная перфорационная пластинка** — пластинка, имеющая небольшую группу окаймленных круглых отверстий (как у *Ephedra*).

108. **Клюв (сосуда)** — более или менее длинный вырост на обоих или на одном конце членика сосуда, значительно более узкий, чем тело членика.

109. **Просвет (сосуда)** — условный термин для поперечного сечения членика сосуда или сосудистой трахеиды.

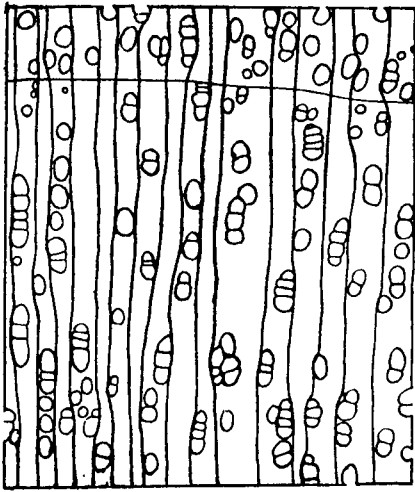


Рис. 11. Рассеяннососудистая древесина ольхи (*Alnus subcordata*). Поперечный срез. Схема. Увел. 50.

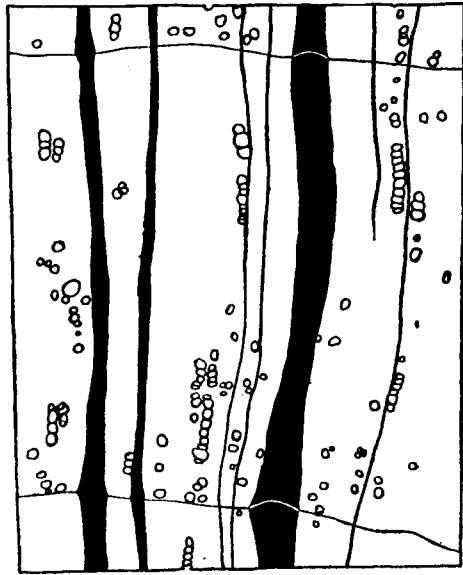


Рис. 12. Рассеяннососудистая древесина падуба (*Ilex aquifolium*). Поперечный срез. Схема. Увел. 50.

Примечание. В нашей литературе это понятие по аналогии с английской, немецкой и французской литературой иногда передается термином «пора», что нежелательно, так как создает синонимичку, могущую привести к путанице.

110. **Одиночный просвет** — сосуд, целиком окруженный иными элементами (при рассматривании на поперечном срезе).

111. **Сомкнутые просветы** — группа из двух или более сосудов, плотно соприкасающихся между собой, значительно сплюснутых по линии соприкосновения и являющихся или кажущихся подразделениями одного одиночного сосуда (рис. 11 и 12).

112. **Цепочка просветов** — ряд сближенных сосудов, сохраняющих свою самостоятельность (рис. 11 и 12).

113. **Группа просветов** — изолированное, округлой или неправильной формы скопление сосудов, окруженное иными элементами.

Примечание к №№ 110—113. Группировка сосудов на поперечном срезе имеет существенное диагностическое значение и требует специальных терминов для своего обозначения. «Одиночный просвет» и «цепочка просветов» не требуют специальных пояснений и понятны сами по себе. Термин «сомкнутые просветы» в основном применяется к двум просветам двух члеников одного сосуда в тех случаях, когда пло-

скость среза пересекала сосуд в месте причленения одного членика к другому, что обычно при соединении члеников боковыми или косыми поперечными стенками. Под понятием «группа просветов» имеется в виду поперечное сечение через более или менее значительную группу отдельных сосудов.

114. **Рисунок сосудов** — расположение сосудов в толще годичного слоя, заметное на поперечном срезе в виде определенных линий или полос,

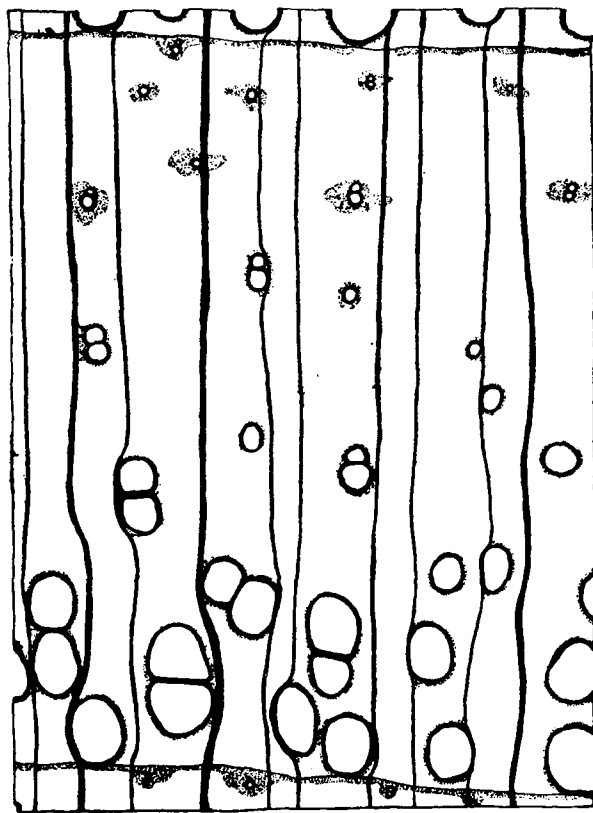


Рис. 13. Кольцесосудистая древесина ясеня (*Fraxinus excelsior*). Поперечный срез. Схема. Увел. 70.

Точки — вазипентричная (в ранней древесине) и крыловидная (в поздней древесине) паренхима.

более или менее регулярно повторяющихся в последовательных слоях прироста.

115. **Рассеяннососудистая древесина** — древесина, в которой сосуды разбросаны более или менее равномерно в толще слоя прироста и размер и количество просветов только незначительно уменьшаются по направлению к внешней границе годичного слоя (рис. 11 и 12).

116. **Кольцесосудистая древесина** — древесина, в которой просветы сосудов в одной части кольца прироста отчетливо отличаются величиной или численностью (либо тем и другим вместе) от просветов другой части (рис. 13 и 14).

Примечание. В нашей литературе обычны обозначения «кольцепоровая древесина» и «рассеяннопоровая древесина», неудачные потому, что под термином

«пора» принято понимать не просвет сосуда, а утонченные места в оболочке (см. примечание к № 109).

117. **Кольцо просветов** — более или менее широкая непрерывная полоса просветов сосудов, расположенная обычно у внутренней границы годовичного слоя, характерная для кольцесосудистых древесин (рис. 13 и 14).

118. **«Пламя» просветов** — группировка просветов (обычно мелких) в радиальные, обычно несколько извилистые полосы, суживающиеся или

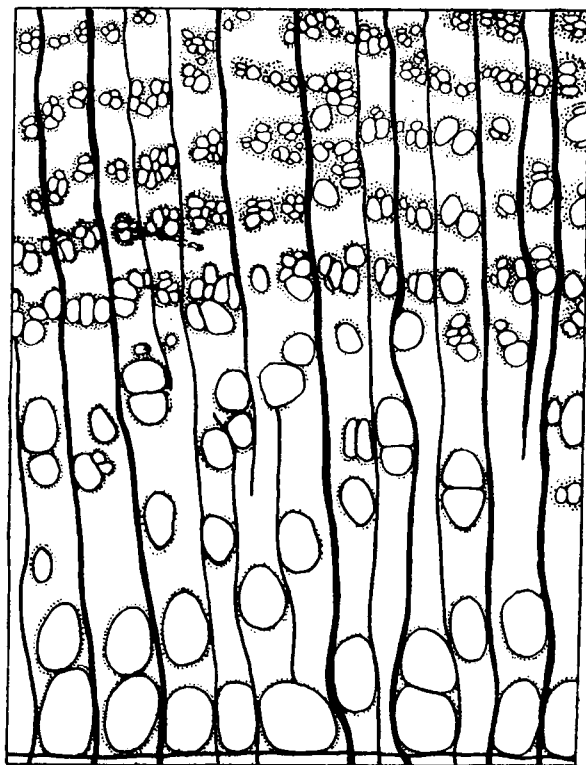


Рис. 14. Кольцесосудистая древесина араксинского ильма (*Ulmus araxina*). Поперечный срез. Ульмовидный тип расположения мелких сосудов поздней древесины. Схема. Увел. 50.

Точки — вазисентричная паренхима.

расширяющиеся по направлению к внешней границе годовичного слоя и напоминающие пламя свечи (обычно, например, для древесин многих видов дуба).

119. **Дендриты** — группировка просветов в разветвляющиеся полосы, напоминающие ветвление дерева.

120. **Ульмовидное расположение просветов** — расположение просветов в виде более или менее широких тангентальных (параллельных границе годовичного слоя), иногда анастомозирующих полос (особенно характерно для древесин многих видов рода *Ulmus*, но не редко и у других древесин; рис. 14).

121. **Рамноидное расположение просветов** — расположение просветов в виде более или менее широких полос, расположенных радиально или косо, но в поздней части кольца прироста соединяющихся в неправильные тангентальные полосы (особенно характерно для древесины видов *Rhamnus*, но иногда встречается и у других древесин; рис. 15).

122. **Волокно либриформа** — удлиненная, обычно толстостенная клетка с простыми, большей частью более или менее щелевидными порами; обычно заметно длиннее, чем ее инициальная клетка, что явствует из сравнения с члениками сосудов и тяжами паренхимы (см. примечание к №№ 74, 75, 88—95).

123. **Перегородчатое волокно либриформа** — волокно либриформа с тонкими поперечными стенками, пересекающими полость. В этих элементах протопласт делится после образования вторичной стенки.

124. **Древесное волокно** — условный термин для обозначения всех волокнистых элементов древесины, т. е. волокон либриформа, волокнистых трахейд и трахейд хвойных и гомоксилярных двудольных, противопоставляемых сосудам и сосудистым (и вазикентричным) трахеидам.

Примечание. Ограничить применение термина «древесное волокно» только волокнами либриформа, как это было сделано в указанном выше «Словаре терминов», совершенно нецелесообразно, так как термин «древесное волокно» имеет весьма широкое употребление в ряде технических дисциплин, вполне совпадающее с приводимым здесь определением.

Паренхима (древесная паренхима, лучи и обкладки межклетных ходов)

125. **Паренхима** — ткань, служащая главным образом для хранения и передвижения углеводов; ее клетки большей частью короткие, с многочисленными простыми порами. Встречается обычно в двух системах: 1) вертикальной или осевой (древесная или ксилемная паренхима) и 2) горизонтальной или радиальной (лучевая паренхима).

126. **Древесная и (или) ксилемная паренхима** — вертикальная паренхима, состоящая из клеточных рядов (тяжи древесной паренхимы; см. № 128) и (или) из одиночных клеток (веретенновидные клетки древесной паренхимы, см. № 127); тяжи древесной паренхимы, так же как и одиночные клетки, соответствуют по высоте инициальным клеткам.

127. **Веретенновидная клетка древесной паренхимы** — клетка древесной паренхимы, происшедшая из инициальной клетки без ее последующего деления. Ранее называлась иногда «заменяющим волокном».

128. **Тяж древесной паренхимы** — вертикальный ряд из двух и более клеток древесной паренхимы, который происходит от одной инициальной клетки. Такая паренхима обозначается как «тяжевая древесная паренхима» (рис. 16).

129. **Узелковая поперечная стенка тяжевой или лучевой древесной паренхимы** — узловатые (напоминающие бусы) утолщения (узлы) на поперечных или конечных стенках клеток тяжевой или лучевой древесной паренхимы, заметные обычно на тангентальном срезе в виде трех или более бусин на стенках и связанные с локальным утолщением первичной оболочки. Встречается преимущественно в древесине некоторых хвойных (*Cupressaceae*, *Podocarpaceae* и *Taxodiaceae*; рис. 17).

130. **Апотрахеальная паренхима** — древесная паренхима, в своем распределении в толще годичного слоя не связанная с сосудами. Сборный термин, объединяющий диффузную (см. № 131), терминальную (см. № 132) и метатрахеальную (см. № 133) паренхиму.



Рис. 15. Древесина жостера (*Rhamnus colchica*). Поперечный срез. Рамноидное расположение просветов. Увел. около 20.



Рис 17. Узелковая поперечная стенка клетки древесной паренхимы. Увел. около 400.

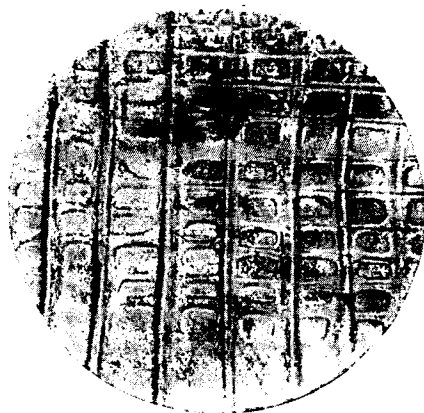


Рис. 26. Оконцевые поры на полях перекреста крючковой сосны (*Pinus kochiana*). Снизу видны лучевые трахеиды с характерными для сосен зазубринами вторичной оболочки. Увел. 400.

131. **Диффузная паренхима** — одиночные тяжи или клетки древесной паренхимы, разбросанные (при рассматривании на поперечном срезе) в беспорядке между трахеальными элементами древесины (рис. 18).

132. **Терминальная паренхима** — скопление древесной паренхимы, образующей более или менее непрерывный слой различной толщины в конце слоя прироста (рис. 19).

133. **Метатрахеальная паренхима** — скопление древесной паренхимы в виде концентрических (тангентальных) или же несколько косых полосок различной толщины (в один, два, три и более тангентальных рядов клеток) и длины, большей частью не зависящих от сосудов и сосудистых трахейд. Метатрахеальная паренхима в виде многочисленных, узких (обычно однорядных) полос, смыкающихся с лучами, часто называется «сетчатой паренхимой» (рис. 20). Метатрахеальная паренхима в виде широких, многорядных, более или менее строго тангентальных, иногда несколько извилистых полос обозначается как «фикусное распределение паренхимы», так как такая паренхима характерна для большинства видов *Ficus* (но встречается также и в других древесинах (рис. 21)).

134. **Паратрахеальная паренхима** — скопление древесной паренхимы, связанное с сосудами и сосудистыми трахеидами. Сборный термин, объединяющий вазицентричную (см. № 135), крыловидную (см. № 136) и сомкнутокрыловидную паренхиму (см. № 137; рис. 22—24).

135. **Вазицентричная паренхима** — паратрахеальная паренхима, образующая вокруг сосудов сплошную или прерывистую обкладку различной толщины, округлую или овальную в поперечном сечении.

Примечание. Разумеется, и при апотрахеальном расположении древесной паренхимы возможны случаи соседства одной или нескольких паренхимных клеток около сосудов, которые нельзя называть «вазицентричной паренхимой». Однако всякое преимущественное скопление древесной паренхимы вокруг сосудов является вазицентричным ее расположением, хотя бы эти паренхимные клетки и не образовали сплошной обкладки. Такое распределение клеток древесной паренхимы носит название «скудновазицентричная паренхима» и довольно обычно во многих древесинах, например у некоторых топей и ив (рис. 22).

Расположение паренхимы только у тангентальных стенок сосудов, довольно обычное у некоторых пород, носит название «абаксиальная паренхима».

136. **Крыловидная паренхима** — вазицентричная паренхима с крыловидными боковыми выступами (рис. 23).

137. **Сомкнутокрыловидная паренхима** — соединение смежных групп крыловидной паренхимы, образующее неправильные тангентальные или диагональные полосы (рис. 24).

138. **Соединительная ткань** — особый тип паренхимы, сложенной из анастомозирующих, наподобие сетки, концентрических прослоек и лучей, связанных с включенным лубом (см. № 17).

139. **Лучевая паренхима** — горизонтальная или радиальная паренхима, целиком или частично образующая луч (о лучевых трахеидах см. № 90).

140. **Рядность лучей** — ширина луча, определяемая на поперечном срезе числом рядов составляющих его клеток.

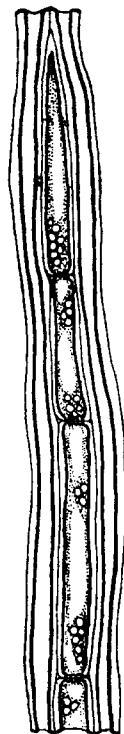


Рис. 16. Часть тяжа древесной паренхимы восточного бука (*Fagus orientalis*), заключающая три клетки. По обоим сторонам тяжа волокна либриформа. Увел.

280.

141. Слоистость лучей — высота луча, определяемая на радиальном срезе числом слоев составляющих его клеток.

Примечание к №№ 140 и 141. Неясность в употреблении по отношению к лучу терминов «ряд клеток» и «слой клеток» вносит значительную путаницу в описание древесины. Поэтому вполне целесообразно термин «ряд» сохранить за последова-

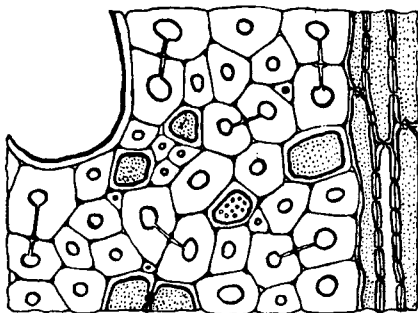


Рис. 18. Диффузная древесная паренхима восточного бука (*Fagus orientalis*). Поперечный срез. Увел. 400.

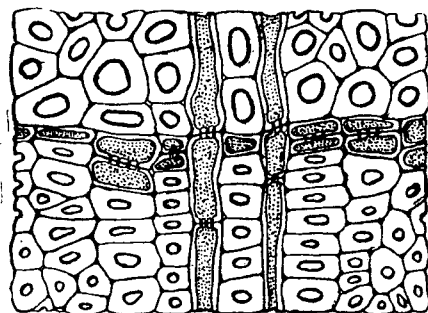


Рис. 19. Терминальная древесная паренхима грузинского клена (*Acer ibericum*). Поперечный срез. Увел. 400.

тельностью клеток, следующих друг за другом в горизонтальном (тангентальном) направлении, а термин «слой» употреблять для обозначения последовательности клеток, расположенных друг за другом в вертикальном направлении. Таким образом, на поперечном срезе мы будем видеть (у широких лучей) несколько рядов клеток и всего один слой, а на радиальном — один ряд и несколько слоев клеток, в то время как на тангентальном срезе можно установить и рядность и слоистость луча.

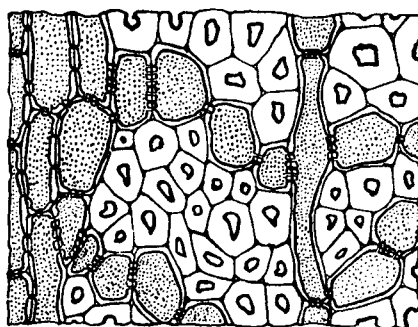


Рис. 20. Метатрахеальная (сетчатая) древесная паренхима восточного дуба (*Quercus macranthera*). Поперечный срез. Увел. 400.

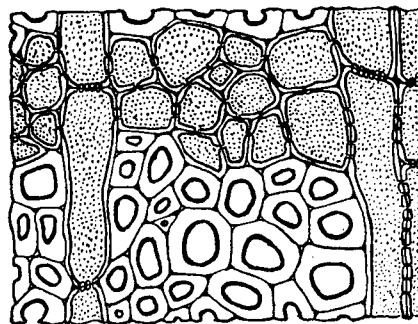


Рис. 21. Метатрахеальная (фикусная) древесная паренхима инжира (*Ficus carica*). Поперечный срез. Увел. 400.

142. Краевая клетка луча — каждая из двух клеток луча, замыкающих собой сверху и снизу луч (рис. 25).

143. Средние клетки луча — все клетки луча, лежащие между двумя крайними клетками луча. В многорядных лучах подразделяются на периферические (см. № 144) и центральные клетки луча (см. № 145; рис. 25).

144. Периферические клетки луча — средние клетки многорядного луча, расположенные на периферии и находящиеся в контакте с вертикальными элементами древесины (рис. 25).

145. **Центральные клетки луча** — средние клетки многорядного луча, расположенные в его толще и находящиеся в контакте только с другими клетками луча (рис. 25).

146. **Лежащая лучевая клетка** — лучевая клетка с длинной осью, расположенной радиально.

147. **Квадратная лучевая клетка** — лучевая клетка, в которой вертикальная ось (высота) равна радиальной оси (длине).

148. **Стоячая лучевая клетка** — лучевая клетка, наиболее длинная ось которой расположена вертикально.

149. **Черепичатая клетка** — особый тип стоячих или квадратных лучевых клеток, в зрелой древесине, повидимому, мертвых, приблизительно той же высоты, что и у лежащих клеток, встречается в горизонтальных рядах неопределенной длины, часто перемежающихся с лежащими клетками. Обычно у некоторых *Tiliales* и *Malvales*.

150. **Кроющие клетки** — стоячие клетки, имеющие тенденцию образовывать обкладку вокруг меньших клеток многорядного луча, либо вокруг многорядной части луча.

151. **Поле перекреста** — у хвойных участок, находящийся на перекрещении оболочек трахеиды с оболочкой клетки луча и несущий поры различного типа (см. №№ 152—156). Обычно отчетливо выражен в ранней древесине (рис. 26).

152. **Оконцевая пора** — крупные, более или менее прямоугольные поры без заметного окаймления от одной и до трех на поле перекреста. Характерны для многих сосен и некоторых других родов хвойных (рис. 26).

153. **Пицеоидная пора** — мелкие окаймленные поры на поле перекреста с пересекающимися или доходящими до границы окаймления, более или менее целевидными внутренними отверстиями и овальными окаймлениями. Характерны для елей, но встречаются и у других родов (рис. 27).

154. **Купрессоидная пора** — мелкие окаймленные поры на поле перекреста с более или менее чечевицеобразными включенными внутренними отверстиями, обычно значительно меньше окаймлений. Характерны для кипарисов, но встречаются и у других родов (рис. 28).

155. **Таксоидоидная пора** — мелкие окаймленные поры на поле перекреста с крупными внутренними отверстиями, обычно достигающими границ окаймления и узким, но отчетливым окаймлением. Характерны для болотных кипарисов, но встречаются и у других родов (рис. 29).

156. **Пиноидная пора** — более или менее мелкие простые поры или поры с плохо выраженным окаймлением, часто неправильной формы и варьирующие в размерах. Характерны для многих сосен (рис. 30).

157. **Индентура** — углубление тангентальной (вертикальной) стенки клеток луча в месте соединения ее с поперечной стенкой. Встречается у некоторых хвойных (рис. 31).

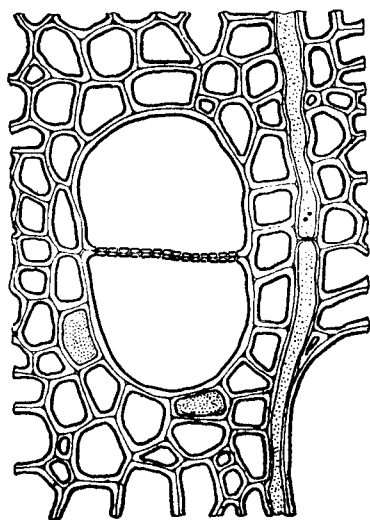


Рис. 22. Скудновазикентричная паренхима тополя (*Populus gracilis*). Поперечный срез. Увел. 400.

158. **Гомогенный луч** — древесный луч, состоящий целиком или почти целиком из лежачих клеток (рис. 32).

159. **Гомогенно-палисадный луч** — древесный луч, состоящий целиком- или почти целиком из стоячих клеток (рис. 33).

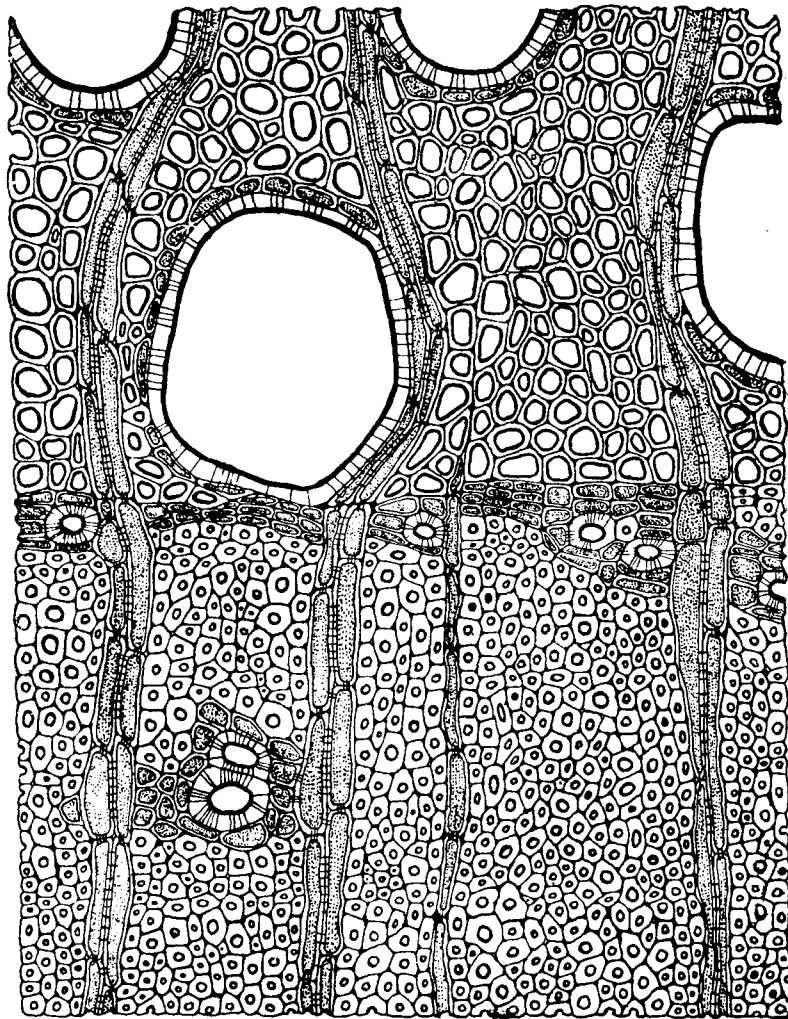


Рис. 23. Крыловидная и терминальная паренхима в поздней древесине и вазикентричная паренхима в ранней древесине обыкновенного ясеня (*Fraxinus excelsior*). Поперечный срез. Увел. 400.

160. **Гетерогенный луч** — древесный луч, состоящий из морфологически различных клеток (рис. 34).

Примечание. В «Словаре терминов» (Яценко-Хмелевский и Джапаридзе, 1936) гомогенный луч определяется как «состоящий из радиально вытянутых клеток». С. А. Туманян показала, что это определение нельзя признать приемлемым, так как при этом лучи, состоящие только из стоячих клеток, не могут быть отнесены ни к одной категории лучей. Поскольку термин «гомогенный луч» для обозначения лучей, состоящих только из радиально вытянутых клеток, широко применялся

в нашей литературе, мы не сочли удобным его менять, предложив для гомогенных лучей, состоящих исключительно из стоячих клеток, особый термин — «гомогенно-палисадный луч». Такое, может быть логически не вполне последовательное решение имеет, однако, значительные практические удобства, так как не вносит лишних изменений в уже установившуюся номенклатуру.

161. Аггрегатный луч — группа мелких узких древесных лучей, иногда анастомозирующих между собой и представляющихся невооруженному глазу или же при малом увеличении в виде одного широкого луча. Ранее обозначался термином «ложный» или «ложно-широкий луч» (рис. 35).

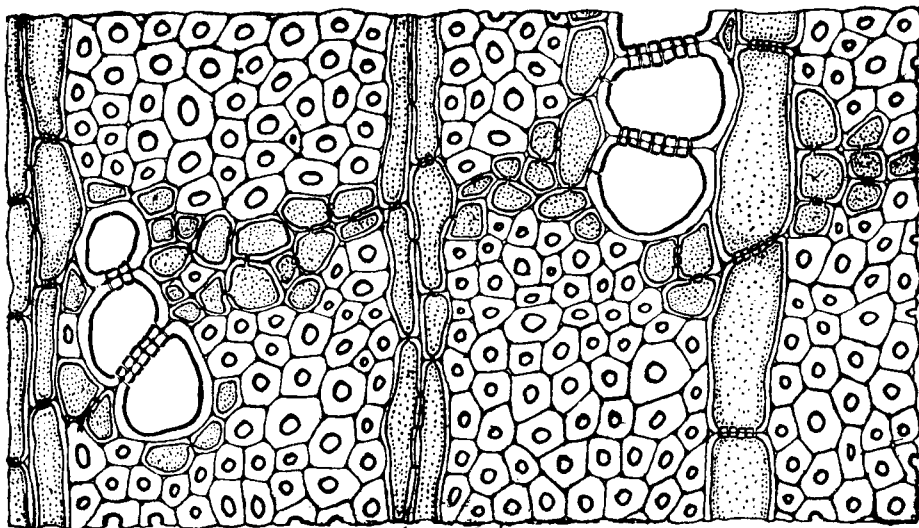


Рис. 24. Сомкнутокрыловидная паренхима в поздней древесине маньчжурского ясеня (*Fraxinus manshurica*). Поперечный срез. Увел. 400.

Примечание. В некоторых случаях слияния (анастомозы) отдельных лучей агрегатного луча бывают настолько значительны, что трудно провести грань между широким лучом с включенными трахеальными элементами (см. примечание к № 90) и таким агрегатным лучом. Однако раздельное прохождение отдельных мелких лучей агрегатного луча на достаточном протяжении поперечного среза (при рассмотрении со средними увеличениями в 60—100 раз) обычно позволяет отделить один тип луча от другого.

162. Однорядное окончание (многорядного луча) — более или менее длинные (из двух-трех и более слоев клеток) однорядные участки, замыкающие многорядный луч с обеих или с одной стороны (рис. 38—40).

Примечание. Иногда называется «крылом» многорядного луча. Это неудачно, так как крылья скорее мыслятся расположенными в горизонтальном направлении, но не в вертикальном. Также неудачен и иногда предлагаемый термин «хвост», не соответствующий зрительному впечатлению от этих однорядных окончаний (рис. 36).

163. Веретеновидный луч — луч, представляющийся на тангентальном срезе в виде веретена, т. е. чечевицеобразной формы, без длинных однорядных окончаний (рис. 37).

164. Линейный луч — луч, у которого на тангентальном срезе обе стороны на более или менее значительном протяжении параллельны друг другу (рис. 38).

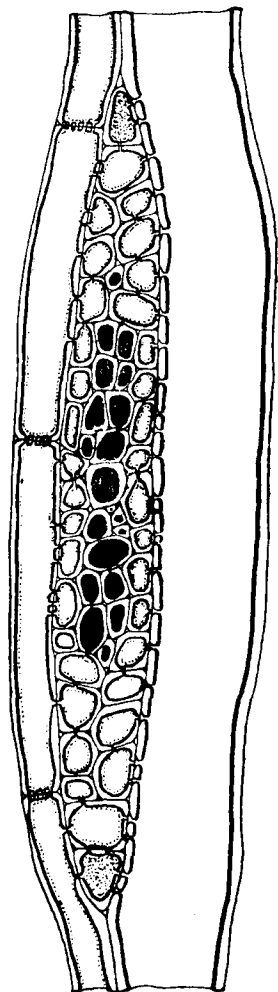


Рис. 25. Типы клеток лучей восточного бука (*Fagus orientalis*). Тангентальный срез. Увел. 400.

Сверху и снизу луча по одной «краевой» клетке; в центре — «центральные»; остальные — «средние», или «периферийные», клетки.

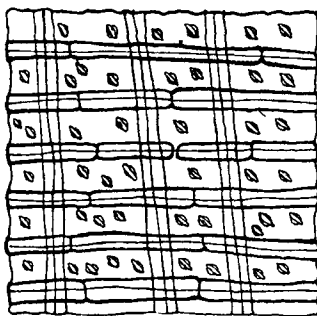


Рис. 27. Пицеоидные поры на полях перекреста ели Шренка (*Picea schrenkiana*). Увел. 400.

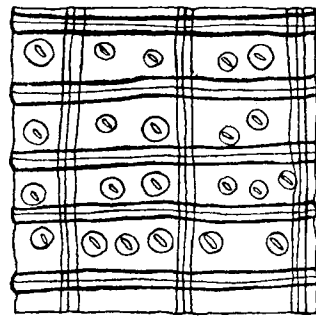


Рис. 28. Купрессоидные поры на полях перекреста кипариса вечнозеленого (*Cupressus sempervirens*). Увел. 400.

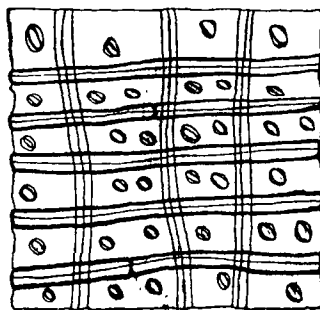


Рис. 29. Таксоидные поры на полях перекреста гигантской туй (*Thuja gigantea*). Увел. 400.

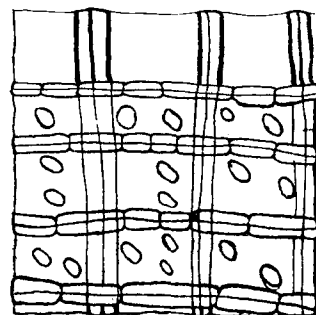


Рис. 30. Пиноидные поры на полях перекреста крымской сосны (*Pinus stankevitchi*). Увел. 400.

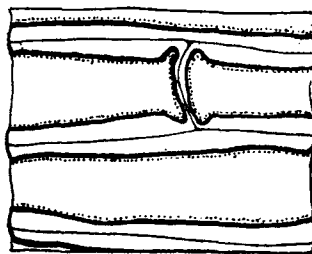


Рис. 31. Индентура в клетках луча на радиальном срезе дресины гигантской туй (*Thuja gigantea*). Увел. 600.

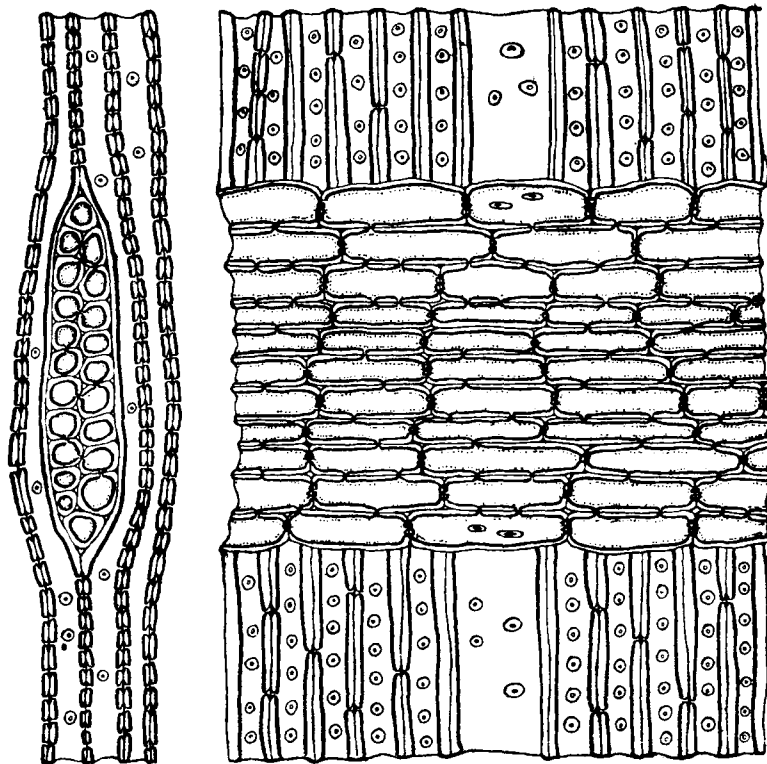


Рис. 32. Гомогенный луч иволистной группы (*Pyrus salicifolia*) на тангентальном и радиальном срезах. Увел. 280.

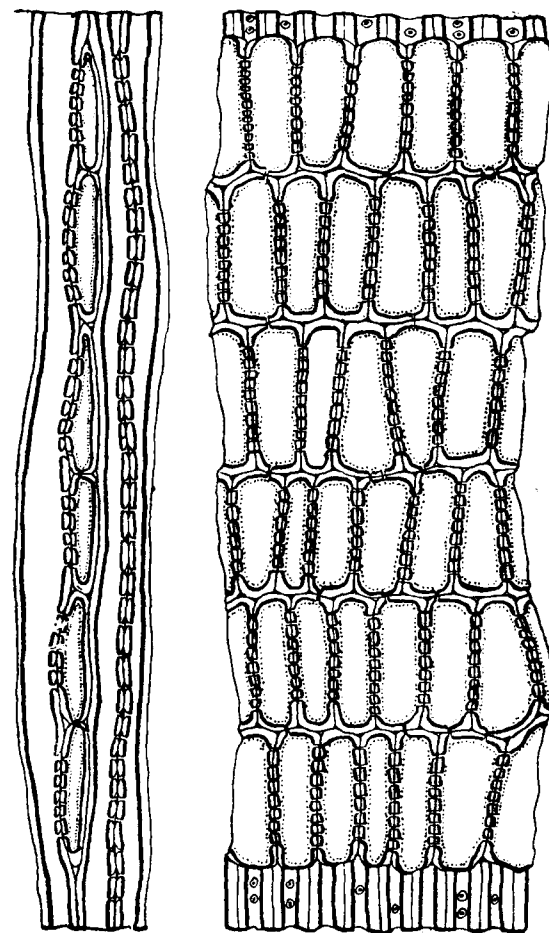


Рис. 33. Гомогенно-палисадный луч кавказской черники (*Vaccinium arctostaphylos*) на тангентальном и радиальном срезах. Увел. 280.

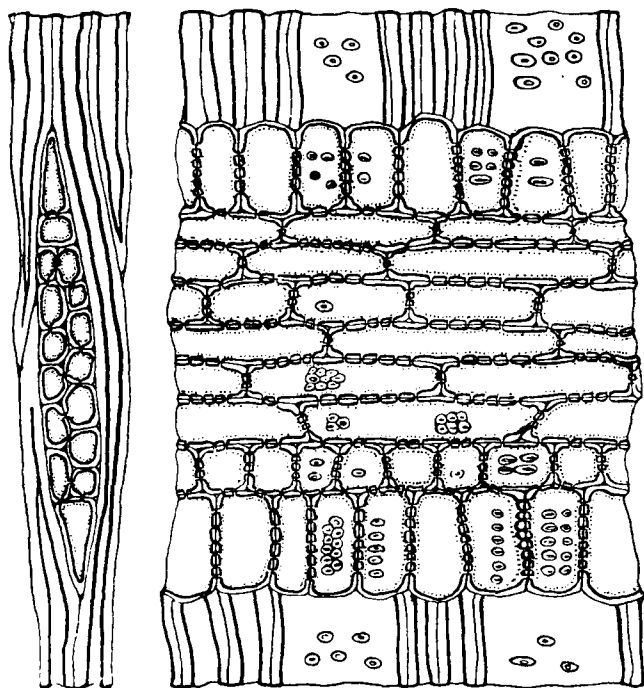


Рис. 34. Гетерогенный луч благородного лавра (*Laurus nobilis*) на тангентальном и радиальном срезах. Увел. 280.

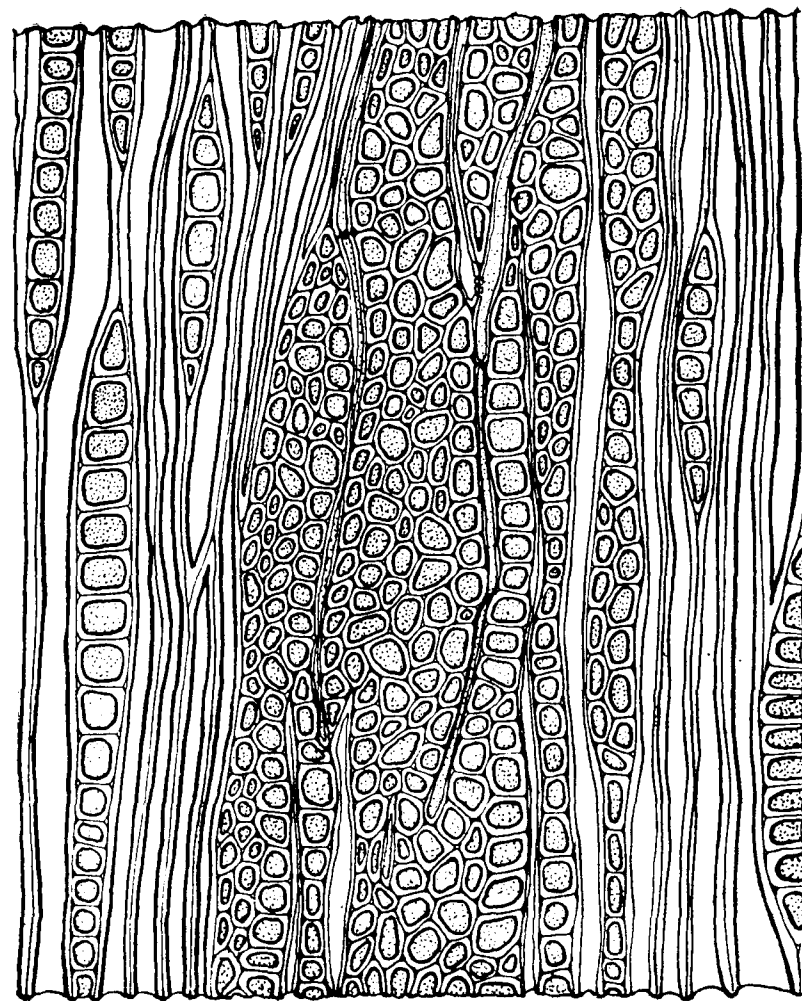


Рис. 35. Аггрегатный луч кавказского граба (*Carpinus caucasica*) на тангентальном срезе. Увел. 280.

Примечание. Большей частью многорядные лучи веретеновидны, одно-рядные — линейны, но это вовсе не общее правило, и у многих древесин однорядные лучи имеют веретеновидную форму, многорядные лучи — линейную.

165. Лучи с однорядными окончанием — многорядный луч, несущий на обоих или одном конце более или менее длинные однорядные окончания (рис. 38—40).

Примечание. Однорядные лучи, имеющие в средней части один (или два) слоя двурядных участков, не должны относиться к этому типу лучей. Такие однослойные удвоения однорядных лучей весьма обычны даже в древесинах, где вообще многорядные лучи отсутствуют.

166. Сдвоенные (или строенные) лучи — лучи, у которых на тангентальном срезе наблюдаются два (или три) многорядных участка, разделенных более или менее длинным однорядным участком — перетяжкой (рис. 38).

167. Четковидный луч — однорядный или (редко) многорядный луч, очертания которого на поперечном срезе более или менее отчетливо волнисты, напоминают четки (рис. 36).

Примечание. Иногда лучи, четковидные на поперечном срезе, представляются линейными на тангентальном и наоборот. Лучи с прямолинейными очертаниями на поперечном срезе обозначаются как «линейные», но данное обозначение должно обязательно сопровождаться указанием, что это относится к поперечному срезу, так как лучи, веретеновидные (см. № 163) на тангентальном срезе, обычно на поперечном срезе имеют прямолинейные очертания.

168. Сближенные лучи — близко расположенные друг к другу лучи, разделенные одним слоем трахеальных элементов (рис. 37).

169. Палисадно-гетерогенные лучи с длинными окончаниями — комбинация однорядных и многорядных лучей, причем однорядные лучи высокие и состоят из очень больших, вертикально вытянутых клеток, которые не похожи на клетки многорядных участков многорядных лучей. Многорядные лучи обычно линейные и с длинными однорядными окончаниями, составленными из клеток, тождественных клеткам однорядных лучей. Иногда обозначаются как «гетерогенные лучи, тип I» (рис. 38).

170. Палисадно-гетерогенные лучи с короткими окончаниями — комбинация однорядных и многорядных лучей, причем однорядные лучи состоят только из стоячих клеток, не похожих на клетки многорядных участков многорядных лучей. Многорядные лучи линейные и (или) веретеновидные, с короткими однорядными окончаниями, состоящими из стоячих клеток, более или менее тождественные клеткам однорядных лучей. Иногда обозначаются как «гетерогенные лучи, тип II А» (рис. 39).

171. Смешанно-гетерогенные лучи с короткими окончаниями — комбинация однорядных и многорядных лучей, причем однорядные лучи состоят или из клеток, подобных клеткам многорядных участков многорядных лучей, или из стоячих клеток, или из тех и других вместе. Многорядные лучи линейные и (или) веретеновидные с короткими однорядными окончаниями, состоящими из стоячих клеток. Иногда обозначаются как «гетерогенные лучи, тип II В» (рис. 40).

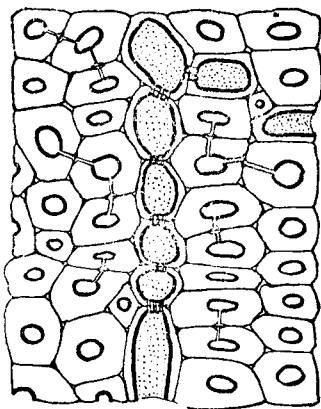


Рис. 36. Однорядный четковидный луч кизила (*Cornus mas*) на поперечном срезе. Увел. 600.

172. **Многорядно-гетерогенные лучи** — комбинация только многорядных гетерогенных лучей различной рядности при отсутствии однорядных лучей.

173. **Однорядно-гетерогенные лучи** — комбинация только однорядных гетерогенных или гомогенно-палисадных (см. № 159) лучей при отсутствии многорядных лучей. Иногда обозначается как «гетерогенный, тип III».

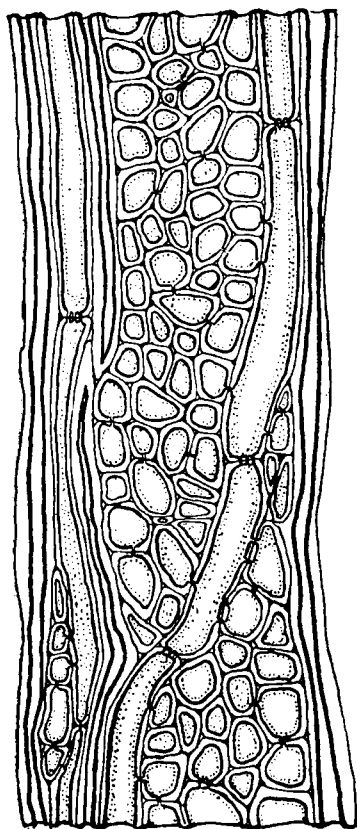


Рис. 37. Сближенные лучи понтийского дуба (*Quercus pontica*) на тангентальном срезе, разделенные между собой только одним тяжем древесной паренхимы. Увел. 280.

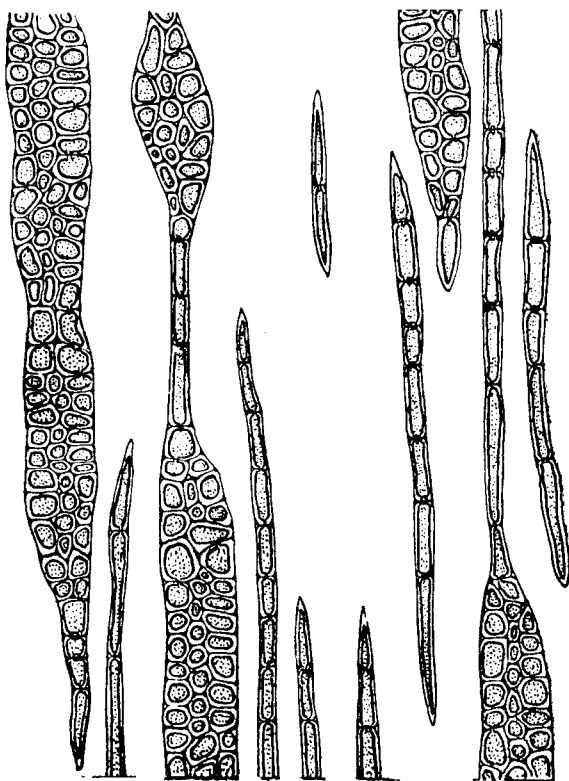


Рис. 38. Палисадно-гетерогенные лучи с длинными окончаниями у кизила (*Cornus mas*) на тангентальном срезе. (Волокна и сосуды не показаны). Увел. 280.

174. **Смешанно-гомогенные лучи** — комбинация однорядных и многорядных гомогенных лучей. Иногда обозначается как «гомогенный, тип I».

175. **Многорядно-гомогенные лучи** — комбинация только многорядных гомогенных лучей. Иногда обозначается как «гомогенный, тип II».

176. **Однорядно-гомогенные лучи** — комбинация только однорядных гомогенных лучей. Иногда обозначается как «гомогенный, тип III».

Примечание к №№ 169—176. В древесине двудольных встречаются не все мыслимые комбинации лучей различных типов, а только некоторое ограниченное их количество, в основном сводимое к восьми перечисленным выше типам комбинаций лучей. Однако и в пределах всех этих типов комбинаций лучей возможны различные

вариации, иногда очень стойко характеризующие отдельные виды и роды. Поэтому при более детальном описании древесины не рекомендуется ограничиваться отнесением лучей данной древесной породы к одному из перечисленных выше типов, но давать и более развернутое описание строения лучей.

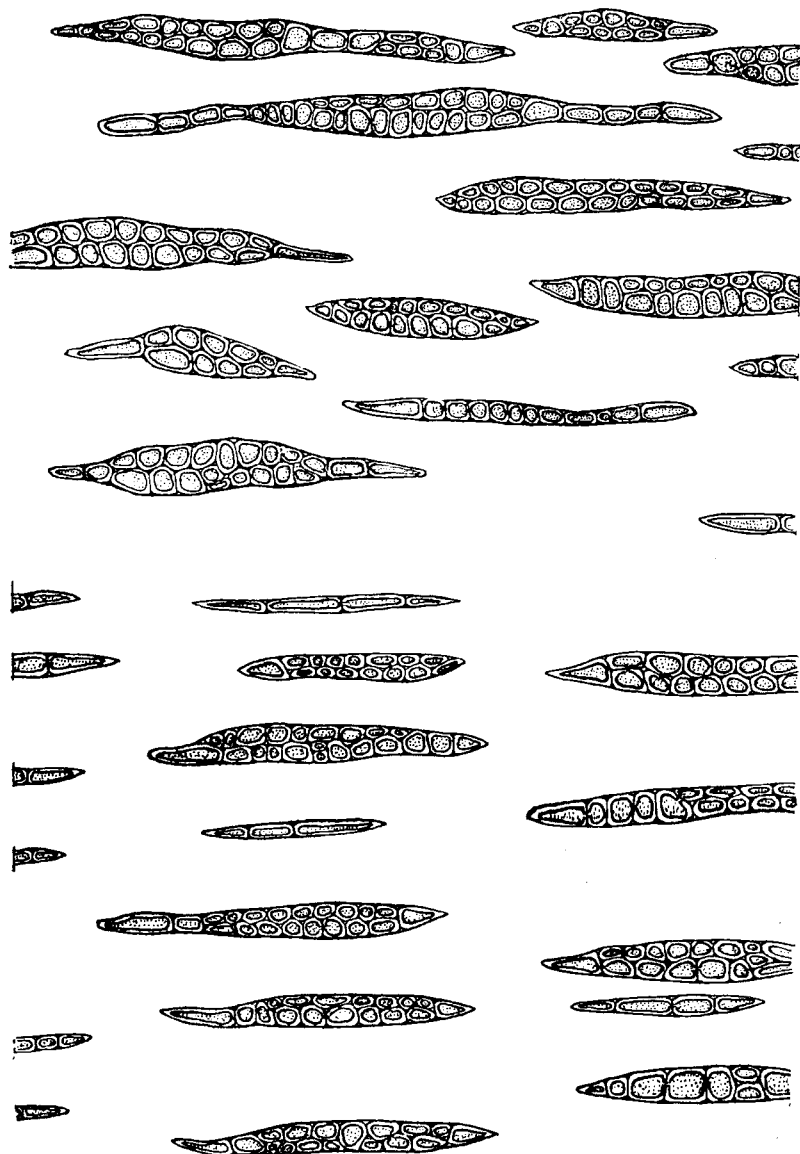


Рис. 40. Смешанно гетерогенные лучи с короткими окончаниями у железного дерева (*Parrotia persica*) на тангентальном срезе. (Волокна и сосуды не показаны). Увел. 200.

Рис. 39. Палисадно-гетерогенные лучи с короткими окончаниями у кавказской хурмы (*Diospyros lotus*) на тангентальном срезе. (Волокна и сосуды не показаны). Увел. 280.

177. Разъединенные паренхимные клетки — клетки древесной или лучевой паренхимы, частично разъединившиеся в процессе дифференциации; сообщение между ними поддерживается посредством трубчатых выростов.

178. Перегородчатая паренхимная клетка — клетка лучевой или древесной паренхимы с тонкими поперечными стенками, пересекающимися

полость клетки. В таких элементах протопласт делится после образования вторичной стенки.

179. **Камерная клетка** — паренхимная клетка (луча или древесной паренхимы) обычно строго изодиаметрической формы, отличающаяся по форме и (или) по размерам от остальных клеток луча и древесной паренхимы и содержащая один или несколько кристаллов (обычно щавелевокислого кальция).

180. **Тилла** — вырост протопласта паренхимной клетки, проникший через пару пор в полость смежного сосуда или трахеиды (рис. 41).

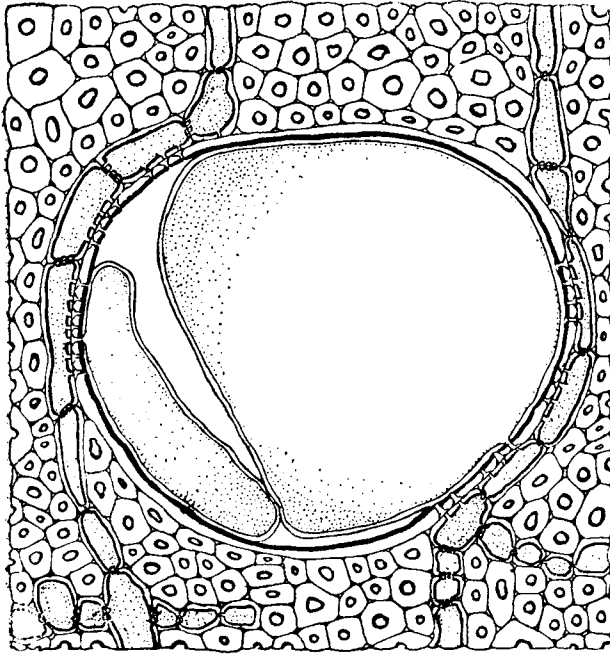


Рис. 41. Тиллы в сосуде грузинского дуба (*Quercus ibérica*). Поперечный срез. Увел. 400.

181. **Межклетный ход** — межклетное пространство (см. № 51) неопределенной длины, служащее вообще вместилищем для смол, камедей и т. п., выделяемых эпителием (см. № 182). Межклетные ходы могут быть: 1) вертикальными или осевыми и 2) горизонтальными или радиальными (внутри луча). У голосеменных обычно носит название «смоляной ход» или «смоляной канал», у двудольных — «камедный ход».

182. **Эпителий** — слой паренхимных клеток, выстилающих межклетный ход.

183. **Тиллоид** — вырост тонкостенной клетки эпителия в межклетный ход. Отличается от тиллы (см. № 180) тем, что его выпячивание происходит не через полость поры.

184. **Млечная трубка** или **млечник** — содержащая млечный сок трубка, включенная в древесный луч и соединяющаяся с вертикальными трубками коры и (или) сердцевины.

Глава вторая

ТЕХНИКА ИЗГОТОВЛЕНИЯ ПРЕПАРАТОВ

Введение

Техника изготовления препаратов для анатомического исследования древесины является наиболее простой в практике анатомии растений. Твердость тканей древесины избавляет в большинстве случаев от необходимости в фиксации материала, заливки его в различные среды и т. д. Безусловно, в зависимости от целей, которые себе ставит исследователь, или от состояния образца иногда приходится прибегать к более или менее сложным операциям, но в основном изготовление микроскопических препаратов древесины больших трудностей не представляет.

Мы хотим в самых кратких чертах указать на некоторые приемы лабораторной практики в этом направлении. Так как на русском языке существует ряд прекрасных пособий по практическому курсу анатомии растений,¹ мы никаких общих сведений об устройстве анатомической лаборатории, приборах, посуде, реактивах и т. д. не приводим.

В настоящей главе даны только специальные указания, относящиеся к анатомическому исследованию древесины как на основе практики нашей лаборатории, так и некоторых весьма немногочисленных литературных данных.

Подготовка материала

Если целью исследования является изучение структуры древесины, то никаких требований к подготовке материала не предъявляется. Любой, точно проэтикетированный кусок древесины, о котором всегда также желательно знать — из какого места ствола или ветви он взят, годен для исследования. Надпись на образце лучше делать тушью, так как надпись карандашом (особенно химическим) со временем выцветает. Единственным и в большинстве случаев весьма легко выполнимым требованием является требование высушить образец, чтобы он в результате высокой влажности не подвергся гнилостным процессам. Иногда рекомендуется хранить образцы древесины в смеси вода—спирт—глицерин, но особых преимуществ этот способ не дает.

Так как ветви, особенно не очень толстые, могут иметь структуру, отличающуюся от структуры зрелой древесины, то во всех случаях предпочтительнее для анализа брать образцы крупных стволов. Однако это доступно только экспедиции, в состав которой входят рабочие-лесорубы,

¹ К их числу нужно отнести в первую очередь руководство Н. А. Наумова (1932), а также практические курсы анатомии растений В. Л. Комарова, С. И. Ростовцева, О. А. Вальтера и Э. А. Чижевской. Ряд сведений в этом направлении может быть найден и в учебнике анатомии растений Л. А. Иванова (1939).

снабженные соответствующими инструментами. Вследствие этого вполне целесообразно пользоваться обыкновенным таксационным буром (типа бура Преслера или любого другого), обычно употребляемым для определения ширины годичных колец у деревьев в таксируемых насаждениях, но вполне пригодным и для получения образцов с целью последующего изготовления из них микроскопических препаратов. Извлекаемые из ствола с помощью этого инструмента столбики древесины («керны») довольно ломки; поэтому рекомендуется их хранить в пробирках. Нет никакой необходимости при этом заливать их спиртом или иной фиксирующей жидкостью.

Однако, если исследователя интересует не структура, а те процессы, которые происходят в древесине, то при взятии образцов для исследования необходимы некоторые предосторожности, без которых материал может оказаться совершенно дефектным.

Дело в том, что всякое поранение древесины (в том числе и то, которое необходимо произвести, чтобы получить образец) вызывает в ней процессы раневой реакции, которые всегда в той или иной степени нарушают нормальное состояние пластических (и иных) веществ. Особенно это относится к образцам древесины, в которых распространены гифы древесоразрушающего гриба, бактерии или личинки насекомых. Скорость раневой реакции не очень велика, и если образец мал, то его высыхание убьет живые клетки скорее, чем в них начнутся сколько-нибудь заметные изменения. Однако поскольку никогда нельзя поручиться, что все же какие-то процессы, происходившие после взятия образца и обусловленные этим взятием, не исказили начальную картину, то во всех таких (и аналогичных им) случаях необходимо образец фиксировать.

Имеющиеся данные показывают, что обычная практика фиксации растительных объектов спиртом для древесины часто не достигает цели. Оказывается, спирт довольно плохо проникает в сырую древесину (а фиксировать сухую, т. е. убитую, древесину нет никакой необходимости), и даже в образце относительно очень небольших размеров (например $2.5 \times 2.5 \times 4$ см) он убивает только периферическую часть, оставляя центральную часть образца живой. В экспериментах, приведших к такому заключению, образцы древесины указанных размеров выдерживались в 86% спирте в течение 4 часов. Возможно, что более длительное — днями или неделями — пребывание в спирту убило бы наконец всю древесину, но при этом внутренняя часть, за то время пока она оставалась живой, тоже могла претерпеть некоторые изменения своих пластических веществ. Поэтому во всех случаях желательно фиксировать древесину формалином, тем более, что, как известно, спирт, убивая живую клетку, обычно не разрушает ее ферменты, которые при этом продолжают свое действие.

Наиболее обычным и наиболее удобным в экспедиционной обстановке методом фиксации материала является кратковременное (на 30—40 минут) погружение древесины в 40-процентный раствор формалина с последующим помещением ее в пары формалина (т. е. в банку, на дно которой налит неразбавленный формалин). Разумеется, могут быть испробованы и другие методы фиксации.

При исследовании особенностей структуры древесины наилучшим способом подготовить материал для резки является самое простое кипячение куска древесины в течение нескольких часов в воде, с последующим переносом его в холодную воду или остыванием в том же сосуде, в котором производилось кипячение. При этом удастся почти полностью избавиться от пузырьков воздуха и получить ту степень твердости древесины, которая

позволяет вполне удовлетворительно работать с бритвой или даже с микротомом.

Свежесрубленная древесина в большинстве случаев режется без всякой подготовки, но ее необходимо при этом держать в воде.

Во многих случаях — при изучении механических разрушений или каких-либо методов обработки — необходимо резать древесину без всякой предварительной подготовки, так как эта последняя может нарушить те изменения в структуре, которые как раз необходимо исследовать. О трудностях, возникающих при приготовлении срезов из такого материала, мы скажем несколько ниже.

Фиксированные образцы, естественно, нельзя кипятить. Их обычно промывают струей воды в течение некоторого времени, чтобы удалить неприятный запах формалина и затем приступить к изготовлению срезов.

Как бы ни было высоко искусство анатома в пользовании бритвой или микротомом, все же некоторые древесины перед резкой необходимо размягчать. Это особенно относится к твердым тропическим породам — бакауту (*Guaiacum officinale*), ироко (*Chlorophora excelsa*) и многим другим, которые, действительно, в естественном виде почти совершенно не поддаются бритве или с которых в лучшем случае можно получить только мельчайшие обрывки срезов. Однако и среди древесных пород умеренных широт имеются такие, у которых древесина режется с большим трудом. К их числу относятся главным образом древесные и кустарниковые бобовые, особенно пузырник (*Colutea*), гледичия и некоторые другие. Высказывавшееся иногда утверждение, что трудности резки древесины бритвой или на микротоме коррелированы с ее объемным весом, лишено всякого основания. Самые тяжелые кавказские породы — самшит и фисташник (с объемным весом выше единицы) — не представляют никаких затруднений при изготовлении препаратов, особенно самшит, из древесины которого очень легко получить прекрасные и довольно крупные срезы во всех трех направлениях. Повидимому, трудности в резке связаны или со свойствами пропитывающих древесину веществ (например заболонь бакаута режется довольно легко, в то время как ядро его почти совершенно не режется), или с распределением в толще слоев прироста полос очень толстостенных волокон, чередующихся с тонкостенными сосудами или трахеидами, на которых бритва скользит и которые приводят к скручиванию препаратов (как у многих бобовых умеренных широт).

Наиболее обычный метод размягчения древесины заключается в выдерживании ее в плавиковой кислоте в течение более или менее длительного срока (от нескольких дней до нескольких месяцев) в зависимости от твердости древесины. Метод этот дает в общем вполне удовлетворительные результаты, хотя его безусловным недостатком является необходимость в специальной резиновой или залитой парафином посуде и длительных сроках выдерживания древесины. После обработки древесины плавиковой кислотой ее также можно хранить на воздухе (хотя в лабораториях ее все же часто хранят, неизвестно почему, в спирте); причем перед резкой обработанные образцы также нужно кипятить, чтобы удалить из них воздух. Консистенция древесины после обработки бывает довольно различна в зависимости от вида растения и длительности выдерживания, но лучшей надо признать ту твердость, которая напоминает твердость древесины тополей или ив. Следует помнить, что слишком значительное размягчение вовсе не является преимуществом при резке: бритва врежется в древесину, и получение хороших, правильно ориентированных срезов также становится затруднительным.

Размягчение древесины от плавиковой кислоты иногда приписывалось растворению содержащихся в ней солей кремния. Это, надо думать, лишено основания, так как очень трудно приписать твердость древесины тому ничтожному количеству солей кремния, которое в ней находится, тем более, что нет особых отличий в содержании кремния у твердых и мягких древесин. Повидимому, действие плавиковой кислоты связано с изменением в составе лигнина и особенно целлюлозы в связи с переходом последней в гемицеллюлозы.

Среди других предлагавшихся методов размягчения древесины заслуживает быть отмеченным способ ее обработки одной частью (по объему) ледяной уксусной кислоты и двумя частями перекиси водорода. Эта смесь нагревается (сильной электрической лампой или рефлектором) в течение одного-трех часов (в зависимости от твердости древесины), после чего образец промывают в течение нескольких минут водой и его можно резать на микротоме. Способ этот, имеющий громадное преимущество в быстроте, довольно значительно влияет на древесину, так что обычно образцы (размером примерно в 1 см³) по периферии оказываются совершенно разрушенными. Эта часть образца может быть использована для изготовления препаратов мацерации.

Все способы размягчения древесины (кроме кипячения с водой) воздействуют на клеточные оболочки и могут вызвать некоторые нарушения структуры. Поэтому прибегать к ним рекомендуется только в случае необходимости, когда получающиеся от необработанной древесины препараты настолько неудовлетворительны, что затрудняют исследование.

В некоторых случаях, напротив, надо укреплять древесину перед резкой. В какой-то мере это очень полезно при изучении некоторых тропических «ультраалюгких» древесин, в которых толкостенные паренхимные ткани могут быть смяты под давлением ножа микротомы или даже бритвы. Это совершенно необходимо при исследовании гнилых или истлевших образцов, особенно из археологических раскопок, а также при исследовании древесного угля. Заливка в парафин, столь принятая в обычной микроскопической технике, здесь не может быть рекомендована, так как заметных преимуществ она не дает, но зато связана со значительными хлопотами по удалению парафина ксилолом и последующим замещением последнего спиртом. Обычно применяют заливку в целлоидин. Для этой цели образец, из которого хотят получить срезы, помещают в абсолютный спирт, затем переносят в эфир-алкоголь и из него последовательно в растворы целлоидина в эфир-алкоголе различной концентрации (4, 10, 16, 24%). В каждом растворе объект выдерживают по два дня, а в последнем растворе несколько дней в сушильном шкафу при температуре 35—40°. Затем образец заливают в целлоидин и режут на микротоме. Более простой и достаточно удовлетворительный способ был предложен В. Е. Москалевой. На поперечное сечение куска древесного угля или разрушенного куска древесины (но они должны быть хорошо высушены) наносят тонкий слой коллодия, который на некоторую, очень незначительную глубину проникает в древесину и там сейчас же застывает. С этого слоя могут быть получены бритвой вполне удовлетворительные срезы. Древесные угли, даже когда они залиты в целлоидин, из-за своей хрупкости очень плохо поддаются бритве или ножу микротомы. Поэтому во многих случаях из них проще приготовить шлифы, чем срезы.

Специальные методы подготовки материала к анатомическому исследованию могут быть очень разнообразны и в их изобретении состоит

одна из заслуг исследователя. Так, часто практикуют инъекцию в ствол или кусок древесины красок, окрашивающих на своем пути клеточные оболочки и, следовательно, позволяющие изучать анатомически пути прохождения тех или иных растворов. Некоторые из примененных методов описаны в соответствующих главах специальной части.

Укажем здесь только на один технический прием, используемый специально для изучения сосудов. Так как во многих случаях, особенно при исследовании ксилемы, бывает трудно отличить сосуды от неперфорированных трахеальных элементов, то для этого в ткань под давлением нагнетают тушь. Распространяясь по элементам, тушь легко проходит через перфорации и задерживается на первичных клеточных оболочках. При этом заполненные черной тушью перфорации выступают весьма отчетливо на фоне неокрашенных стенок.

Приготовление срезов и мацерирование древесины

Приготовление срезов может производиться двумя основными способами — бритвой от руки и микротомом. Первый способ хотя и насчитывает весьма почтенную давность и восходит, вероятно, к Марчелло Мальпиги, все же не потерял своего значения и до настоящего времени. Бритва в опытных руках имеет ряд преимуществ перед микротомом. Основное из них — это быстрота и простота в приготовлении среза в том именно участке древесины, который представляет интерес для исследователя. Нужно иметь в виду, что столь распространенные в последнее время сложные методы фиксации и резки материала всегда страдают одним недостатком — они отдаляют исследователя от объекта исследования, устанавливают между моментом выбора образца для исследования и рассмотрением его в микроскоп ряд иногда очень длительных промежуточных стадий фиксации, заливки и монтажа, большей частью весьма громоздких и трудоемких. Возникающая при этом необходимость в обслуживающем персонале, препараторах и лаборантах, в значительной мере дисквалифицирует анатома, превращает его в описывателя «готовых препаратов». Это не может не отразиться на полноте исследования, возможности многократно повторить наблюдение, выбирать различные участки образца для нового просмотра и т. д. Конечно, нельзя отрицать значение сложных методов обработки материала. Каждому биологу ясно, что эти методы фиксации и резки образцов в значительной мере определили собой успехи в эмбриологии, цитологии и отчасти анатомии растений. Но следует также предостеречь от усложнения работы там, где в этом нет никакой необходимости. Пользование микротомом безусловно необходимо для получения срезов заданной толщины, для получения больших срезов (размером в 30—40 мм² и более) и т. д. Во всех остальных случаях резка на микротоме обычно никаких преимуществ перед резкой бритвой не имеет. Поэтому каждый анатом должен уметь сам владеть бритвой и получать с ее помощью удовлетворительные срезы.

Бритва для резки древесины должна обязательно выбираться с одной плоской стороной, так как обычные бритвы, у которых обе стороны лезвия вогнуты, очень легко ломаются. При резке нужно сильно прижимать бритву к поверхности образца, одновременно стараясь не заглубить ее в древесину. Необходимые навыки в этом достигаются очень легко. При постоянном изготовлении препаратов, особенно из лиственных древесин, бритвы быстро тупятся, требуют частой точкой и правки и обычно в полгода—год полностью изнашиваются.

Микротом для резки древесины может быть обычного типа, но, конечно, лучше иметь специальные микротомы для резки твердых объектов. Мягкие древесины (большинство хвойных пород, тополи, ивы, бук и некоторые другие) вполне удовлетворительно режутся без всякой предварительной обработки (кроме кипячения), но более твердые древесины требуют предварительного размягчения.

Правильная ориентировка срезов — очень важное условие для получения удовлетворительных препаратов. В большинстве случаев выполнение этого требования не связано с какими-либо затруднениями, так как направление волокон и прохождение лучей, видимые простым глазом, служат вполне надежным ориентиром. Для некоторых целей, впрочем, полезно иметь и косые срезы, плоскость которых расположена под некоторым углом к одной из трех плоскостей, секущих ствол в поперечном, тангентальном и радиальном направлениях. Так, для выявления и подсчета клеток древесной паренхимы в древесине хвойных иногда делают срезы, промежуточные между тангентальным и поперечным направлениями, так что в плоскости среза оказывается несколько годовичных слоев. На этих срезах древесная паренхима выступает более отчетливо, чем на обычных, правильно ориентированных препаратах.

Толщина срезов зависит от цели исследования. Далеко не всегда тонкий срез является наилучшим, так как, во-первых, манипуляции с ним более затруднительны и, во-вторых, некоторые детали структуры при этом заметны хуже. В принципе можно считать, что для лиственных пород толщина продольных срезов определяется диаметром волокон и должна несколько его превышать; для поперечных срезов это условие не имеет большого значения. Часто вполне целесообразно иметь два поперечных среза — один толстый, охватывающий целиком кольцо прироста (для общей ориентировки в сложении годовичного кольца), и другой тонкий, небольших размеров (для выявления отдельных деталей).

Окраска срезов древесины обычно производится сафранином, что следует признать вполне целесообразным в тех случаях, когда окраска имеет только целью сделать более заметными детали структуры. Красный цвет не утомляет глаз и очень хорошо подчеркивает утолщения одревесневших оболочек. Лучше всего погружать срезы на более или менее длительные промежутки времени в слабые (розовые) растворы сафранина, дающие темнорозовую окраску среза. При необходимости же быстро окрашивать срезы последние можно красить в более концентрированном растворе, обязательно после этого споласкивая их водой.

Как известно, одревесневшие оболочки красятся основными красками, поэтому, кроме сафранина возможно употребление и таких обычных анилиновых красок, как кристалл-виолет, иодингрюн, метиловая зелень и метиленовая зелень, но все эти краски уступают сафранину, так как при длительном рассматривании препаратов их цвет раздражает глаз.

Окраска препарата разбавленными растворами сафранина показывает степень одревеснения клеточных оболочек, ибо слабо одревесневшие оболочки красятся в менее интенсивный красный цвет. Для этой цели более надежными являются специальные цветные микрохимические реакции, к которым в древесиноведческих лабораториях приходится прибегать только изредка, так как сомнения в одревеснении оболочек здесь возникают довольно редко, главным образом при исследовании образцов, пораженных гнилью. Некоторые цветные реакции (реакция Меуле) позволяют отличить древесину двудольных от древесины хвойных, но трудно представить себе анатома, который нуждался бы в этой реакции, чтобы

установить, имеет ли он дело с древесиной лиственной или хвойной породы.

При специальных исследованиях, особенно в области технической, патологической и физиологической анатомии, приходится прибегать к особым методам окраски препаратов.

При исследовании древесины, видоизмененной в результате каких-либо технологических воздействий, иногда представляется желательным рассмотреть в микроскоп сухую, не проваренную и не обработанную каким-либо фиксатором древесину. С этой целью можно исследовать срезы, сделанные сухой бритвой с сухой древесины. Однако при этом воздух часто является препятствием для выявления деталей структуры и, кроме того, сама операция по получению среза может нарушить то состояние древесины, которое необходимо изучить. В этих случаях можно с успехом рассматривать поверхность древесины в отраженном свете при помощи опак-иллюминатора, эпи-конденсатора или обычного металлографического микроскопа. При этом, конечно, желательно, чтобы рассматриваемая поверхность древесины была бы гладкой.

Из древесных углей и истлевшей древесины (например из археологических раскопок) часто бывает очень трудно приготовить срезы, так как даже при укреплении древесины парафином, коллодием или целлоидином, они крошатся под бритвой. Поэтому из такого материала лучше готовить шлифы. Способ приготовления шлифов весьма несложен, но требует некоторого навыка. Из древесины, подлежащей исследованию, лобзиком выпиливается тонкая пластинка в поперечном, радиальном или тангентальном направлении. Толщина пластинки определяется хрупкостью материала, и чем тоньше ее можно выпилить, тем лучше. На предметное стекло капается расплавленная канифоль, которой пластинка приклеивается к стеклу. На другую сторону пластинки также наливается расплавленная канифоль так, чтобы она как можно глубже впиталась в древесину и равномерно покрыла всю пластинку. После этого приклеенную пластинку начинают шлифовать на матовом стекле с порошком пемзы в машинном масле. Когда верхняя поверхность пластинки хорошо отшлифована, предметное стекло осторожно нагревают с нижней стороны, отклеивают пластинку и снова приклеивают ее канифолью отшлифованной поверхностью (которую предварительно очищают кисточкой от частиц пемзы). Затем начинают шлифовать другую поверхность, постоянно капая на нее расплавленной канифолью, которая впитывается в верхние слои древесины и не дает им разрушиться. Шлифовать нужно очень осторожно, только слегка нажимая на предметное стекло, так как сильное давление может раздавить пластинку и превратить ее в пыль. Этот простой способ позволяет очень быстро получить прекрасные по качеству шлифы, которые могут быть рассматриваемы даже при больших увеличениях микроскопа. При необходимости закрыть шлиф сверху покровным стеклом, его заливают канадским бальзамом.

Для измерения длины элементов древесины, а также для выявления некоторых особенностей в структуре клеточных элементов, необходимо иметь препараты мацерированной древесины. Мацерация древесины производится большей частью кипячением в так называемой смеси Шульце, т. е. в азотной кислоте с бертолетовой солью или в хромовой кислоте. Кроме этих двух способов, описанных в любом практикуме по анатомии растений, применяются еще и многие другие. Довольно удачным методом является способ обработки древесины хлорной водой и сернистым натрием. Этот метод менее грубый, чем большинство из предложенных

способов мацерации, позволяет получать препараты, в которых очень отчетливо видны все детали утолщений клеточной оболочки. Мацерация по этому способу производится в следующей последовательности: кусок древесины размером в спичку кипятится в воде для избавления от пузырьков воздуха и затем помещается на два часа в концентрированную хлорную воду. После этого образец промывается и погружается в 3-процентный раствор сернистого натрия на 15 минут, снова промывается, после чего вся процедура (начиная с погружения в хлорную воду) повторяется до того момента, когда наступает полное раздревеснение (что устанавливается по исчезновении красной окраски при погружении в сернистый натрий). Раздревесневший образец расщепляется иглой и из полученной массы приготавливаются препараты.

Приготовление и хранение препаратов

Приготовление постоянных препаратов существенно необходимо при создании коллекций древесины различных древесных пород, для фиксации особо примечательных наблюдений, аномальных структур и т. д. При обычных исследованиях в сохранении препаратов особой необходимости большей частью не возникает, и после проведения соответствующих записей и зарисовок препараты могут и должны уничтожаться, чтобы не загромождать лаборатории ненужным балластом.

Тенденция к заливке постоянных препаратов в канадский бальзам, имеющаяся в большинстве зарубежных лабораторий, ничем не оправдана. Препараты, залитые в канадский бальзам, совершенно не поддаются ремонту и любая поломка покровного стекла приводит большей частью к безвозвратной гибели срезов. Поэтому наиболее целесообразным является применение обычного глицерин-желатина, способ изготовления которого описан в любом из перечисленных в начале этой главы руководств. Срезы, залитые в этот состав, сохраняются без каких-либо изменений в течение 20—30 лет. В некоторых случаях препараты в глицерин-желатине начинают «цвести», т. е. в них появляется воздух, распространяющийся в виде мельчайших канальцев под покровным стеклом. Однако можно, погрузив препарат в горячую воду, снять покровное стекло, перенести срезы на новое предметное стекло и снова их залить глицерин-желатином. При этом, если воздух попал и в срезы, их следует прокипятить в часовом стекле, а также при необходимости снова окрасить без малейшего ущерба для их целостности. Вообще, возможность «ремонта» препарата гораздо важнее, чем усилия, в большинстве случаев остающиеся тщетными, придать ему долговечность какими-либо мерами защиты. Поэтому, мы также не считаем целесообразным обводить препараты, залитые в глицерин-желатин, полоской асфальт-лака для защиты препарата от высыхания. Напротив, эта полоска асфальт-лака, очень трудно удаляемая, только служит препятствием при необходимости обновить препарат. Разумеется, все сказанное относится только к обычным срезам древесины, которые отличаются достаточно высокой механической прочностью, чтобы подвергнуться (иногда спустя 30 лет после их изготовления) операциям по снятию со стекла, кипячению, повторной окраске и т. д. Препараты мацерации, напротив, почти совершенно не поддаются ремонту, и повреждение препарата в большинстве случаев ведет к его потере. Поэтому для мацерированной древесины желательна заливка в канадский бальзам, которая как раз в этих случаях сопряжена с некоторыми техническими трудностями. Наиболее простая техника заливки маце-

рированной древесины в канадский бальзам заключается в следующем: кусочек древесины, мацерированной любым из существующих способов (например в смеси Шульце), тщательно промывается водой для того, чтобы удалить все следы мацерирующей жидкости; для обезвоживания проводится несколько раз через абсолютный спирт и помещается в состав из 75 частей гвоздичного масла и 25 частей абсолютного спирта, в котором растворена (в соотношении 1—2%) какая-либо краска. Выбор краски имеет некоторое значение, и лучшие результаты получаются с краской лихт-грюн. Раствор краски хорошо несколько подогреть; это облегчает ее проникновение в образец. Затем образец осторожно извлекается из краски, слегка обсушивается фильтровальной бумагой и помещается на предметное стекло с несколькими каплями канадского бальзама в ксилоле, расщепляется обычным порядком иглой и, после того как бальзам несколько загустел, покрывается покровным стеклом.

Постоянные препараты лучше всего хранить в специальных коробках, снабженных пазами, в шкафах, не соприкасающихся с отопительными приборами и защищенных от солнца. При этом препараты сохраняются десятилетиями без каких-либо повреждений. Все препараты постоянных коллекций должны обязательно этикетироваться, причем желательно на препарате не только иметь номер, но и название растения. Этикетки должны обязательно быть наклеены так, чтобы их можно было прочесть, не вынимая препарата из коробки — это важно для его долголетия.

Глава третья

СХЕМА ОПИСАНИЯ АНАТОМИЧЕСКОГО СТРОЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ

Введение

Основным требованием для любой исследовательской работы в области древесиноведения должно быть отчетливое общее представление у работника об анатомическом строении изучаемой им древесины. Разумеется, это особенно важно, когда целью работы является определение древесины, или исследование ведется в области систематики, филогении, экологии или физиологии древесных растений. Но и в тех случаях, когда задача исследователя ограничена какой-либо прикладной областью древесиноведения — патологией древесины, установлением тех или иных ее технических свойств и т. д., — для него обязательно твердое знание структуры древесины, так как оно гарантирует его от многих ошибок и неверных заключений. Основным недостатком работ Мэдисоновской лаборатории в США, немало сделавшей для выявления ряда технических показателей древесины, является очень поверхностное часто знакомство со структурой древесины, в результате чего многие работы таких видных представителей американского древесиноведения, как Тимана, изобилуют грубыми ошибками или неверными выводами. От этого недостатка не были свободны в прошлом и некоторые труды советских исследователей, в частности работавших в области консервирования древесины.

Первым этапом изучения структуры древесины должно быть полное и всестороннее ее описание. Порядок и объем этого описания являются весьма важными. История анатомии древесины изобилует примерами исследований, ценность которых была весьма снижена тем, что автор не обратил внимания на те или иные признаки строения, важность которых для целей диагностики или суждения о практическом применении древесины была ему неизвестна или выяснилась впоследствии. Например, в весьма многочисленных описаниях древесин, выполненных французскими анатомами школы Ф. ван Тигема (работы самого ван Тигема, Ульбера и некоторых других), не фиксированы такие важнейшие признаки строения, как характер перфораций сосудов, типы пор волокон, состав лучей и т. д. В результате все эти работы в настоящее время представляют минимальный интерес, и изученные этими учеными древесины должны быть переисследованы вновь. Описания немецких анатомов конца прошлого и начала настоящего столетия (школа Радлькофера—Золередера) более полны, но и ими не учитывались многие признаки, например состав лучей, рисунок сосудов, что значительно затрудняет использование их данных. Эта неполнота описаний сплошь и рядом встречается и в современных нам работах и связана с невниманием авторов

К полноте описания или с их недостаточным знакомством с анатомией древесины.

Значение некоторых признаков для целей систематики (а следовательно и для определения древесин), а также при исследовании некоторых прикладных вопросов древесиноведения установлено относительно недавно. Есть все основания думать, что и в дальнейшем выявятся новые связи между признаками строения древесины и теми или иными ее свойствами. Поэтому необходима максимально тщательная регистрация всех особенностей структуры изучаемой древесины, так как только в этом случае описание не только будет служить целям той или иной конкретной работы, но сохранит свое значение и для будущих исследователей.

Детальное описание требует определенной, продуманной схемы, известного порядка в рассматривании микроскопических препаратов.

Попытки составления таких схем или «порядка описания» делались неоднократно как в Советском Союзе, так и за рубежом. В их числе надо отметить схемы С. И. Ванина (1935, 1950) и Л. М. Перельгина (1935), Перро и Жерара (Perrot et Gérard, 1906), Перро (Perrot, 1921—1922) и Нормана (Normand, 1936), схему Рикорда и Чаттуэй (Record and Chattaway, 1939), Молля и Янссониуса (Moll und Jannsonius, 1906), Пфейффера (Pfeiffer, 1917 и 1926), ден Бергера и Бэекмана (den Berger and Beekman, 1922) и, наконец, — Пфейффера и Вароссио (Pfeiffer and Varossieau, 1945).

Основной недостаток большинства этих схем — нешолная их детализация. Многие признаки, значение которых в целях диагностики или установления технических свойств древесины бесспорно, в них не подчеркнуты с достаточной четкостью, в результате чего исследователь может и не обратить на них внимания. Между тем некоторые структурные особенности древесины, казавшиеся иногда второстепенными, имеют существенное значение. Так, исследованиями Тумаян установлено, что число клеток в тяже древесной паренхимы имеет большое значение для систематики дубов. Число таких примеров можно бы легко умножить. Поэтому фиксация внимания исследователя на все те детали строения, которые могут иметь определенное значение, безусловно желательна.

Среди перечисленных выше схем зарубежных авторов следует остановиться на схеме Пфейффера и Вароссио, так как она выражена в необычной форме условных цифровых обозначений. До сих пор как будто этот метод описания древесины не получил широкого распространения, но возможно, что работы с этим типом обозначений будут встречаться в литературе и с ним надо быть знакомым.

Указанные авторы все признаки строения древесины разбили на 5 секций: I — сосуды, II — лучи, III — паренхима, IV — особенности роста и V — другие признаки. Каждая из этих секций разделена на 4 группы — А, В, С и D. Так, секция I состоит из следующих групп: А — перфорационная пластинка, В — группировка сосудов, С — распределение сосудов или групп сосудов, D — размер и число сосудов. В свою очередь каждая из групп разделяется на 2, 3 или 4 подгруппы и 10 (реже 9) индексов. Для примера приведем таблицу индексов группы D секции III (табл. 1).

В результате этой «индексации» описание древесин представляется в виде разграфленной таблицы с условными цифровыми и буквенными обозначениями. Авторы приводят пример такого описания древесины *Aleurites mollucana* (табл. 2).

Само стремление как-то стандартизировать описания древесины безусловно вызвано большим количеством древесин, подлежащих описа-

ТАБЛИЦА 1

Индексы группы D секции III
[По Пфейфферу и Вароссио (Pfeiffer and Varossieau, 1945)]

Под- группа	Индекс	Описание
a	1	Паренхима обоих типов отсутствует или если имеется, то чрезвычайно скудная и практически незаметная
b		Паратрахеальная паренхима если и имеется, то встречается только местами (локально)
	2	Неопределенно расположенная паренхима если и имеется, то встречается только местами.
	3	Неопределенно расположенная паренхима скудная.
	4	Неопределенно расположенная паренхима обильная.
c		Паратрахеальная паренхима скудная
	5	Неопределенно расположенная паренхима если и имеется, то встречается только местами.
	6	Неопределенно расположенная паренхима скудная.
	7	Неопределенно расположенная паренхима обильная.
d		Паратрахеальная паренхима обильная
	8	Неопределенно расположенная паренхима если и имеется, то встречается только местами.
	9	Неопределенно расположенная паренхима скудная.
	10	Неопределенно расположенная паренхима обильная.

Примечание. Термин «неопределенно расположенная паренхима» у этих авторов заменяет более обычный в нашей литературе термин «апотрахеальная паренхима».

ТАБЛИЦА 2

Описание древесины *Aleurites mollucana* в системе индексов
(№№ 1746 и 2101)

I	II	III	IV	V	
					Порядок: 17/77—78 Geraniales
					Семейство: <i>Euphorbiaceae</i>
					Подсемейство: <i>Crotonoideae</i>
A b 2	c 9	b 4	a 1	a 2	Колено: <i>Chrozophoreae</i>
B b 4	a ?	a—c 1—9	a 1	a 1	Род: <i>Aleurites</i>
C b 2	b 2	b—c 2—8	a 1	c 5	Вид: <i>mollucana</i> (L.) Willd.
D b 4	b 2/3	b 2—4	a 1	a 2	

Примечание. В некоторых образцах определенно расположенная паренхима может быть рассматриваема частично или целиком как неопределенно расположенная.

нию и классификации, и возникающими при этом трудностями. Однако нам кажется, что попытка Пфейффера и Вароссио неудачна. Практически прежде всего неудобным представляется вся громоздкая и плохо запоминающаяся символика, состоящая из 192 комбинаций десяти арабских и пяти римских цифр, четырех прописных и четырех строчных букв.

Несмотря на значительное количество комбинаций цифр и букв, сами описания Пфейффера и Вароссио весьма скудны. В них совершенно отсутствуют такие важнейшие признаки, как характер пор и тип поровости клеточной оболочки сосудов и волокон, наличие спиральных утолщений и многие другие признаки. Авторы объясняют отсутствие

этих признаков своим стремлением облегчить описание и ограничить его малыми увеличениями микроскопа или даже просмотром древесины под лупой. Такое объяснение вряд ли удовлетворительно, так как, во-первых, непонятно, почему, если можно заметить лестничные перфорации сосудов, невозможно заметить тип их поровости; во-вторых, исключение многих признаков строения значительно обедняет описание и во многих случаях делает точное определение невозможным. Основным дефектом этой системы описания является ее «жесткость», невозможность ввести в схему новые признаки, не нарушив полностью всю систему обозначений. Между тем, совершенно очевидно, что по мере дальнейших исследований количество новых признаков, выявленных в древесине, будет возрастать.

Безусловно, и практически и методологически единственно правильный путь — это составление детальных описаний, охватывающих все известные нам в настоящее время признаки древесины. Такие описания, несравненно более гибкие и объемлющие, всегда понятны каждому работающему в области микроскопического древесиноведения и при необходимости легко могут быть дополнены новыми наблюдениями.

Ниже нами приводятся две схемы описания древесины — одна для хвойных и другая для лиственных пород. Обе схемы составлены еще в 1936 г. в Лаборатории анатомии древесины Закавказского научно-исследовательского лесопромышленного института и с тех пор многократно пополнялись и уточнялись. Весьма значительное количество описаний (несколько тысяч), проведенное по этим схемам, показало их применимость для огромного большинства древесины не только наших умеренных широт, но и тропических областей.

Наибольшее значение такая схема описания имеет при работе с неизвестными или плохо исследованными древесиными. Однако эти случаи обычны в практике только у лиц, работающих в области систематической анатомии или определения современных или ископаемых древесины. Большей же частью микроскопическое исследование древесины, преследующее цель установления тех или иных ее свойств или особенностей, имеет дело с древесиной обычных пород (дуба, березы, сосны, ели и т. д.), всегда более или менее хорошо изученных. Тем не менее и в этих случаях мы рекомендуем исследователю просмотреть изучаемую им древесину по одной из приводимых ниже схем. Это, во-первых, позволит ему ближе ознакомиться со строением интересующей его древесины и в некоторых случаях дополнить или прокорректировать имеющиеся в литературе ее описания. Во-вторых, наши схемы составлены с учетом возможности фиксировать и те признаки, которые возникают в древесине под воздействием тех или иных внешних влияний на растущее дерево. Установление этих особенностей часто важно именно при изучении многих вопросов прикладного древесиноведения и пренебрежение данными анатомии может иногда очень повлиять на конечные результаты исследования. Разумеется, исследователь может при желании отдельные вопросы схемы оставить без ответа, но при этом признак остается неотмеченным потому, что автор не считал необходимым обратить на него внимание, а не потому, что он забыл или не знал о его существовании. Это во многих случаях представляет вполне реальное преимущество. В других случаях, напротив, исследователь может счесть необходимым дополнить схему новыми, не предусмотренными нами наблюдениями.

Схемы составлены в виде вопросника, причем к каждому вопросу даются все более или менее конкретные возможные варианты ответов.

Измерения, необходимые при описании древесины, в схемах не приводятся.

Описание ведется по отдельным срезам — поперечному, радиальному и тангентальному, и по препаратам, полученным при мацерации. При детальном исследовании, как правило, надо стремиться к тому, чтобы ни один вопрос не остался без ответа. В вопроснике многие вопросы повторяются при описании радиального и тангентального срезов. Это сделано вполне сознательно. Не говоря о том, что такое дублирование служит средством самоконтроля, один и тот же признак может быть различно выражен на радиальной и на тангентальной клеточных оболочках того или иного элемента древесины. Это различие характерно для многих пород. Ко многим вопросам даны примечания, поясняющие значение признаков и условия их выявления и описания. Кроме того, эти примечания в известной мере представляют и самостоятельный интерес, поэтому просмотр соответствующих вопросов схемы может иногда быть полезным и в тех случаях, когда исследователь и не ставит себе целью последовательное описание какой-либо древесины. За немногими исключениями нами в схему не включены признаки, возникающие в древесине в результате тех или иных патологических или технологических воздействий, так как, во-первых, учесть все эти признаки в настоящее время весьма затруднительно, а во-вторых, всегда возможно выявление их при специальных исследованиях.

Как правило, во всех случаях надо избегать заполнения схемы на основании просмотра только одного среза или тем более только одного участка среза (одного или нескольких «полей зрения»). Признаки строения подвержены иногда довольно значительным колебаниям не только в различных годичных кольцах, но и в различных участках одного и того же слоя прироста. Поэтому прежде чем ответить на тот или иной вопрос схемы, надо просмотреть все имеющиеся в распоряжении исследователя препараты данного образца.

При описании ряда образцов из разных участков ствола или образцов одного и того же ботанического вида или же близких видов одного рода, нет необходимости каждый раз заполнять все вопросы — это связано не только с затратой лишнего труда, но и опасно в том смысле, что некоторая неточность в формулировке ответов приведет к впечатлению о различиях там, где, собственно говоря, никаких отличий нет. Кроме того, весьма затруднительно произвести сравнения ответов для сопоставляемых образцов на все 63 или 120 вопросов схемы. Поэтому в этих случаях гораздо целесообразнее давать детальное описание одного образца древесины, принимаемого за эталон, а для остальных образцов заполнять только те пункты схемы, по которым наблюдаются достаточно отчетливые различия от эталона. При таком способе описания, все отличия между изучаемыми образцами древесины выявляются очень быстро и очень рельефно.

Каждое описание рекомендуется вести на отдельном (желательно двойном) листе бумаги большого формата. При этом в случае более или менее значительного числа описаний удобно классифицировать их по тем или иным признакам строения. В заголовке листа необходимо указывать дату, латинское наименование описываемой древесины (род, вид) и номер препарата, если описание ведется по препаратам хорошо каталогизированной коллекции. Основной структурной единицей в древесине умеренных широт является годичное кольцо. В связи с этим при любом описании древесины (кроме случаев, могущих встретиться при опреде-

лении небольших кусков древесины, заключающих только часть слоя прироста) необходимо, чтобы хотя бы один из срезов (поперечных, но по возможности также и радиальных) охватывал полностью все годичное кольцо. Весьма желательно, а часто и просто необходимо также иметь и два тангентальных среза (особенно в случае хвойных пород и кольце-сосудистых древесин): один в ранней, другой в поздней древесине. В тех случаях, когда получение среза через все годичное кольцо технически затруднительно из-за его значительной ширины, необходимо иметь хотя бы один срез, проходящий через границу годичного слоя.

В соответствии с целью исследования или с характером изучаемого материала, могут встретиться любые варианты образцов — от куска древесины, полученного неизвестно из какого участка ствола или ветви, и до модельных деревьев, выбираемых из насаждений с подробной таксационной характеристикой. Между тем и условия, в которых росло дерево, и положение в стволе (или ветви) оказывает значительное влияние на многие признаки строения древесины. Поэтому независимо от цели исследования в начале описания любого образца всегда необходимо указывать, имеет ли дело исследователь со зрелой древесиной из крупного ствола или ветви (годичные кольца и лучи более или менее строго параллельны друг другу) или же с молодой древесиной (годичные кольца дугообразны, лучи расходятся от центра). Различия между молодой и старой древесиной сказываются прежде всего в размерах элементов, как правило, значительно меньших в первой. Однако помимо этих, чисто количественных различий, с возрастом изменяются и многие качественные признаки. Например, рисунок сосудов в молодой древесине часто не бывает выражен или выражен иначе, чем в зрелой древесине, сосуды могут нести лестничные перфорации, которые в зрелой древесине заменяются простыми, наблюдаются гетерогенные лучи, впоследствии переходящие в однородные, изменяется рядность и слоистость лучей, тип межсосудистой поровости и многие другие признаки. Общий характер этих изменений часто различен у различных пород и, вообще говоря, изучен еще совершенно недостаточно, поэтому фиксация этих различий представляет значительный общий интерес.

Несомненные отличия в древесине, расположенной в стволе на различных уровнях от почвы и относящиеся как к количественным показателям (величина и соотношение элементов), так и к ее качественной характеристике, могут быть точно установлены только при исследовании образцов, заведомо взятых на различных участках ствола или ветвей, так как на единичном образце обычно бывает совершенно невозможно установить, из какого места ствола (по высоте) он получен.

При необходимости характеризовать строение древесины определенного вида или даже отдельного дерева (выросшего в тех или иных условиях местообитания) и при невозможности дать детальное описание изменений строения древесины в связи с возрастом и высотой над почвой, рекомендуется исследовать образцы древесины, взятой из зрелой древесины на «высоте груди» (1.3 м над уровнем почвы). Эта рекомендация, впрочем, не имеет иных оснований, кроме установившейся в лесоводстве практики относить таксационные измерения к этой высоте. «Зрелость» образца, однако, — довольно условное понятие, так как она наступает в совершенно различные сроки для крупных деревьев и для мелких кустарников. Все же, за исключением размера элементов древесины, основные признаки структуры древесины получают свое окончательное выражение у большинства крупных деревьев уже к 10—15 годам и после этого

сколько-нибудь заметных возрастных изменений, насколько нам известно, не претерпевают. Это не относится впрочем к признакам, связанным с образованием ядра древесины (образование тилл, накопление камедей и смол и т. д.), которые могут появляться иногда довольно поздно (на 30—40-м году жизни дерева или даже позднее). Так как признаки ядра могут иметь весьма существенное диагностическое и техническое значение, то, по возможности, следует рекомендовать не ограничиваться описанием только самых внешних (и, следовательно, самых зрелых) слоев древесины (заболони), но, параллельно, сравнительно описывать и ядровую древесину.

Различные условия произрастания для одного и того же вида внешне сказываются (в древесине всех древесных пород умеренных широт, а также и многих тропических древесных растений) в более или менее значительном уменьшении ширины годичного кольца. Эта реакция является, по-видимому, достаточно широкой, и всякое неблагоприятное сочетание внешних факторов приводит к сокращению энергии деятельности камбия и уменьшению количества откладываемых им элементов.

Следует иметь в виду, что ряд признаков строения весьма тесно коррелирован с шириной годичного кольца. Особенно реагируют на изменение ширины кольца рисунок сосудов и общая площадь просветов сосудов и трахеид (у хвойных). Поэтому в качестве общего правила описание строения должно вестись по годичному кольцу средней для данной породы ширины. Эта средняя ширина у разных пород может быть весьма различной, и, кроме того, она в значительной мере зависит от условий произрастания. Так, многие субтропические породы, достаточно широко акклиматизировавшиеся у нас, все же здесь всегда образуют узкие кольца, гораздо более узкие, чем у себя на родине (маклюра, бруссонения и многие другие). Во всяком случае ширина годичного кольца (или колец) должна обязательно указываться (в миллиметрах) в заголовке листа. При более углубленном исследовании древесины желательно указывать на изменения, связанные с увеличением и особенно уменьшением ширины годичного кольца (в первую очередь — изменения в рисунке сосудов, увеличение или уменьшение их количества и т. д.).

Для хвойных и лиственных пород нами даются отдельные схемы описания древесины, так как различия в структуре древесины у представителей этих двух классов настолько значительны, что составление одной общей схемы для них было бы затруднительно.

Древесину гнетовых целесообразно описывать по схеме для древесины хвойных, справляясь все же иногда по схеме для двудольных. Напротив, древесину гомоксилярных двудольных (несмотря на отсутствие у них сосудов) целесообразно описывать по схеме для двудольных. Для описания древесины гингковых, ископаемой древесины кордаитовых и отчасти бенеттитовых и семенных папоротников можно с успехом использовать схему для хвойных.

Для описания стеблей однодольных, современных и ископаемых папоротников, хвощевых и плауновых, а также для описания строения древесины (и ксилемы) многолетних и однолетних травянистых двудольных предлагаемые ниже схемы вряд ли могут быть использованы, и для этой цели более целесообразно составление особых вопросников, что выходит за пределы нашей книги.

Описание, составленное по рекомендуемым нами схемам, является рабочим описанием, публикация которого вряд ли может быть целесообразной. Законченное «беловое» описание древесины всегда должно рас-

полагаться в ином порядке, более последовательном, чем это возможно сделать в рабочем описании, при составлении которого анатом всегда связан необходимостью исследования определенного среза. Нет необходимости в рекомендации одного, строго фиксированного порядка «белового» описания строения древесины, так как объем и характер этого описания всегда может меняться в зависимости от цели работы или, наконец, личных вкусов исследователя. Все же, поскольку установление определенного порядка в описаниях различных древесин, выполняемых различными авторами, в какой-то мере облегчило бы работу сопоставления данных отдельных исследователей, мы приводим два образца описания древесины хвойных — тисса (*Taxus*) и лиственных — железного дерева (*Parrotia persica*), выполненных: первое — Е. В. Будкевич и второе — А. А. Яценко-Хмелевским. Возможно, что эти описания далеки от совершенства, но порядок изложения в них кажется нам более или менее логичным и в какой-то мере заслуживающим подражания.

Схема описания древесины хвойных пород

Поперечный срез

1. Выраженность годичных слоев:

- а) отчетливо;
- б) неясно;
- в) некоторые слои хорошо, некоторые неясно;
- г) отсутствуют.

Примечание. К неясно выраженным годичным слоям следует относить такие годичные слои, в которых нет резких отличий между последним слоем трахеид поздней древесины и первым слоем трахеид ранней древесины следующего годичного кольца. Это отсутствие резких отличий между указанными слоями трахеид иногда может быть заметно только микроскопически, и годичные кольца простым глазом могут при этом различаться более или менее отчетливо (например *Podocarpus dactyloides*; вообще у хвойных годичные кольца редко бывают макроскопически плохо заметны).

Чтобы отнести описываемый образец к категории древесины с неясно выраженными годичными кольцами, необходимо убедиться, что рассматриваемое кольцо не является ложным и что неясно выражено большинство годичных колец, а не одно или два. У некоторых пород (например *Juniperus procera*) часть годичных колец хорошо выражена, а часть плохо, и это свойство может иметь определенное диагностическое значение.

Как правило, неясно выраженные годичные кольца встречаются в древесине хвойных из тропических областей и умеренных зон южного полушария, принадлежащих к семействам *Araucariaceae*, *Cupressaceae* и *Podocarpaceae*. Однако этот признак встречается и у других видов, например *Cephalotaxus drupacea*, *Cupressus lusitanica*, *Tetraclinis articulata* и некоторых других. Среди современных хвойных нет видов, которые характеризовались бы постоянным отсутствием колец прироста. Древесины голосеменных с отсутствием колец прироста среди ископаемых форм в основном приурочены к палеозою.

2. Выраженность поздней древесины:

- а) отчетливо;
- б) неясно;
- в) в некоторых годичных кольцах отчетливо, в некоторых неясно.

Примечание. Когда поздняя древесина отличается по толщине оболочек трахеид от ранней древесины и граница, отделяющая ее от ранней древесины того же кольца, более или менее отчетлива, следует говорить об отчетливо выраженной поздней древесине. Этот признак характерен для многих твердых сосен и в ряде случаев служит критерием для различения древесины некоторых видов *Larix* от древесины некоторых елей.

3. Бахромчатость границы годичного слоя.

Примечание. Бахромчатость границы годичного слоя вызывается у некоторых пород накоплением пузырьков смолы во внутренней коре, в результате чего камбий приобретает волнистый вид; хорошо заметна также на радиальном срезе; на тангентальном срезе через внешнюю границу годичного слоя углубления, образованные давлением пузырьков смолы, заметны в виде небольших, несколько закругленных участков.

Бахромчатость годичного слоя характерна для некоторых сосен (*Pinus contorta*, *P. ponderosa*), елей (*Picea rubra*, *P. sitchensis*) и лиственниц (*Larix laricina*). Изредка встречается и в древесине представителей других родов (например *Podocarpus spicatus*). Признак не вполне постоянный, так как может иметься или отсутствовать у одних экземпляров одного и того же вида.

4. Толщина оболочек трахеид поздней древесины:¹

- а) очень толстые, полость точечная или в виде узкой щели;
- б) толстые;
- в) тонкие.

Примечание. Чрезвычайно толстостенные трахеиды поздней древесины с узкой щелевидной или точечной полостью являются довольно постоянным признаком некоторых видов *Larix*; ответ на этот и на следующий (№ 5) вопросы могут служить для грубо ориентировочной оценки объемного веса и механической прочности древесины.

5. Толщина оболочек трахеид ранней древесины:

- а) очень толстые;
- б) толстые;
- в) тонкие.

6. Выраженность межклетников у трахеид:

- а) отчетливо;
- б) слабо;
- в) очень слабо;
- г) в одной части годичного кольца (ранней, поздней) хорошо, в другой — плохо.

Примечание. Наличие хорошо выраженных межклетников (и, следовательно, более или менее округлое очертание трахеид) характерно для древесины сжатия, могущей встретиться у всех видов; кроме того, этот признак постоянно отмечается в нормальной древесине некоторых видов, например *Juniperus virginiana*.

7. Наличие древесной паренхимы:²

- а) отсутствует;
- б) скудная;
- в) обильная.

Примечание. Наличие или отсутствие паренхимы является одним из важных диагностических признаков для древесины хвойных; однако при констатации наличия паренхимы следует помнить, что образование паренхимных клеток может быть вызвано какой-либо травмой ствола или иными случайными причинами. Поэтому необходимо убедиться, что наличие паренхимы (скудное, обильное) характерно для всех годичных колец изучаемого образца, а не только для одного. Случайное обилие паренхимы в одних кольцах при отсутствии или скудности ее в большинстве колец свойственно некоторым породам (например *Thuja plicata*).

При оценке обилия паренхимы надо учитывать, что паренхима у хвойных вообще развита значительно меньше, чем у лиственных, и обычно 5 и более клеток паренхимы на 1 мм² поперечного среза (например у *Juniperus virginiana*) нужно рассматривать как «обильную паренхиму». При поисках паренхимы надо не ограничиться поперечным срезом, но исследовать ее наличие и на радиальных и тангентальных срезах.

¹ Точный смысл терминов «тонкие», «толстые» и «очень толстые оболочки» см. в главе об измерениях.

² Паренхима, связанная со смоляными ходами, здесь не учитывается. Древесная паренхима у хвойных иногда называется «смоляными клетками».

У многих *Podocarpaceae*, *Taxodiaceae* и *Cupressaceae* паренхима развита довольно обильно, у *Pinaceae* она обычно редка (кроме травмированных участков), у *Aracariaceae* и *Taxaceae* она, как правило, совершенно отсутствует.

8. Встречаемость древесной паренхимы:¹

- а) только в ранней древесине рассеянно, в тангентальных полосах (коротких, длинных — сколько клеток?), в цепочках;
- б) только в поздней древесине рассеянно, в тангентальных полосах (коротких, длинных — сколько клеток?), в цепочках;
- в) по всей толще годичного кольца рассеянно, в тангентальных полосах (коротких, длинных — сколько клеток?), в цепочках.

Примечание. Как правило, у хвойных древесная паренхима не образует более или менее непрерывных скоплений и клетки ее большей частью отделены друг от друга трахеидами. Распределение древесной паренхимы часто характерно для отдельных родов или видов. Так, короткие полосы из 3—4 клеток древесной паренхимы характерны для некоторых видов *Podocarpus*. Расположение паренхимы в виде иногда очень длинных (по всей окружности годичного кольца) тангентальных полос более или менее разобщенных отдельных клеток преимущественно в поздней древесине обычно у многих *Taxodiaceae* и *Cupressaceae*.

9. Встречаемость вертикальных смоляных ходов:

- а) отсутствуют;
- б) встречаются только травматические вертикальные смоляные ходы (только в ранней древесине, только в поздней, повсеместно; группами, одиночно);
- в) встречаются нормальные вертикальные смоляные ходы (только в ранней древесине, только в поздней, повсеместно; группами, одиночно).

Примечание. Нормальные смоляные ходы встречаются только у *Pinaceae*; травматические отмечены у всех *Pinaceae* и реже у представителей других семейств (например виды *Sequoia*, *Taxodiaceae*). Отличие нормальных вертикальных смоляных ходов от травматических заключается в том, что травматические ходы встречаются не в каждом годичном кольце, часто значительно больше размером, обычно короткие (в вертикальном направлении) и большей частью собраны в группы, расположенные преимущественно в тангентальном направлении.

10. Встречаемость горизонтальных смоляных ходов:

- а) отсутствуют;
- б) встречаются только травматические горизонтальные смоляные ходы;
- в) встречаются нормальные горизонтальные смоляные ходы.

Примечание. Нормальные горизонтальные смоляные ходы, заключенные в толще луча наблюдаются у всех тех представителей семейства *Pinaceae*, у которых имеются нормальные вертикальные смоляные ходы. Исключение, повидимому, составляет только древесина *Keteleeria*, в которой, судя по имеющимся описаниям и препаратам, при наличии вертикальных смоляных ходов горизонтальные ходы отсутствуют. Травматические смоляные ходы, обычно отличающиеся от нормальных меньшей протяженностью и большими размерами, наблюдаются у тех *Pinaceae*, у которых встречаются и нормальные горизонтальные ходы. Исключения в этом отношении редки (виды *Cedrus* и *Sequoia*, у которых были отмечены травматические горизонтальные ходы при отсутствии нормальных).

11. Толщина стенок клеток эпителия смоляных ходов:

- а) тонкие;
- б) толстые.

¹ Заполняется только при положительном ответе на вопрос № 7.

Примечание. Этот признак имеет большое значение в диагностике древесины из семейства сосновых, особенно для различения елей от сосен. При его констатации следует учитывать, что тонкостенные нежные клетки эпителия смоляных ходов сосен обычно обрываются бритвой при изготовлении срезов, и требуется особая осторожность, чтобы получить удовлетворительные препараты. У видов с толстостенным эпителием далеко не всегда все клетки (особенно в заболони) бывают с утолщенными оболочками и некоторые из них (особенно, повидимому, активно секретирующие смолу) долгое время остаются тонкостенными.

12. Количество клеток эпителия в вертикальных смоляных ходах (считать число клеток).

Примечание. Число клеток эпителия на обычных препаратах может быть более или менее достоверно подсчитано только у видов с толстостенным эпителием; у сосен, где эпителий тонкостенен, клетки его обычно при приготовлении срезов обрываются. Количество клеток в эпителии горизонтальных смоляных ходов, также имеющее диагностическое строение, может быть подсчитано только на тангентальном срезе (см. № 36).

13. Наличие тиллоидов в смоляных ходах:

- а) отсутствуют;
- б) редки;
- в) полностью закрывают некоторые смоляные ходы;
- г) полностью закрывают все смоляные ходы.

Примечание. Констатация наличия тиллоидов в смоляных ходах имеет значение не столько для диагностики древесины, сколько для характеристики физиологического и патологического состояния древесины, из которой был взят образец.

Тангентальный срез¹

14. Встречаемость пор на стенках трахеид ранней древесины:

- а) отсутствуют;
- б) редки;
- в) встречаются на стенках всех или почти всех трахеид.

Примечание. Вообще у хвойных поры расположены у ранних трахеид на радиальных стенках, а у поздних — на тангентальных, но это правило имеет многочисленные исключения. Фиксация пор на тангентальных стенках ранних трахеид имеет значение не только для диагностики, но, в первую очередь, для установления многих ее физиологических и технических особенностей, связанных прежде всего с продвижением в ней жидкостей в радиальном направлении.

15. Расположение окаймленных пор на стенках трахеид ранней древесины:

- а) в одном вертикальном ряду в большем или меньшем количестве;
- б) в двух и более вертикальных рядах в супротивном расположении;
- в) в двух и более вертикальных рядах в очередном расположении.

Примечание. Расположение пор на тангентальной стенке трахеиды более чем в одном вертикальном ряду представляется скорее редким исключением, в то время как расположение пор на радиальных стенках ранних трахеид имеет первостепенное диагностическое значение. Поэтому комментарии к этому признаку см. в примечании к вопросу № 40 (в описании радиального среза).

16. Встречаемость пор на стенках трахеид поздней древесины:

- а) отсутствуют;

¹ При описании древесины хвойных особенно важно иметь один тангентальный срез из ранней древесины, а один из поздней.

- б) редки;
- в) встречаются в большем или меньшем количестве на стенках всех или почти всех трахеид.

Примечание. Наличие пор на тангентальных стенках поздних трахеид часто может иметь определенное диагностическое значение. Так, некоторые виды *Torreya* отличаются от *Taxus* именно отсутствием пор на тангентальных стенках поздних трахеид. Эти поры, как правило, отсутствуют у сосен и, напротив, обильно развиты у многих *Taxodiaceae*. В тех древесинах, где эти поры встречаются, они, повидимому, всегда расположены в один ряд.

17. Встречаемость спиральных утолщений на стенках трахеид:

- а) отсутствуют;
- б) встречаются только в ранней древесине;
- в) встречаются только в поздней древесине;
- г) встречаются у некоторых трахеид и отсутствуют у других;
- д) встречаются у всех трахеид по всему годичному кольцу.

Примечание. При констатации этого признака следует иметь в виду, что здесь идет речь именно о спиральных утолщениях, но отнюдь не о штриховатости (см. № 19), каллитроидных утолщениях (см. № 18), крассулах (см. №№ 20—22) или трабекулах (см. № 23).

Спиральные утолщения трахеид встречаются у хвойных относительно редко. Они характеризуют собой роды *Pseudotsuga*, *Taxus*, *Torreya*, *Cephalotaxus* и некоторые другие. Встречаемость спиралей в этих родах неодинакова. Например у тиссов они наблюдаются по всему годичному кольцу во всех трахеидах, у *Pseudotsuga* — преимущественно в ранней древесине и отсутствуют или слабо развиты в поздней; у некоторых видов *Picea* и *Larix* спирали лучше выражены в поздней древесине. У некоторых видов елей, а также у *Torreya* и *Cephalotaxus*, спирали наблюдаются в древесине ветвей и могут отсутствовать в зрелой древесине стволов. У некоторых древесин (*Cephalotaxus*, *Torreya*) спирали часто расположены парами. Все эти отличия могут иметь диагностическое значение.

18. Встречаемость каллитроидных утолщений на стенках трахеид:

- а) отсутствуют;
- б) встречаются только в ранней древесине;
- в) встречаются только в поздней древесине;
- г) встречаются у некоторых трахеид и отсутствуют у других;
- д) встречаются у всех трахеид по всему годичному кольцу.

Примечание. Этот специфический тип утолщения вторичной оболочки до сих пор отмечен только у немногих видов хвойных (виды *Callitris* за исключением *C. macleyana*, виды *Actinostrobus*, *Pseudolarix* и *Juniperus*); причем может встречаться у всех (или большинства) трахеид, или только у немногих. Повидимому, ранее многие исследователи путали этот тип утолщения со спиральным, хотя это совершенно разные вещи: в случае каллитроидных утолщений мы не имеем спирального расположения утолщений, и это скорее «кольчатое» утолщение. Тщательная фиксация этого признака, повидимому, представляет значительный диагностический интерес.

19. Встречаемость штриховатости клеточной оболочки трахеид:

- а) отсутствует;
- б) встречается только в ранней древесине;
- в) встречается только в поздней древесине;
- г) встречается у некоторых трахеид и отсутствует у других;
- д) встречается у всех трахеид по всему годичному кольцу.

Примечание. Штриховатость клеточной оболочки трахеид у хвойных, повидимому, не имеет того диагностического значения, которое она имеет у лиственных пород, и спорадически может быть отмечена у представителей почти всех родов. Штриховатость константно характеризует «древесину сжатия», но встречается и в нормальной древесине хвойных. Регистрация штриховатости клеточной оболочки тра-

хеид представляет безусловный интерес для характеристики состояния того участка древесины ствола или ветви, из которой был получен исследуемый образец.

20. Встречаемость красул в отдельных трахеидах:

- а) отсутствуют;
- б) встречаются только в трахеидах ранней древесины;
- в) встречаются только в трахеидах поздней древесины;
- г) встречаются только у некоторых трахеид;
- д) встречаются у всех трахеид по всему годичному кольцу;

21. Количество красул в отдельных трахеидах:

- а) не более 3;
- б) более 3 (сколько?).

22. Тип красул:

- а) короткие, меньше или равные диаметру окаймленной поры;
- б) длинные, равные или почти равные диаметру трахеид.

Примечание к №№ 20—22. Наличие красул имеет определенное диагностическое значение, несколько ослабляющееся тем обстоятельством, что эти образования встречаются скорее спорадически, обычно лишь у немногих трахеид. По имеющимся данным, короткие красулы наблюдаются в ксилеме араукариевых (а также у цикадовых), а длинные — в древесине *Taxodiaceae* и *Pinaceae*.

Дальнейшие наблюдения за этим своеобразным структурным элементом клеточной оболочки весьма желательны.

23. Встречаемость трабекул в отдельных трахеидах:

- а) отсутствуют;
- б) встречаются только в трахеидах ранней древесины;
- в) встречаются только в трахеидах поздней древесины;
- г) встречаются у некоторых трахеид и отсутствуют у других;
- д) встречаются у всех трахеид по всему годичному кольцу.

24. Количество трабекул в отдельных трахеидах:

- а) не более 1;
- б) 2 и больше (сколько?).

Примечание. Как и красулы, трабекулы отмечаются в древесине весьма спорадически, хотя их наличие в отдельных трахеидах характеризует собой, например, некоторые виды сосен (*Pinus sylvestris*, *P. resinosa*). Трабекулы бывают хорошо заметны и на поперечном срезе, но там они иногда могут быть спутаны с клеточными оболочками. Поэтому наличие трабекул должно быть проверено на всех трех срезах.

25. Форма очертания окаймлений окаймленных пор трахеид:

- а) округлые;
- б) шестиугольные или несколько четырехугольные (у сомкнутых пор);
- в) более или менее значительно вытянутые в поперечном направлении.

Примечание. У огромного большинства хвойных окаймленные поры более или менее строго округлы. Исключение составляют окаймленные поры араукариевых, обычно имеющие шестиугольное (или более или менее четырехугольное) очертание, и окаймленные поры ископаемой *Xenoxylon latiporosum*, получившей свое видовое название благодаря присутствию на оболочках ее трахеид широких окаймленных пор, относительно сильно вытянутых в поперечном направлении. Насколько нам известно, поры такого очертания у современных хвойных не были отмечены, что, возможно, связано с малым вниманием, уделяемым этому признаку.

26. Наличие торуса в окаймленных порах трахеид:

- а) отсутствует;
- б) более или менее отчетливо выражен.

Примечание. Этот признак должен в основном регистрироваться на тангентальных срезах, так как поры, расположенные на радиальных стенках трахеид, на тангентальном срезе представляются в разрезе. Наличие торуса было достоверно констатировано у всех семейств хвойных, за исключением араукариевых.

27. Положение торуса окаймленных пор трахеид:

- а) расположен посредине камеры поры;
- б) сдвинут к внешней отверстию канала поры;
- б1) все торусы трахеид поля зрения сдвинуты в одном направлении (к центру или к периферии ствола);
- б2) торусы трахеид поля зрения сдвинуты в обоих направлениях,

Примечание. Признак этот не имеет диагностического значения, но очень важен для характеристики состояния древесины. Впрочем, есть основания полагать, что если не принять специальных мер предосторожности в фиксировании образца (при взятии его из живого дерева), то все торусы могут оказаться сдвинутыми.

28. Форма очертания торуса:

- а) округлый;
- б) зубчатый;
- в) иной.

Примечание. Зубчатый (или бахромчатый) торус отмечен до сих пор только у видов *Cedrus* и *Tsuga*; неправильные очертания торуса описывались у некоторых видов *Pinus*, *Larix* и *Dacrydium*. У последнего торус образует характерные горизонтальные выступы.

29. Характер поперечных стенок клеток древесной паренхимы:

- а) гладкие — лишены пор;
- б) узелковые — снабжены порами.

Примечание. Этот признак должен в основном регистрироваться на тангентальных срезах, так как на радиальных он выражен значительно хуже. Поровость поперечных стенок паренхимных клеток имеет определенное диагностическое значение; по имеющимся довольно отрывочным данным, этот признак постоянно характерен для одних родов (*Abies*, *Larix* и многие другие) и отсутствует у других (*Podocarpus*, *Callitris* и др.). У *Cupressaceae*, *Podocarpaceae* и *Taxodiaceae* узловатость поперечных стенок паренхимы связана, по видимому, с локальными утолщениями первичной стенки и не является поровостью в точном смысле этого слова (хотя, надо полагать, уточненные места в оболочке функционально соответствуют настоящим порам). У *Pinaceae* эта узловатость вызвана наличием обычной поровости вторичной оболочки.

30. Количество узлов на поперечных стенках клеток древесной паренхимы (сосчитать узлы — участки с утолщенной оболочкой — на стенке).

31. Размер узлов на поперечных стенках клеток древесной паренхимы:

- а) крупные, хорошо выражены;
- б) незначительные, плохо выражены.

Примечание. Этот признак имеет диагностическое значение, во всяком случае в семействе *Taxodiaceae*, где по количеству и характеру «узлов» возможно определение некоторых родов. Значение его для диагностики в пределах других семейств еще подлежит исследованию.

32. Высота лучей в клетках (сосчитать отдельно число клеток в обычных лучах и в лучах, содержащих горизонтальные смоляные ходы).

Примечание. При установлении высоты лучей следует учесть, что лучи, содержащие смоляные ходы, как правило, выше обычных лучей. У хвойных лучи обычно невысоки и только немногие виды имеют лучи высотой более 30 клеток (например *Abies alba*, *Larix occidentalis*, *Podocarpus gracilior*, *Sequoia sempervirens*, некоторые виды *Taxodium*, *Cupressus* и *Callitris*).

Число клеток должно быть сосчитано не менее как на 20 лучах из разных участков среза. При этом нужно учитывать, что высота лучей меняется с возрастом и достигает максимума только к 20—30 годам.

33. Наличие двурядных лучей:

- а) отсутствуют;
- б) редки;
- в) до одной трети и более лучей двурядны.

Примечание. Низкие лучи (высотой менее чем в 5 клеток) почти никогда не бывают двурядны.

34. Высота (слоистость) двурядной части у двурядных лучей:

- а) двурядная часть занимает только один слой;
- б) встречаются лучи с несколькими двурядными слоями, иногда разделенными между собой одним или несколькими однорядными слоями;
- в) двурядная часть занимает более одной трети высоты луча:
 - в₁) центр луча (луч имеет более или менее длинное однорядное окончание);
 - в₂) одну половину луча, другая часть луча однорядна;
- г) встречаются целиком двурядные лучи (только краевые клетки в однорядном расположении).

Примечание. Однослойная двурядность лучей отмечается у очень многих хвойных (может быть у всех), но количество таких «однослойно-двурядных» лучей, повидимому, различно у различных видов. Полностью двустойные лучи встречаются, напротив, у очень немногих видов (*Sequoia sempervirens*, *Cupressus macrocarpa*, некоторые виды *Fitzroya*, *Thujaopsis* и *Libocedrus*).

Для уточнения диагностического значения этого признака (см. №№ 30 и 31) требуются дальнейшие исследования.

35. Состав лучей:

- а) имеются лучи с лучевыми трахеидами;
- б) лучевые трахеиды отсутствуют:
 - б₁) все клетки луча одинаковы по размеру и форме (включая краевые клетки);
 - б₂) краевые клетки луча отличаются по размеру и форме (как?) от средних клеток луча;
 - б₃) средние клетки луча неодинаковы по размеру и форме;
- в) все лучи одинаковы по составу;
- г) некоторые лучи одного состава, другие — другого (описать, какой состав у каких — высоких—низких, однорядных—двурядных, несущих смоляные ходы¹ —обыкновенных лучей).

Примечание. За исключением вопроса о лучевых трахеидах (см. № 52), вопрос состава лучей, детально разработанный для лиственных пород, у хвойных изучен очень плохо. Однако имеющиеся несистематизированные наблюдения скорее указывают, что он, возможно, имеет определенное диагностическое значение.

36. Встречаемость клеток луча с темноокрашенным содержимым:

- а) отсутствуют;
- б) встречаются (единично, обильно) в менее чем одной трети всех лучей;
- в) встречаются (единично, обильно) в более чем одной трети всех лучей.

¹ Не путать клетки луча с клетками эпителия горизонтальных смоляных ходов.

Примечание. Признак может регистрироваться у ядровых пород только в заболони, так как в ядре все или большинство клеток лучей обычно заполнены темноокрашенной смолой. Наличие в заболони таких клеток с темноокрашенным содержимым константно характерно для некоторых *Cupressaceae*, многих видов *Podocarpus* и *Araucaria*.

37. Встречаемость горизонтальных смоляных ходов:

- а) отсутствуют;
- б) встречаются только травматические горизонтальные смоляные ходы;
- в) встречаются нормальные горизонтальные смоляные ходы.

См. примечание к № 10.

38. Толщина стенок эпителия смоляных ходов:

- а) тонкие;
- б) толстые.

См. примечание к № 11.

39. Количество клеток эпителия в горизонтальных смоляных ходах (сосчитать число клеток).

Примечание. Как и у вертикальных смоляных ходов (см. примечание к № 12), количество клеток эпителия имеет важное диагностическое значение. У сосен, где их очень трудно сосчитать из-за тонких оболочек, обычно обрывающихся при изготовлении препаратов, число клеток эпителия горизонтальных смоляных ходов равно 6 или меньше. Это же количество клеток (на тангентальных срезах) характеризует собой, например, толстостенный эпителий горизонтальных смоляных ходов *Pseudotsuga*. У елей число клеток обычно бывает от 7 до 9, у лиственниц до 12 и более. Травматические смоляные ходы могут иметь гораздо больше клеток в эпителии — до 30.

40. Наличие тиллоидов в смоляных ходах:

- а) отсутствуют;
- б) редки;
- в) полностью закрывают некоторые смоляные ходы;
- г) полностью закрывают все смоляные ходы.

См. примечание к № 13.

41. Наличие кристаллов в трахеидах, клетках лучей и клетках древесной паренхимы:

- а) отсутствуют;
- б) редки (менее одного кристалла в каждом поле зрения; $\times 100$ —120);
- в) часты (один и более кристаллов в каждом поле зрения; $\times 100$ —120).

42. Встречаемость кристаллов в трахеидах, клетках лучей и клетках древесной паренхимы:

- а) только в трахеидах, только в клетках лучей, только в клетках древесной паренхимы;
- б) в двух или трех типах клеточных элементов;
- в) только в некоторых участках годичного кольца (каких?).

Примечание. Кристаллы в древесине хвойных относительно редки и встречаются преимущественно у *Pinaceae*. Они были отмечены в клетках лучей *Abies*, *Cedrus*, *Keteleeria*, *Picea* и *Pseudolarix*, а также в трахеидах *Pseudolarix*. Повидимому, они являются кристаллами щавелевокислого кальция и имеют главным образом форму кубов, октаэдров и прямоугольных призм.

Р а д и а л ь н ы й с р е з ¹

43. Встречаемость пор на стенках трахеид ранней древесины:

- а) редки;
- б) встречаются на стенках всех или почти всех трахеид;
 - б₁) преимущественно на концах трахеид;
 - б₂) преимущественно в средней части трахеид;
 - б₃) равномерно по всей длине трахеид.

П р и м е ч а н и е. Встречаемость пор на радиальных стенках трахеид летней древесины имеет некоторое диагностическое значение, но особенно важно при решении некоторых вопросов физиологии древесины и ее технологии (пропитка различными консервирующими или окрашивающими составами).

44. Расположение окаймленных пор на стенках трахеид ранней древесины:

- а) в одном вертикальном ряду в большем или меньшем количестве;
- б) в двух и более вертикальных рядах в супротивном расположении;
 - б₁) многорядная поровость по всей длине трахеиды, однородные поры редки или отсутствуют;
 - б₂) многорядная поровость перемежается с однорядной;
- в) в двух и более вертикальных рядах в очередном расположении.

П р и м е ч а н и е. Расположение пор (тип поровости) на радиальных стенках ранних трахеид хвойных является весьма важным признаком для систематики и филогении этой группы. Более или менее сомкнутые поры в очередном расположении, с шестиугольными окаймлениями характеризуют собой араукариевые (*Araucaria* и *Agathis*), а также цикадовые и кордаитовые и являются очень характерным признаком, сразу бросающимся в глаза при рассматривании препарата. У некоторых других хвойных, например у *Cedrus*, спорадически встречаются отдельные трахеиды, на стенках которых наблюдаются в несколько слоев (горизонтальных рядов) двурядные поры в более или менее отчетливом очередном расположении. Эти поры, однако, очень редко бывают сомкнуты, всегда сохраняют свое округлое очертание и без всякого труда могут быть отличены от пор араукариевого типа («араукариоидной поровости»), которые у *Araucariaceae* и кордаитовых наблюдаются у всех или почти у всех трахеид. Количество рядов пор на стенках трахеид может иметь (особенно для ископаемых деревьев) очень большое значение.

Поры в супротивном расположении в двух и более вертикальных рядах, причем эти ряды пор идут на значительном вертикальном протяжении (иногда по всей длине трахеид), встречаются главным образом в древесине представителей семейств *Pinaceae* и *Taxodiaceae*. Такой тип поровости характерен для зрелой древесины и очень редко наблюдается в молодой. В пределах этих двух семейств он имеет определенное диагностическое значение (например для разграничения некоторых видов *Larix* от некоторых видов *Picea*).

Небольшие группы (высотой в 2—3 слоя) супротивных пор, расположенных в 2—3 вертикальных ряда, отмечаются довольно часто у очень многих видов хвойных. Такая, более или менее случайная многорядная поровость не должна быть смешиваема с многорядной поровостью, покрывающей большую часть длины трахеиды, и ее следует отмечать особо.

45. Встречаемость пор на стенках трахеид поздней древесины:

- а) отсутствуют;
- б) редки;
- в) встречаются в большем или меньшем количестве (отметить) на стенках всех или почти всех трахеид.

¹ Радиальный срез является важнейшим для диагностики хвойных и поэтому на качество срезов должно быть обращено особое внимание.

Примечание. На радиальных стенках трахеид поздней древесины поры наблюдаются весьма редко. Наличие этих пор имеет безусловно значение для понимания особенностей водопроведения древесины. Что же касается их роли как диагностического признака, то она требует дальнейших наблюдений.

46. Встречаемость спиральных утолщений на стенках трахеид:
- а) отсутствуют;
 - б) встречаются только в ранней древесине;
 - в) встречаются только в поздней древесине;
 - г) встречаются только у некоторых трахеид;
 - д) встречаются у всех трахеид по всему годичному кольцу.

См. примечание к № 17.

47. Встречаемость каллитроидных утолщений на стенках трахеид:
- а) отсутствуют;
 - б) встречаются только в ранней древесине;
 - в) встречаются только в поздней древесине;
 - г) встречаются у некоторых трахеид и отсутствуют у других;
 - д) встречаются у всех трахеид по всему годичному кольцу.

См. примечание к № 18.

48. Встречаемость штриховатости клеточной оболочки трахеид:
- а) отсутствует;
 - б) встречается только в ранней древесине;
 - в) встречается только в поздней древесине;
 - г) встречается только у некоторых трахеид;
 - д) встречается у всех трахеид по всему годичному кольцу.

См. примечание к № 19.

49. Встречаемость красул в отдельных трахеидах:
- а) отсутствуют;
 - б) встречаются только в трахеидах ранней древесины;
 - в) встречаются только в трахеидах поздней древесины;
 - г) встречаются только у некоторых трахеид;
 - д) встречаются у всех трахеид по всему годичному кольцу.

50. Количество красул в отдельных трахеидах:

- а) не более 3;
- б) более 3 (сколько?).

См. примечание к № 21.

51. Тип красул:

- а) короткие, меньшие или равные диаметру окаймленной поры
- б) длинные, равные или почти равные диаметру трахеид.

См. примечание к № 21.

52. Встречаемость трабекул в отдельных трахеидах:

- а) отсутствуют;
- б) встречаются только в трахеидах ранней древесины;
- в) встречаются только в трахеидах поздней древесины;
- г) встречаются только у некоторых трахеид;
- д) встречаются у всех трахеид по всему годичному кольцу.

53. Количество трабекул в отдельных трахеидах:

- а) не более 1;
- б) 2 и больше (сколько?).

П р и м е ч а н и е к №№ 47 и 48. Так как трабекулы обычно расположены в тангентальном направлении, то на радиальном разрезе они заметны в разрезе (см. также примечание к № 24).

54. Форма очертаний окаймлений окаймленных пор трахеид:

- а) округлые;
- б) шестиугольные или несколько четырехугольные (у сомкнутых пор);
- в) более или менее значительно вытянутые в поперечном направлении.

См. примечание к № 23.

55. Наличие торуса в окаймленных порах трахеид:

- а) отсутствует;
- б) более или менее отчетливо выражен.

См. примечание к № 24.

56. Положение торуса окаймленных пор трахеид:

- а) расположен по середине камеры поры;
- б) сдвинут к внешнему отверстию канала поры;
 - б₁) все торусы трахеид поля зрения сдвинуты в одном направлении (к центру или к периферии ствола);
 - б₂) торусы трахеид поля зрения сдвинуты в обоих направлениях.

См. примечание к № 25.

57. Форма очертания торуса:

- а) округлый;
- б) зубчатый;
- в) иной.

См. примечание к № 26.

58. Встречаемость лучевых трахеид:

- а) отсутствуют;
- б) встречаются только в некоторых лучах (в виде отдельных клеток или более или менее непрерывным слоем — отметить);
- в) встречаются во всех или в большинстве лучей, в виде одного, двух, трех и более (отметить) краевых слоев или в отдельных средних слоях.

П р и м е ч а н и е. Лучевые трахеиды характеризуют почти все роды *Pinaceae*, кроме *Keteleeria*, *Pseudolarix* и *Abies*, у этого последнего рода они иногда наблюдаются в раневой древесине. Кроме *Pinaceae*, они до сих пор как более или менее постоянный признак были отмечены только у *Chamaecyparis nootkatensis*. Отдельные лучевые трахеиды часто наблюдаются у многих родов *Cupressaceae*, у *Sequoia* и *Sequoiadendron*.

Чтобы отличить лучевые трахеиды от обычных лучевых клеток, необходимо с достоверностью отметить в них окаймленные поры, предпочтительнее в разрезе.

59. Наличие зубчатых утолщений у лучевых трахеид:

- а) оболочки лучевых трахеид гладкие;
- б) оболочки лучевых трахеид со слабыми зубчатыми утолщениями или более или менее сильно волнистые;
- в) оболочки лучевых трахеид сильно зубчатые, зубчатые утолщения иногда сливающиеся.

Примечание. Сильнозубчатые лучевые трахеиды характерны для многих твердых сосен (подрод *Diploxylon* Коehnе); слабозубчатые лучевые трахеиды обычны для большинства елей и иногда наблюдаются у некоторых видов *Larix*.

Очень часто эти утолщения лучше развиты в поздней древесине и хуже в ранней.

60. Характер пор на поле перекреста:

- а) только оконцовые;
- б) только пицеоидные;
- в) только купрессоидные;
- г) только таксоидоидные;
- д) только пиноидные;
- е) поры различных (двух, трех — отметить) типов.

Примечание. Тип пор на полях перекреста является одним из основных (если не основным) диагностических признаков для древесины хвойных и при всех исследованиях с целями диагностики или систематики должен быть регистрируем особо тщательно. Оконцовые поры характерны для многих секций рода *Pinus* и для видов родов *Phyllocladus*, *Dacrydium*, *Sciadopitys* и *Podocarpus*.

Пицеоидные поры в самом типическом своем выражении свойственны *Picea*, *Larix*, *Pseudotsuga* и *Cephalotaxus*. В сочетании с порами других типов они встречаются также у некоторых видов *Araucaria*, *Cedrus* и *Podocarpus*. При отнесении пор на поле перекреста к этому типу нужно учитывать, что в «древесине сжатия» почти у всех хвойных на полях перекреста образуются поры, также имеющие пересекающиеся отверстия.

Купрессоидные поры характеризуют собой почти все *Cupressaceae* (кроме *Thuja*) и встречаются также у некоторых *Taxodiaceae* (*Taiwania* и *Taxodium*), араукариевых, видов *Podocarpus*, *Taxus* и изредка у *Cedrus* и *Tsuga*. Количество и расположение этих пор может быть различным у разных видов.

Таксоидоидные поры встречаются у большинства *Taxodiaceae*, многих *Podocarpaceae*, *Abies*, *Cedrus* и *Thuja*, часто в сочетании с порами других типов (преимущественно с купрессоидными порами).

Пиноидные поры характеризуют собой многие сосны.

61. Количество и расположение пор на поле перекреста:

- а) число пор (от — до) на поле перекреста;
- б) поры расположены в беспорядке;
- в) поры расположены в горизонтальных рядах (скольких?);
- г) в каждом поле перекреста поры одинакового (не одинакового) размера;
- д) в некоторых слоях (каких и скольких?) на полях перекреста поры отсутствуют.

Примечание. Как и тип пор, этот признак имеет весьма существенное диагностическое значение.

62. Наличие индентур:

- а) отсутствуют;
- б) плохо выражены;
- в) отчетливо выражены.

Примечание. Наличие индентур во многих случаях является важным признаком при определении древесины хвойных. Они были отмечены у отдельных родов и видов во всех семействах хвойных, кроме *Araucariaceae*. Среди сосновых они плохо выражены или отсутствуют у *Cedrus*, *Keteleeria* и *Pinus* и более или менее отчетливы у представителей других родов. Особое значение они имеют при определении представителей семейств *Cupressaceae* и *Taxodiaceae*.

63. Толщина горизонтальных и поперечных (тангентальных) стенок лучевых клеток:

- а) тонкие;
- б) толстые.

Примечание. Горизонтальные и поперечные стенки клеток лучей не всегда одинаковой толщины и обычно поперечные стенки значительно тоньше горизонтальных. Сравнительная толщина горизонтальных стенок лучей определяется в ранней древесине, причем стенка клетки луча считается тонкой, если она тоньше стенок прилегающих к лучу трахеид. Толщина поперечных стенок клеток лучей определяется по толщине горизонтальных стенок.

Тонкие горизонтальные стенки характерны для *Araucariaceae*, большинства *Podocarpaceae*, некоторых *Cupressaceae*, *Pinus* (сем. *Pinaceae*) и *Sciadopitys* (сем. *Taxodiaceae*). Таким образом, этот признак часто имеет существенное диагностическое значение.

64. Наличие поровости горизонтальных стенок лучевых клеток:

- а) отсутствует;
- б) редкая;
- в) обильная.

Примечание. Наблюдение над этим признаком удобнее вести в поздней древесине, так как в этой части годичного кольца он лучше развит. Этот признак имеет определенное диагностическое значение. Отсутствие поровости на горизонтальных стенках характеризует лучи почти всех *Podocarpaceae*, *Araucariaceae* и некоторых других видов хвойных. Сильно пористые горизонтальные стенки лучей характерны для большинства видов подсемейства *Abietoideae* (сем. *Pinaceae*).

65. Наличие поровости поперечных (тангентальных) стенок лучевых клеток:

- а) отсутствует;
- б) редкая;
- в) обильная.

Примечание. Сильно пористые тангентальные стенки имеют такой же узловатый вид, как и пористые поперечные стенки клеток древесной паренхимы (см. № 27). Признак этот иногда имеет диагностическое значение.

66. Наличие кристаллов в трахеидах, клетках лучей и клетках древесной паренхимы:

- а) отсутствуют;
- б) редки (менее одного кристалла в каждом поле зрения; $\times 100$ —120);
- в) часты (один и более кристаллов в каждом поле зрения; $\times 100$ —120).

67. Встречаемость кристаллов:

- а) только в трахеидах, только в клетках лучей, только в клетках древесной паренхимы;
- б) в двух или трех типах клеточных элементов;
- в) только в некоторых участках (каких?).

См. примечание к № 38.

М а ц е р а ц и я ¹

68. Окончания трахеид ранней древесины:

- а) гладкие;
- б) слабо зазубренные или волнистые;
- в) сильно зазубренные, штыкообразные или вильчатые.

¹ При наличии удовлетворительных продольных срезов изучение мацерированного материала может дать мало новых данных; однако, если по тем или иным причинам получение продольных срезов невозможно или затруднительно, многие вопросы, указанные для описания тангентального и радиального срезов, могут быть с успехом разрешены при тщательном рассмотрении препаратов с мацерированной древесиной.

П р и м е ч а н и е. Характер окончания волокон лиственных пород имеет некоторое диагностическое значение; у хвойных этот признак прослежен плохо. Возможно, что тот или иной тип окончания волокон в какой-то мере влияет на некоторые механические свойства древесины.

69. Окончания трахеид поздней древесины:

- а) гладкие;
- б) слабо зазубренные или волнистые;
- в) сильно зазубренные, штыкообразные или вильчатые.

См. примечание к предыдущему вопросу.

70. Распределение пор по длине трахеид (отдельно в ранней и в поздней древесине):

- а) преимущественно по концам трахеид;
- б) преимущественно в средней части трахеид;
- в) по всей длине трахеид.

См. примечание к № 39.

Образец описания древесины хвойных пород

Т и с с (*Taxus* L.)

Древесина ядровая; заболонь узкая, белая или желтовато-белая; ядро коричнево-красное, блестящее; лучи многочисленные, узкие, волнистые, простым глазом не заметные. Годичные кольца извилистые, узкие, хорошо видимые на всех разрезах.

Древесина состоит из трахеид и лучевой паренхимы; тяжевая паренхима и смоляные ходы отсутствуют.

Трахеиды средней длины (2.2—3.1 мм),¹ с округленными вытянутыми гладкими окончаниями и с отчетливо и равномерно расположенными спиральными утолщениями, идущими по всей длине трахеиды справа налево. Трахеиды ранней древесины тонкостенные (толщина оболочек 5 μ), с крупной округлой полостью (средний диаметр просвета 12—18 μ); на их радиальных оболочках расположены в один ряд крупные округлые окаймленные поры (диаметр окаймления 10—12 μ), с отчетливо выраженным округлым внутренним отверстием. Трахеиды поздней древесины толстостенные (толщина оболочек 7—8 μ), с узкой щелевидной полостью (тангентальная ширина полости 4—8 μ); овально-удлиненные или эллиптические окаймленные поры у них расположены на тангентальных стенках.

Кольца прироста отчетливо выражены, с постепенным переходом от ранней древесины к поздней. Ширина ранней древесины превышает ширину поздней в 2—3 раза. Сечение трахеид в ранней древесине округло-четыреугольное, в поздней — несколько сплюснутое в тангентальном направлении.

Сердцевинные лучи в большинстве однорядные, но иногда встречаются лучи с одним двурядным слоем. Лучи высотой в 1—20 клеток, ширина лучей составляет 10—12 μ . На тангентальном срезе клетки лучей округло-продолговатые, часто заполненные смолой. Лучи удалены друг от друга на расстояние в 2—20 трахеид.

¹ Стандартные обозначения размеров элементов, приведенные в последнем разделе четвертой главы, для хвойных не применимы. Здесь длина трахеид рассматривается как «средняя» более или менее условно, на основании данных первого раздела следующей главы.

На радиальных стенках клеток лучей на полях перекреста с ранними трахеидами встречаются по 1—3 округлые с косо расположенным отверстием купрессовидные поры, по направлению к поздней древесине постепенно переходящие в косые щелевидные поры. Горизонтальные стенки клеток луча снабжены редкими простыми порами; тангентальные стенки гладкие, прямые или косые, обычно с более или менее отчетливо выраженными идентурами.

По признакам строения древесины отдельные виды тисса друг от друга не отличаются.

Схема описания древесины лиственных пород¹

П о п е р е ч н ы й с р е з

1. Выраженность годовичных колец (колец прироста):

- а) отчетливо;
- б) неясно;
- в) некоторые кольца хорошо, некоторые неясно;
- г) отсутствуют.

П р и м е ч а н и е. Выраженность годовичных слоев неодинакова даже у лиственных пород умеренных широт, среди которых все же большее число родов и видов имеет хорошо различимые годовичные кольца. Неясно выраженные годовичные кольца встречаются, например, у тополей, где иногда только очень детальное рассмотрение среза позволяет усмотреть границу годовичного кольца. У тропических пород, напротив, отсутствие отчетливо ограниченных колец прироста наблюдается довольно часто. Признак этот подвержен некоторым колебаниям у одного и того же вида и даже у одного и того же образца, в зависимости, повидимому, от условий образования поздней древесины.

В некоторых случаях в древесине могут быть встречены ложные годовичные кольца; распознавание их большей частью не представляет особого труда, так как граница этих ложных колец обычно прерывается и не характеризуется наличием полосы более или менее сплюснутых в радиальном направлении элементов, которая характерна преимущественно для поздней границы годовичного слоя нормальных колец.

2. Выраженность кольца просветов:

- а) выражено отчетливо (см. №№ 3—6);
- б) имеется более или менее отчетливая тенденция к кольцесосудистости (см. № 9);
- в) древесина не кольцесосудистая (см. №№ 7—9).

П р и м е ч а н и е. Расположение сосудов в толще древесины, рассматриваемое на поперечном срезе, является одним из наиболее важных диагностических признаков для древесины двудольных. В основном все типы расположения сосудов могут быть сведены к двум: организованному, когда просветы на поперечном срезе образуют сравнительно четкий, из года в год повторяющийся рисунок, в той или иной степени тождественный у разных экземпляров одного и того же вида, и диффузному, когда просветы рассеяны в беспорядке по всей толще слоя. Кольцесосудистость — один из наиболее частых типов рисунка сосудов, имеющих, пожалуй (см. примечание к №№ 3 и 4), наиболее широкое распространение. Поэтому описание поперечного среза древесины лиственных уместно начинать с установления наличия этого признака. Необходимо при этом учитывать, что некольцесосудистая древесина не обязательно является рассеяннососудистой, так как имеется ряд некольцесосудистых древесин с определенным, иногда вполне отчетливым рисунком (см. примечание к № 7).

¹ Настоящее описание рассчитано на то, что в распоряжении исследователя имеются все три среза. Поэтому ряд признаков (как, например, рядность лучей, наличие горизонтальных камедных ходов), которые могут быть замечены на поперечном срезе, но лучше (или точнее) усматриваются на тангентальном или радиальном, при описании поперечного среза опущены и приведены ниже.

3. Ширина кольца просветов (только для кольцесосудистых древесин):
 - а) узкое, из одного слоя просветов;
 - б) широкое, из двух, трех и более (сколько?) слоев просветов.
4. Плотность кольца просветов (только для кольцесосудистых древесин):
 - а) кольцо просвета плотное, просветы сомкнутые или почти сомкнутые;
 - б) просветы сомкнуты только у самой ранней границы годичного слоя, а затем расположены более или менее рыхло;
 - в) кольцо просвета полностью рыхлое, просветы расположены на более или менее значительном расстоянии (указать) и отделены друг от друга волокнами либриформа, волокнистыми трахеидами, сосудистыми трахеидами, паренхимой (указать).

Примечание к №№ 3 и 4. Расположение крупных просветов у границы годичного слоя в виде определенной полосы, отличающейся от остальных участков годичного кольца, составляет довольно частую особенность древесины древесных пород, произрастающих в умеренных широтах северного полушария. Как показали очень обширные наблюдения, этот признак имеет определенное географическое распространение и не встречается в древесине древесных пород южного полушария. Отсутствие его в тропиках (как южного, так и северного полушария) не вызывает удивления, так как большей частью тропические древесные породы образуют плохо выраженные слои прироста или не образуют их вовсе, но отсутствие этого типа распределения сосудов в умеренных широтах южного полушария до сих пор не получило рационального объяснения.

Всего до настоящего времени этот признак был выявлен в более или менее четком виде у 53 семейств, причем у 34 семейств он распространен широко, а в 19 семействах встречается только у некоторых родов и видов. Приводим здесь эти два списка.

Список семейств, у которых обычна кольцесосудистость

<i>Anacardiaceae</i>	<i>Juglandaceae</i>
<i>Araliaceae</i>	<i>Malvaceae</i>
<i>Boraginaceae</i>	<i>Moraceae</i>
<i>Caesalpiniaceae</i>	<i>Oleaceae</i>
<i>Calycanthaceae</i>	<i>Papilionaceae</i>
<i>Caprifoliaceae</i>	<i>Polygonaceae</i>
<i>Celastraceae</i>	<i>Ranunculaceae</i>
<i>Compositae</i>	<i>Rhamnaceae</i>
<i>Crossosomataceae</i>	<i>Rosaceae</i> s. l.
<i>Dilleniaceae</i>	<i>Rutaceae</i>
<i>Elaeagnaceae</i>	<i>Santalaceae</i>
<i>Ericaceae</i>	<i>Sapindaceae</i>
<i>Fagaceae</i>	<i>Simaroubaceae</i>
<i>Fouquieriaceae</i>	<i>Tamaricaceae</i>
<i>Geraniaceae</i>	<i>Ulmaceae</i>
<i>Grossulariaceae</i>	<i>Verbenaceae</i>
<i>Hydrangeaceae</i>	

Список семейств, у ряда представителей которых отмечена кольцесосудистость

<i>Annonaceae</i>	<i>Lauraceae</i>
<i>Aquifoliaceae</i>	<i>Lythraceae</i>
<i>Aristolochiaceae</i>	<i>Malpighiaceae</i>
<i>Asclepiadaceae</i>	<i>Meliaceae</i>
<i>Berberidaceae</i>	<i>Proteaceae</i>
<i>Bignoniaceae</i>	<i>Rubiaceae</i>
<i>Cneoraceae</i>	<i>Solanaceae</i>
<i>Combretaceae</i>	<i>Sterculiaceae</i>
<i>Coriariaceae</i>	<i>Vitaceae</i>
<i>Euphorbiaceae—Crotonoideae</i>	

Сосредоточение большей части водопроводящих путей в начале годичного слоя, повидимому, целесообразно в физиологическом отношении, так как с начала же вегетации позволяет дереву иметь в своем распоряжении значительную активную водоносную ткань. Наблюдения, относящиеся еще ко второй половине XIX столетия, о связи между кольцесосудистостью и быстрым и одновременным распусканием листьев на дереве были проведены на небольшом количестве объектов и до настоящего времени остаются мало достоверными, хотя установление этой зависимости представляет бесспорный интерес.

Строение кольца просветов может быть самым различным, и эти различия сплошь и рядом имеют большое значение для исследования древесины. Кольцо просветов может быть константно либо очень узким, составленным из одного слоя соприкасающихся или, напротив, более или менее значительно отдаленных друг от друга крупных просветов или же широким, составленным из двух, трех и более слоев крупных просветов; могут варьировать и размер просветов в пределах кольца просветов и соотношение в нем мелких и крупных просветов.

Должен быть фиксирован также и состав клеточных элементов в пределах кольца просветов — он может не отличаться от состава поздней древесины или же в нем могут преобладать те элементы, которые в поздней древесине встречаются в незначительном количестве, например паренхима; в других случаях в поздней древесине могут быть одни элементы (например волокна либриформа), а в кольце просветов другие, например сосудистые трахеиды. Эти отличия лучше выявляются в древесине с рыхлым кольцом просветов, так как при плотном расположении просветов остальные клеточные элементы обычно сравнительно редки.

Все эти различия в большинстве случаев имеют определенное диагностическое значение, так как постоянно характеризуют определенные виды и роды; иногда они важны для установления экологических особенностей отдельных деревьев, из которых был взят образец, или метеорологических условий, в которых образовались отдельные годичные слои.

Следует обращать особое внимание на связь между шириной годичного слоя и характером перехода от ранней древесины к поздней. Обычной реакцией на уменьшение ширины годичного слоя у кольцесосудистых пород является почти полное выпадение поздней древесины; в таком случае годичные слои состоят почти целиком из кольца просветов.

5. Характер перехода от кольца просветов к поздней древесине (только для кольцесосудистых пород):

- а) резкий; просветы промежуточных размеров отсутствуют или редки;
- б) более или менее постепенный; просветы поздней древесины, прилегающие к кольцу, близки по размерам к просветам кольца;
- в) в некоторых годичных кольцах (или во всех) кольцо просветов занимает всю ширину годичного кольца.

6. Распределение просветов в поздней древесине кольцесосудистых пород:

- а) разбросаны в беспорядке; одиночные и (или) в цепочках, и (или) в группах;
- б) образуют определенный рисунок (какой?).

Примечание к №№ 5 и 6. Характер перехода от ранней древесины (кольца просветов) к поздней у различных кольцесосудистых пород может быть весьма различен. У некоторых пород он, как правило, постепенен, последние сосуды кольца просветов почти не отличаются по сечению от первых сосудов поздней древесины. В других, напротив, более или менее резок, причем или все просветы поздней древесины могут быть меньше просветов кольца, или же просветы поздней древесины, в начале мало отличаясь по размерам от последних просветов кольца, резко уменьшаются в количестве. В этих последних случаях они могут быть или рассеяны в беспорядке в поздней древесине или же сгруппированы в определенные островки, полосы, «пламя», дендриты и т. д.

Этот рисунок сосудов поздней древесины кольцесосудистых пород во многих случаях весьма характерен и имеет первостепенное диагностическое значение. В принципе можно различать три типа расположения просветов в толще годичного слоя (или, в случае кольцесосудистых пород, в толще поздней древесины): радиальное, тангентальное (ульмоидное) и рамноидное. Радиальный тип характеризуется тем,

что просветы расположены в виде радиальных, часто несколько изгибающихся или ветвящихся полосок, четко отграниченных друг от друга участками совершенно лишенных или почти лишенных сосудов. Такие полоски суживаются или распираются по направлению к поздней границе. Этот тип просветов, как указывалось выше, носит название «пламя» или «дендриты»;¹ последнее в том случае, если полоски более или менее значительно ветвятся.

Среди кольцесосудистых пород такой тип рисунка сосудов в поздней древесине свойствен большинству видов дубов, каштанов и некоторым видам близких родов (*Lithocarpus*, *Castanopsis*). Однако он встречается и у многих других растений (виды *Fremontia* из сем. *Sterculiaceae*, *Ehretia* из сем. *Boraginaceae*, *Leitneria* из сем. *Leitneriaceae*, *Calycanthus* из сем. *Calycanthaceae*, *Myoschilus* из сем. *Santalaceae* и некоторых других).

Ульмовидному типу рисунка, напротив, свойственно тангентальное направление полос просветов, обычно при этом более или менее волнистых и иногда анастомозирующих. Помимо видов рода *Ulmus* и близких родов семейства ильмовых (*Zelcova*, *Celtis* и некоторые другие), этот тип расположения сосудов среди кольцесосудистых пород характерен для многих бобовых (*Gleditsia*, *Cercis*, *Gorliea*, *Dalea* и др.), бигнониевых (*Chilopsis*, *Catalpa*), вербеновых (*Vitex*, *Aegiphila*, *Citharexylum*), пасленовых (*Lycium*, *Grabowskia*), барбарисовых (*Berberis*) и др.

Рамноидный тип рисунка сосудов, представляющий собой соединение радиального типа с тангентальным, насколько нам известно, у кольцесосудистых древесин не встречается и характерен для некоторых некольцесосудистых древесин с рисунком (см. примечание к № 7).

Словесное описание всякого более или менее сложного рисунка сосудов всегда лучше дополнять зарисовкой, обычно более ясно передающей особенности в распределении просветов в толще годичного слоя. Следует иметь в виду, что если некоторые особенности в рисунке могут иметь реальное значение для диагностики (например для различения отдельных секций дубов) или в других исследованиях, то детализация сплошь и рядом оказывается излишней или даже вредной, так как указывает на отличия там, где их нет. Поэтому для определения типа рисунка сосудов у данного вида или образца (или даже в зависимости от цели, преследуемой описанием одного годичного слоя) необходимо просмотреть достаточно большое количество препаратов. Рисунок древесины — весьма варьирующий признак, хотя значение его для диагностики бесспорно.

Особое внимание должно быть обращено на изменения в рисунке сосудов в зависимости от изменений в ширине годичного кольца, главным образом его сужения, связанного с угнетением роста. Как правило, наиболее типичный рисунок образуется в оптимальных условиях роста, при максимальной ширине кольца. Изменение рисунка в узких кольцах представляет значительный интерес не только при технологических и экологических исследованиях, но и для диагностики, так как для многих видов характерен определенный тип изменения рисунка в связи с уменьшением ширины кольца.

7. Распределение просветов в толще древесины (только для некольцесосудистых древесин):

- а) древесина с определенным рисунком (каким?);
- б) древесина рассеяннососудистая, просветы разбросаны в толще слоя прироста (для тропических пород в толще древесины) в беспорядке, в своем расположении на поперечном сечении не образуя никакого рисунка.

Примечание. Рисунок сосудов у некольцесосудистых древесин включает все те типы, которые наблюдаются в поздней древесине некоторых кольцесосудистых древесин (см. примечание к №№ 5 и 6). В целом такая тенденция к определенной закономерной группировке просветов (у некольцесосудистых пород — во всей толще слоя у кольцесосудистых — в поздней древесине) относительно редка и до настоящего времени была зарегистрирована только у представителей следующих 22 семейств:

Annonaceae
Araliaceae

Asclepiadaceae
Berberidaceae

¹ Термин «дендриты» для обозначения рисунка сосудов древесины употреблялся в самом различном смысле, преимущественно для обозначения любых более или менее волнистых линий, видимых в лупу на поперечном срезе.

Boraginaceae
Caesalpiniaceae
Calycanthaceae
Cneoraceae
Fagaceae
Leitneriaceae
Loganiaceae
Melastomaceae
Moraceae

Oleaceae
Papilionaceae
Rhamnaceae
Rosaceae
Rutaceae
Sapotaceae
Solanaceae
Thymelaeaceae
Ulmaceae

Как показывает сравнение настоящего списка со списком семейств, представители которых характеризуются кольцесосудистостью (см. выше), 21 семейство этого списка имеет также представителей с кольцесосудистой древесиной и только в семействе *Melastomaceae*, где некоторые виды характеризуются организованным распределением сосудов в древесине (например виды *Memecylon* и *Rhyncanthera* с тангентальным расположением просветов и *Mouriria* с радиальным), кольцесосудистость не отмечена вовсе. Это совпадение представляется знаменательным и свидетельствует о том, что тенденция к организованному распределению сосудов сказывается даже тогда, когда по тем или иным причинам группировка сосудов в начале слоя прироста оказывается для растения излившейся. Во многих семействах, например у *Ulmaceae*, у большинства представителей оба признака совмещены, т. е. все кольцесосудистые виды имеют в поздней древесине определенное распределение сосудов и нет видов, которые характеризовались бы только рисунком, не образуя при этом кольца просветов; некольцесосудистые виды в этом семействе имеют рассеяннососудистую древесину. В других семействах, например *Rhamnaceae*, напротив, некоторые виды имеют кольцесосудистую древесину с рассеянным расположением просветов поздней древесины, другие — некольцесосудистую древесину с рисунком (все виды *Rhamnus* s. str.), наконец, третьи — кольцесосудистую древесину с рисунком просветов в поздней древесине.

При описании рисунка сосудов, как и при описании кольцесосудистых древесины, следует обращать большое внимание на изменение рисунка в связи с изменением ширины годичного кольца. Словесное описание и в этих случаях всегда лучше сопровождать зарисовками.

Во многих рассеяннососудистых древесинах поверхностное наблюдение показывает в группировке сосудов определенные линии или полосы, в какой-то мере создающие впечатление рисунка. Такой рисунок сосудов некоторые авторы хотели видеть в древесине бука, ореха и т. д. Эти группировки сосудов, однако, большей частью совершенно случайны и не отражают каких-либо реальных закономерностей.

8. Группировка просветов у рассеяннососудистых древесины:

- а) большинство просветов одиночные, изредка встречаются парные;
- б) просветы одиночные и в группах; группы по преимуществу из стольких-то просветов;
- в) просветы в группах (из стольких-то просветов), в цепочках (из стольких-то просветов) и одиночные;
- г) просветы преимущественно или исключительно в группах, группы главным образом из стольких-то просветов; одиночные просветы и (или) просветы в цепочках вовсе не встречаются или встречаются как исключение;
- д) просветы преимущественно или исключительно в цепочках, цепочки главным образом из стольких-то просветов; одиночные просветы и (или) просветы в группах вовсе не встречаются или встречаются как исключение.

П р и м е ч а н и е. Группировка сосудов в толще древесины имеет весьма важное значение не только для целей диагностики, но и при многих других исследованиях древесины.

Только одиночные сосуды никогда не встречаются в древесине, так как прилегание одного сосуда к другому всегда дает на поперечном срезе впечатление двух просветов, обычно тесно соприкасающихся друг с другом своими тангентальными стенками. Если не учитывать такие сомкнутые просветы, то одиночные сосуды константно характеризуют собой многие роды и даже семейства. У *Hippocrateaceae*, *Polygalaceae*, *Zygophyllaceae*, *Myrtaceae*, *Rutaceae* и некоторых других почти все виды характеризуются древесиной с одиночными сосудами, в других семействах (*Rosaceae*, *Ericaceae*,

Celastraceae и др.) эта группировка сосудов обычна у многих родов; наконец, некоторые роды постоянно характеризуются этим признаком, хотя близкие к ним роды могут иметь и иное расположение просветов.

Наиболее обычным типом распределения сосудов все же является совместное присутствие одиночных просветов и просветов в группах; группировка просветов в более или менее длинные цепочки также может быть весьма характерна. Она свойственна, например, всем представителям семейства *Betulaceae* и отчасти *Fagaceae*, представителям семейства *Asceraceae* и очень многим отдельным родам.

При более или менее детальном описании древесины необходимо указывать на наиболее часто встречающееся и максимальное количество просветов в цепочках и группах, так как эти величины часто постоянны для отдельных видов, секций или подродов. Вообще говоря, описание группировки сосудов в древесине желательно сопровождать количественными определениями, основанными на точных измерениях, как это указано в главе о методике измерений.

Иногда в толще годичного слоя рассеяннососудистых пород наблюдается скопление или, напротив, слабое развитие сосудов, подходящих более или менее заметно выраженной полосой, обычно параллельной границе годичного слоя. Такие полосы, встречающиеся в одном и том же образце в отдельных годичных слоях и отсутствующие в других, отмечались, например, в древесине ив и тополей. Вероятна связь их с условиями водоснабжения дерева или же с поражением кроны болезнями, вредителями или иными агентами. Ввиду того, что до сих пор нет точных исследований о связи между образованием сосудов и поступлением воды и транспирацией дерева, фиксация таких особенностей в распределении сосудов весьма желательна.

9. Переход от ранней древесины к поздней (у некольцесосудистых древесины):

- а) резкий, создающий впечатление кольцесосудистости;
- б) более или менее резкий, существует значительная разница между размером и (или) количеством просветов в ранней и поздней древесине (но впечатления кольцесосудистости нет);
- в) постепенный, просветы незначительно уменьшаются в величине и количестве по направлению к внешней границе годичного слоя;
- г) совершенно не заметный, нет или почти нет различий в величине и количестве просветов по всей ширине кольца прироста;
- д) древесина лишена колец прироста, все просветы более или менее одинаковы по величине или более мелкие просветы расположены рядом с более крупными в беспорядке.

Примечание. Тенденция к кольцесосудистости, т. е. более или менее отчетливое различие в размерах и (или) количестве между просветами в ранней и в поздней древесине, встречается у многих древесин как в тех семействах, где другие представители обладают отчетливо выраженной кольцесосудистостью (см. списки в примечании к №№ 3 и 4), так и во многих других. Наиболее часто и наиболее отчетливо этот признак отмечен в следующих 34 семействах, где типическая кольцесосудистость обычно не встречается:

Acanthaceae
Alangiaceae
Apocynaceae
Cactaceae
Chenopodiaceae
Cistaceae
Connaraceae
Cornaceae
Corylaceae
Cunoniaceae
Ebenaceae
Elaeocarpaceae
Empetraceae
Escalloniaceae
Eucommiaceae
Eucryphiaceae
Hydrophyllaceae

Labiatae
Leitneriaceae
Loganiaceae
Mimosaceae
Myricaceae
Myrsinaceae
Papaveraceae
Passifloraceae
Sapotaceae
Scrophulariaceae
Staphyleaceae
Styracaceae
Theaceae
Thymelaeaceae
Tiliaceae
Violaceae
Zygophyllaceae

Признак этот — тенденция к кольцесосудистости всегда в известной степени варьирует и установление его в определенной мере может быть субъективным. Кроме того, он не является постоянным и для одного и того же вида отмечается у одних образцов и отсутствует у других (например у *Eucommia ulmoides*, некоторые стволы которой имеют отчетливую тенденцию к кольцесосудистости, а другие типично рассеянносудисты). Все же фиксация его представляет известный интерес как для познания особенностей экологии дерева, так и для диагностических целей.

Для большинства пород умеренных широт и многих субтропических и даже тропических растений наиболее обычным случаем является более или менее постепенный переход от крупных и многочисленных просветов ранней древесины к более мелким и более редким просветам поздней древесины, количество которых и особенно размер достигают минимума у внешней границы годичного слоя. Иногда максимальный размер или максимальное количество просветов наблюдается не у самой внутренней границы годичного слоя, а в первой трети или даже в середине годичного слоя. Такие случаи должны отмечаться в описании, так как они могут быть в какой-то мере характерны для некоторых древесных пород и, кроме того, вероятно связаны с особенностями развития дерева в том или ином году. Степень уменьшения размеров просветов или их количества на протяжении годичного слоя, которая у разных пород часто совершенно различна, варьирует также иногда у разных образцов одного и того же вида и обычно связана с изменением ширины годичного кольца. Часто в узких кольцах выпадает поздняя древесина и все кольцо равномерно заполнено многочисленными крупными просветами.

Отсутствие различий в величине и количестве просветов между ранней и поздней древесиной — признак многих пород субтропической и тропической зон, и у пород умеренных широт встречается относительно очень редко.

10. Форма очертания просветов (у большинства просветов):

- а) округлые;
- б) овальные (радиально вытянутые, тангентально вытянутые);
- в) угловатые.

Примечание. Этому признаку придается определенное филогенетическое значение; кроме того, он может играть роль и в диагностике. Разумеется, очертание просветов должно быть устанавливаемо у одиночных просветов, так как просветы в цепочках и в группах большей частью имеют сплюснутые очертания, определяющиеся скорее положением просвета в цепочке или в группе. Угловатость очертания просвета (точнее — полигональное сечение сосуда) часто выявляется вполне отчетливо, хотя возможны и промежуточные формы между угловатым и округлым или овальным очертанием просвета. Угловатость очертания встречается реже, чем округлое (или овальное) сечение, но отмечено все же во многих семействах.

11. Распределение древесной паренхимы:

- а) отсутствует;
- б) диффузная, редкая;
- в) диффузная, обильная;
- г) терминальная (только терминальная или ассоциирована с одним или несколькими типами распределения паренхимы);
- д) инициальная (только инициальная или ассоциирована с одним или несколькими типами распределения паренхимы);
- е) узкая метатрахеальная (указать число клеток в цепочках, их направление, встречаемость одно-, дву- и более слойных цепочек и т. д., а также ассоциированность этого типа распределения паренхимы с другими);
- ж) широкая метатрахеальная, фикусного типа (указать число слоев клеток древесной паренхимы в каждой полосе, примерное число слоев древесных волокон, отделяющих одну полосу от другой, направление и протяженность полос, различия в толщине оболочек и степени их одревеснения между клетками древесной паренхимы в полосах и в ином распределении, если последняя имеется, и т. д.);

- з) скудная вазикентричная [указать, образует ли паренхима хотя бы изредка сплошную однослойную обкладку вокруг сосудов или всегда только группируется около них в виде отдельных клеток — в последнем случае, в каком (в среднем) числе — и преимущественно у каких — тангентальных или радиальных — стенок сосуда; встречается ли вазикентричная паренхима вокруг сосудов всех типов и в одинаковом ли обилии, ассоциирована ли она с другими типами распределения паренхимы];
- и) обильная вазикентричная [указать, встречаются ли дву-, трех- (и более) слойные обкладки паренхимы вокруг сосудов или же все сосуды имеют одну сплошную, но однослойную обкладку; встречается ли вазикентричная паренхима в равном обилии у сосудов разных типов и где преобладает или отсутствует, ассоциирована с другими типами распределения древесной паренхимы и т. д.];
- к) крыловидная (указать, во всех ли частях годичного слоя и у всех ли сосудов древесная паренхима крыловидна, какова средняя и максимальная длина в числе клеток «крыльев», какова слойность обкладки паренхимы у тангентальных стенок сосудов, ассоциирована ли крыловидная паренхима с другими типами распределения древесной паренхимы и т. д.);
- л) сомкнуто-крыловидная (указать, во всех ли частях годичного слоя и у всех ли сосудов древесная паренхима сомкнуто-крыловидна, какова средняя ширина полос, соединяющих отдельные сосуды, суживаются ли эти полосы в своей средней части, сколько сосудов или групп сосудов захватывает одна полоса и т. д.; обратить особое внимание на распределение сомкнуто-крыловидной паренхимы в поздней древесине, чтобы не спутать ее с терминальной паренхимой);
- м) встречаются островки и (или) полосы тонкостенной слабодревесневшей или недревесневшей (указать) паренхимой ткани (указать протяженность полос или островков, размер слагающих их клеток, наличие содержимого, ассоциированность их с древесной паренхимой обычного типа и в случае, если это последнее имеет место, то на соотношение размеров клеток у обоих типов паренхимы).

Примечание. Распределение древесной паренхимы имеет весьма существенное диагностическое значение и может быть использовано при исследованиях в области филогенетической анатомии. Поэтому следует тщательно фиксировать все особенности в ее распространении. Однако древесная паренхима, несущая важную физиологическую функцию отложения запасных веществ, должна играть определенную роль в общей физиологии дерева. Ее роль в этом отношении, как это ни странно, известна значительно меньше; накопление любых наблюдений о связи между распределением и обилием паренхимы и физиологическими и экологическими особенностями той или иной древесной породы весьма желательно.

12. Состав древесной паренхимы (заполняется на основе просмотра поперечного, радиального и тангентального срезов):

- а) вся паренхима состоит из тяжевой древесной паренхимы;
- б) вся паренхима состоит из веретеновидной древесной паренхимы;
- в) некоторая часть паренхимы (указать, в каком именно распределении) состоит из тяжевой, а некоторая часть из веретеновидной древесной паренхимы.

Примечание. Вопрос этот один из наименее изученных в анатомии растений. Хотя о существовании древесной паренхимы, по крайней мере в двух модифика-

циях, известно около 100 лет, до сих пор накоплено очень мало данных об участии этих двух типов в сложении паренхимной системы древесины. Безусловно, тяжевая паренхима представляет собой наиболее обычный и наиболее широко распространенный тип паренхимы. Но, например, у некоторых видов кленов, если диффузная паренхима в толще годичного слоя представлена исключительно (или почти исключительно?) тяжелой паренхимой, то терминальная паренхима составлена только из полоски веретеновидной паренхимы. Накоплению такого рода наблюдений препятствовала до сих пор трудность выявления как на поперечном, так и на продольном срезах веретеновидной паренхимы. Однако надо думать, что эти наблюдения могут представить значительный интерес как для целей диагностики, позволяя получить ряд новых признаков, так и для познания истории возникновения у двудольных веретеновидной паренхимы — истории все еще в достаточной степени неясной.

Установление участия одного из двух клеточных типов паренхимы в различных типах ее распределения не может быть сделано путем просмотра только поперечного или только продольного срезов. Необходимо тщательно сопоставлять все три среза, чтобы, во-первых, установить наличие веретеновидной паренхимы (тяжевая паренхима обычно устанавливается без труда) и, во-вторых, отнести ее к тому из типов распределения, который был выявлен на поперечном срезе.

13. Толщина оболочек клеток древесной паренхимы:

- а) не отличаются по толщине от оболочек основной массы волокон;
- б) несколько тоньше оболочек основной массы волокон;
- в) очень тонкостенны и резко отличаются от оболочек основной массы волокон.

П р и м е ч а н и е. Установление этого признака имеет не только диагностическое значение (например для некоторых видов рода *Ficus*), но может помочь, особенно для тропических пород, оценить технические свойства древесины в тех случаях, когда древесная паренхима занимает относительно значительный объем.

14. Содержимое клеток древесной паренхимы:

- а) все или большинство клеток лишены содержимого;
- б) все или большинство клеток содержат крахмал или иные пластические вещества;
- в) все или большинство клеток содержат ядровые или раневые вещества.

П р и м е ч а н и е к №№ 11—14. Поиски древесной паренхимы на поперечном срезе могут иногда представить некоторые трудности, особенно если ее клетки, как это нередко случается, лишены содержимого. В некоторых тяжах древесной паренхимы поперечный срез проходит иногда через оболочку, разделяющую две клетки тяжа, и тогда она представляется в виде сита, испещренного более или менее частыми простыми порами. Частота таких случаев, конечно, зависит от высоты отдельной паренхимной клетки и количества клеток в тяже. Эти поперечные оболочки клеток древесины паренхимы могут быть иногда хорошим ориентиром, если древесная паренхима плохо различима на срезе. В некоторых случаях приходится прибегать к просмотру продольных срезов. Эти случаи, впрочем, встречаются почти исключительно у древесин со скудным развитием паренхимы (с диффузным, терминальным и скудновазичентричным типом ее распределения).

15. Наличие тилл:

- а) отсутствуют;
- б) закупоривают все или большинство сосудов;
- в) встречаются в сосудах одних типов (например крупных) и отсутствуют в других (например мелких);
- г) встречаются в единичных сосудах.

П р и м е ч а н и е. Поскольку образование тилл связано или с процессом ядрообразования или с какой-либо раневой реакцией, то в здоровой заболони они могут отсутствовать, даже когда их наличие в ядре весьма характерно для данного вида или рода. Однако так как способность к образованию тилл полностью отсутствует у некоторых видов, родов или даже семейств, их присутствие может иметь иногда важное

диагностическое или систематическое значение. Главный интерес эти образования представляют при исследованиях древесины с целью решения вопросов патологии, физиологии древесины, лесоводства и технического древесиноведения, так как тиллы являются первой и часто очень чувствительной реакцией на любые поражения или поранения древесины и оказывают значительное влияние на ее технические свойства и в первую очередь — способность к пропитке любыми жидкостями.

16. Толщина оболочек тилл:

- а) тонкие;
- б) толстые;
- в) очень толстые.

Примечание. Значительное утолщение оболочки тилл — явление довольно редкое, но все же имеющее место и в древесине наших древесных пород, например у фисташника.

17. Строение механической ткани:

- а) трахеиды или иные волокнистые элементы отличаются величиной просветов или толщиной оболочки или и тем и другим вместе от волокон либриформа, причем или разбросаны в беспорядке среди последних или собраны островками, полосками, «пламенем», дендритами и т. д. (указать);
- б) все элементы механической ткани одинаковы.

Примечание. Этот вопрос должен выяснить строение механической ткани; поэтому наличие сосудистых или вазикентрических трахеид (относящихся все же скорее к водопроводящей ткани) в нем не отмечается. Гетерогенность механической ткани иногда бывает выражена довольно отчетливо, и из наиболее обычных примеров можно привести древесину многих наших видов кленов, у которых более широкопросветные и несколько менее толстостенные волокнистые трахеиды расположены в ранней части кольца в виде более или менее отчетливого «пламени». В некоторых случаях, вероятно (кольца просветов) представлены волокнистыми трахеидами, в то время как в поздней древесине развиты волокна либриформа (эта особенность, впрочем, должна быть отмечена и при ответе на вопрос № 4). Очень часто эти отличия между различными элементами механической ткани заметны довольно плохо и выявляются лучше всего поворотом зеркала микроскопа при меняющемся освещении препарата. Значение их не ограничивается вопросами диагностики, но важно также и при оценке механических свойств.

18. Толщина стенок волокон:

- а) очень тонкие, т. е. полость значительно больше, чем толщина двух стенок;
- б) тонкие, т. е. полость больше, чем толщина двух стенок;
- в) толстые, т. е. полость меньше, чем толщина двух стенок;
- г) очень толстые, т. е. полость почти закрыта.

Примечание. Ответ на этот вопрос дает основные указания для глазомерной оценки механических свойств древесины без производства каких-либо измерений. Необходимо при этом для получения более или менее объективных данных строго придерживаться указанных выше критериев, с точки зрения которых очень толстые волокна в древесине наших древесных пород встречаются очень редко (например у самшита и некоторых кавказских бобовых). При более расширенном толковании понятия «очень толстые» мы окажемся без термина для описания древесины многих тропических растений (например *Piratiniera*).

19. Наличие желатинозных слоев в оболочках волокон:

- а) отсутствуют;
- б) имеются у отдельных волокон;
- в) имеются у всех или большинства волокон.

Примечание. Ослизнение части вторичной оболочки хотя, повидимому, в большинстве случаев не связано с патологическими процессами, все же присутствует столь спорадически, что вряд ли может быть использовано в диагностике. Однако вполне вероятно, что это явление как-то влияет на механические свойства древесины, и регистрация его желательна.

20. Содержимое полостей волокон:

- а) лишены содержимого;
- б) полости некоторых волокон заполнены (указать цвет и консистенцию вещества, заполняющего полости);
- в) полости всех или большинства волокон заполнены.

Примечание. Накопление различного рода ядровых или раневых веществ в полостях волокон — явление довольно обычное. Оно заслуживает регистрации в первую очередь в связи с тем влиянием, которое это заполнение оказывает на технические свойства древесины.

21. Выраженность границы годичного слоя:

- а) отсутствует;
- б) выражена вполне отчетливо, но полоска сплюснутых элементов отсутствует;
- в) около границы годичного слоя расположена полоска (указать, во сколько слоев) сплюснутых в радиальном направлении элементов (указать состав полоски — волокна, трахеиды, паренхима, мелкие сосуды).

Примечание. Наличие полоски сплюснутых элементов у некоторых пород постоянно характеризует все образцы древесины и все годичные кольца, у других встречается более или менее эпизодически, наконец, у третьих всегда отсутствует. Ее возникновение связывалось с якобы имеющим место в конце вегетации увеличением давления коры на камбий, приводящим к сплющиванию последних элементов древесины кольца прироста данного рода. Это объяснение нам представляется несколько натянутым, так как оно не было подтверждено достаточно убедительным экспериментальным материалом. Регистрация этого признака весьма желательна

22. Направление тангентальных стенок клеток лучей:

- а) стенки только прямые;
- б) стенки и прямые и косые;
- в) стенки преимущественно косые;
- г) однорядные (может быть, также и двурядные) лучи четковидны

Примечание. Прямые тангентальные стенки клеток луча обычно коррелятивно связаны с его гетерогенностью, так как у стоячих клеток очень часто тангентальные стенки направлены перпендикулярно к оси луча, в то время как у лежащих они большей частью расположены к ней под некоторым углом. Однако это не является общим правилом, и по картине поперечного среза трудно с достоверностью определить состав луча. Для многих родов прямые стенки клеток лучей служат вполне характерным диагностическим признаком, что объясняет необходимость его регистрации. Четковидность однорядных лучей свойственна очень многим родам, но вовсе не является общим правилом (например у тополей и ив однорядные лучи совершенно не четковидны). В некоторых случаях эта четковидность проявляется даже и у двурядных лучей; лучи большей рядности очень редко имеют признаки четковидности. Эта особенность (четковидность) свойственна как однорядным лучам, так и особенно однорядным окончаниям многорядных лучей, составленным из стоячих клеток.

23. Расположение границы годичного слоя в широких лучах:

- а) совпадает с общей границей годичного слоя;
- б) не совпадает с общей границей годичного слоя: изгибается внутрь слоя или выдвигается вперед в следующий слой (указать).

Примечание. Падение интенсивности деления лучевых инициальных клеток к концу вегетации, приводящее к задержке в росте широких лучей, наблюдается

у многих родов (например почти у всех родов семейства букоцветных). При этом граница годичного слоя в луче обычно острым клином загибается внутрь луча. Это искривление границы наблюдается не только в широких, но и в агрегированных лучах и, например, у грабов, так значительно, что вызывает ребристость стволов. У некоторых пород (платанов) эти искривления границы очень незначительны и, кроме того, встречаются далеко не у всех лучей. Гораздо более редки изгибы границы годичного слоя в луче в обратном направлении, т. е. в сторону следующего слоя (например у многих *Rosaceae* и *Amygdalaceae*). Диагностическое значение всех этих признаков бесспорно, но они также связаны с особенностями роста древесины и поэтому должны тщательно фиксироваться.

24. Форма прохождения лучей на поперечном срезе:

- а) при встрече с сосудами изгибаются;
- б) при встрече с сосудами не изгибаются.

Примечание. В основном форма прохождения лучей связана с их шириной (рядностью); причем широкие лучи, как правило, не изгибаются, а узкие изгибаются при встрече с сосудами. Однако это правило, знает многочисленные исключения, и есть многие роды, у которых узкие лучи почти не изгибаются при встрече с сосудами. Это «обтекание» сосуда лучом связано, повидимому, не только с увеличением размера сосуда при его дифференциации из камбиальной клетки и оказываемым им при этом давлением на луч, но и имеет свой физиологический смысл, увеличивая контакт луча с сосудом. Систематических наблюдений в этом направлении сделано очень мало.

25. Относительный размер ширины широких лучей и просветов сосудов:

- а) тангентальные диаметры широких просветов превышают ширину широких лучей;
- б) тангентальные диаметры широких просветов примерно равны ширине широких лучей;
- в) тангентальные диаметры широких просветов меньше ширины широких лучей.

Примечание. Признак этот довольно удобен для диагностики, почему и желательна его фиксация. (См. также примечание к № 31).

26. Форма лучей при переходе из одного годичного слоя в другой:

- а) расширяются;
- б) не расширяются.

Примечание. Расширение лучей на границе годичного слоя довольно обычно, более обычно, чем искривление границы годичного слоя в луче. Однако оно наблюдается не у всех родов, имеющих слои прироста. Неясно, какие факторы вызывают это расширение, так как вообще цитологические процессы, происходящие в камбии в момент осенней остановки его деятельности, изучены очень плохо. Расширение лучей происходит обычно (может быть, всегда) не путем увеличения числа рядов клеток в луче, но вследствие увеличения размеров отдельных клеток.

27. Форма лучей при прохождении через полосы древесной паренхимы (главным образом широкой метатрахеальной, широкой крыловидной и сомкнутокрыловидной):

- а) не расширяются;
- б) более или менее (указать) расширяются.

Примечание. Факт расширения лучей при переходе через полосы древесной паренхимы был установлен недавно М. С. Гзырян на древесине некоторых тропических древесных пород, относящихся к различным семействам. Впоследствии он был отмечен В. А. Паланджян и в такой хорошо изученной древесине, как пальмы, где до сих пор усложнял от внимания исследователей. Этот признак, повидимому, наблюдается довольно часто, но все же не во всех древесинах, имеющих тангентальные полосы агрегированной (как апотрахеальной, так и паратрахеальной) паренхимы. Значение этого признака пока еще не ясно.

28. Наличие агрегатных лучей:

- а) отсутствуют;
- б) встречаются [указать: из лучей какой (от — до, наичаще) рядности они составлены, наблюдаются ли слияния отдельных лучей и т. д.].

Примечание. Агрегатные лучи встречаются в основном у представителей букоцветных, в семействах *Betulaceae*, *Corylaceae* и *Fagaceae*, где они отмечены у многих родов. Кроме этой группы агрегатные лучи были отмечены у некоторых видов рода *Cryptocarya* (из семейства лавровых).

29. Встречаемость вертикальных камедных ходов или камедевместилищ:

- а) отсутствуют;
- б) встречаются вертикальные камедные ходы и (или) камедевместилища (указать).

Примечание. Вертикальные камедные ходы иногда бывают постоянным признаком некоторых древесин, в то время как камедевместилища большей частью возникают как патологические образования и, следовательно, могут присутствовать в одних экземплярах (или даже годичных кольцах) и отсутствовать в других. Различение между вертикальными камедными ходами и камедевместилищами может быть сделано только на продольных срезах, которые, таким образом, должны быть рассмотрены при составлении ответа на этот вопрос. Однако, так как этот признак легче всего обнаружить именно на поперечном срезе, он и отнесен к его описанию. При описании камедных ходов и камедевместилищ всегда возможно установить их происхождение: схизогенное или лизогенное.

Нормальные вертикальные камедные ходы до сих пор достоверно установлены у относительно очень небольшого количества родов. К числу их относятся: из *Caesalpiniaceae* — *Capaifera*, *Daniella*, *Detarium*, *Eperua*, *Grossweileroendron*, *Kingiodendron*, *Oxytigma*, *Prioria*, *Pterygopodium*, *Sindora*; из *Connaraceae* — *Connarus*, из *Mastixiataceae* — *Mastixia*; из *Dipterocarpaceae* — повидимому, все роды, кроме *Marquesia* и *Monotes*; из *Simaroubaceae* — *Simarouba* и, вероятно, некоторые другие роды.

Патологические вертикальные камерные ходы представляют собой гораздо более обычное явление. Они спорадически отмечены в следующих семействах:

Bombacaceae
Boraginaceae
Burseraceae
Caesalpiniaceae
Combretaceae
Elaeagnaceae
Elaeocarpaceae
Euphorbiaceae
Hamamelidaceae
Lecythidaceae
Malvaceae
Meliaceae
Mimosaceae

Moringaceae
Myrtaceae
Papilionaceae
Proteaceae
Rosaceae
Rutaceae
Sapindaceae
Simaroubaceae
Sterculiaceae
Styracaceae
Vitaceae
Vochysiaceae

30. Аномалии, наблюдающиеся в строении древесины (подробно описать структуру аномалий и тип отклонения от нормального строения).

Примечание. Аномалии в древесине могут быть самых разнообразных типов, начиная от сердцевинных повторений и кончая весьма сложными картинками чередующихся слоев древесины и включенного луба. В основном все аномалии в структуре связаны с отклонениями в работе камбия от обычного у двудольных типа. Эти отклонения могут быть разделены на две большие группы: ненормальный прирост, осуществляемый нормальным (обычным для двудольных) камбием, и появление аномальных слоев камбия. Эти две группы, в свою очередь, разделяются на определенные типы. В первой группе можно наметить 4 типа аномалий: 1) неравномерный рост камбия, в результате которого стебель приобретает эксцентрические, более или менее плоские очертания; 2) неодинаковая активность камбия по всей окружности, приво-

дающая к созданию желобчатого или даже звездчатого стебля; 3) перерывы или остановки в деятельности камбия в определенных участках, в результате чего древесина начинает заходить в луб и коровые ткани в виде более или менее правильных выступов; при этих трех типах аномалий в слоях древесины включенный луб отсутствует; 4) стебли с включенным лубом, луб при этом может оказаться включенным в толщу древесины или в результате временной приостановки на каком-либо участке деятельности камбия, причем в дальнейшем разорванные участки его вновь смыкаются (например у *Strychnos*), или же камбий начинает некоторое время откладывать лубяные элементы и конутри и снаружи, а затем вновь переходит к своей обычной деятельности (например у *Combretum*); в образце зрелой древесины, лишенной коры, происхождение включенного луба может быть установлено лишь с большим трудом.

Во второй группе также можно наметить 4 типа стеблей: 5) концентрические стебли, в которых первый слой камбия очень быстро отмирает и заменяется новым, возникающим в перицикле или в коре; при этом образуются чередующиеся слои древесины и луба; 6) дисперсные стебли, образующиеся путем последующего разрастания древесной паренхимы и лучей, рассекающих древесину на неправильно расположенные сегменты; 7) разделенный стебель, при котором возникают отдельные камбияльные кольца, а центр стебля занят паренхимной тканью, и, наконец, 8) сложный стебель, в котором, кроме центрального камбияльного кольца, возникает еще кольцо отдельных более или менее крупных пучков, снабженных каждый своим камбием.

Эта схема, составленная немецким анатомом Пфейффером, только в первом приближении охватывает все случаи аномалий, которые все же относительно редки, хотя и отличаются большим разнообразием. Преимущественно аномалии связаны с лазящим или вьющимся образом жизни растения, но иногда наблюдаются и у прямостоячих деревьев.

Включенный луб встречается в древесине в двух основных модификациях: в разбросанном виде в толще древесины (тип 4 аномального роста; «рассеянный луб») или в виде концентрических слоев в полициклических стеблях («чередующийся луб»). Эти аномалии были отмечены в довольно значительном количестве семейств.

Семейства, некоторые представители которых имеют древесину с рассеянным включенным лубом

Amarantaceae
Apocynaceae
Asclepiadaceae
Chenopodiaceae
Combretaceae
Hippocrateaceae
Hypericaceae
Isacinaceae

Loganiaceae
Melastomaceae
Nyctaginaceae
Onagraceae
Salvadoraceae
Thymelaeaceae
Vochysiaceae

Семейства, некоторые представители которых имеют древесину с чередующимся включенным лубом

Amarantaceae
Buxaceae
Caesalpiniaceae
Capparidaceae
Chenopodiaceae
Connaraceae
Convolvulaceae
Dilleniaceae
Hippocrateaceae

Menispermaceae
Nyctaginaceae
Papilionaceae
Phytolaccaceae
Plumbaginaceae
Polygalaceae
Rutaceae
Verbenaceae

Тангентальный срез

31. Ширина (рядность) лучей (указать максимальную, минимальную и наиболее часто встречающуюся рядность).

Примечание. Рядность лучей — весьма важный диагностический признак, значение которого большей частью ограничено группой видов, секций и реже родов. Впрочем, в некоторых семействах наблюдается определенная тенденция к образованию узких или напротив очень широких лучей.

Ниже приводим два списка семейств, у отдельных представителей которых встречаются или очень широкие или напротив только однорядные лучи.

Очень незначительные совпадения (отмеченные во втором списке звездочкой, в двух достаточно обширных списках показывают, что образование очень широких лучей обычно не бывает связано у близких родов с наличием только однорядных лучей (однако есть исключения, например каштан с его однорядными лучами и очень близкий к нему дуб, где широкие лучи являются одним из основных признаков древесины). Понятие очень широкого луча с трудом поддается точной формулировке, так как оно относительно и зависит также от размеров сосудов. В нашем списке отмечены те древесины, у которых на тангентальных и поперечных срезах лучи являются самым заметным признаком древесины.

Список семейств, все или некоторые представители которых имеют очень широкие лучи

<i>Actinidiaceae</i>	<i>Lobeliaceae</i>
<i>Akaniaceae</i>	<i>Loganiaceae</i>
<i>Annonaceae</i>	<i>Malvaceae</i>
<i>Aquifoliaceae</i>	<i>Marcgraviaceae</i>
<i>Araliaceae</i>	<i>Monimiaceae</i>
<i>Aristolochiaceae</i>	<i>Moraceae</i>
<i>Asclepiadaceae</i>	<i>Myrsinaceae</i>
<i>Berberidaceae</i>	<i>Papaveraceae</i>
<i>Betulaceae</i>	<i>Piperaceae</i>
<i>Bombacaceae</i>	<i>Platanaceae</i>
<i>Cactaceae</i>	<i>Polygonaceae</i>
<i>Campanulaceae</i>	<i>Proteaceae</i>
<i>Casuarinaceae</i>	<i>Ranunculaceae</i>
<i>Chloranthaceae</i>	<i>Rhamnaceae</i>
<i>Compositae</i>	<i>Rhizophoraceae</i>
<i>Coriariaceae</i>	<i>Rosaceae</i> s. l.
<i>Cornaceae</i>	<i>Rubiaceae</i>
<i>Corylaceae</i>	<i>Sabiaceae</i>
<i>Cyrillaceae</i>	<i>Santalaceae</i>
<i>Dilleniaceae</i>	<i>Scrophulariaceae</i>
<i>Elaeocarpaceae</i>	<i>Simaroubaceae</i>
<i>Epacridaceae</i>	<i>Staphyleaceae</i>
<i>Ericaceae</i>	<i>Sterculiaceae</i>
<i>Euphorbiaceae</i>	<i>Tamaricaceae</i>
<i>Fagaceae</i>	<i>Theaceae</i>
<i>Flacourtiaceae</i>	<i>Theophrastaceae</i>
<i>Fouquieriaceae</i>	<i>Thymelaeaceae</i>
<i>Garryaceae</i>	<i>Tiliaceae</i>
<i>Greyiaceae</i>	<i>Trochodendraceae</i>
<i>Grossulariaceae</i>	<i>Ulmaceae</i>
<i>Guttiferae</i>	<i>Urticaceae</i>
<i>Hippocrateaceae</i>	<i>Vacciniaceae</i>
<i>Icacinaceae</i>	<i>Verbenaceae</i>
<i>Labiatae</i>	<i>Violaceae</i>
<i>Lauraceae</i>	<i>Vitaceae</i>
<i>Lecythidiaceae</i>	<i>Vochysiaceae</i>
<i>Leguminosae</i>	<i>Winteraceae</i>
<i>Loasaceae</i>	

Список семейств, все или некоторые представители которых имеют только однорядные лучи

<i>Acanthaceae</i>	<i>Columelliaceae</i>
<i>Apocynaceae</i>	<i>Connaraceae</i>
<i>Bignoniaceae</i>	* <i>Dilleniaceae</i>
<i>Brunelliaceae</i>	<i>Ebenaceae</i>
<i>Burseraceae</i>	* <i>Euphorbiaceae</i>
<i>Buxaceae</i>	* <i>Fagaceae</i>
<i>Canellaceae</i>	<i>Hamamelidaceae</i>
<i>Capparidaceae</i>	<i>Hippocastanaceae</i>
<i>Caryocaraceae</i>	* <i>Hippocrateaceae</i>
<i>Celastraceae</i>	<i>Humiriaceae</i>
<i>Chrysobalanaceae</i>	<i>Hydrangeaceae</i>

Hypericaceae
 **Leguminosae*
Leitneriaceae
 **Loganiaceae*
Lythraceae
Melastomaceae
Meliaceae
Myristicaceae
Nyctaginaceae
Oleaceae

**Polygonaceae*
 **Rubiaceae*
Salicaceae
Sapindaceae
 **Simaroubaceae*
Solanaceae
Styracaceae
 **Theaceae*
Zygophyllaceae

Ширина лучей часто меняется с возрастом дерева, причем у разных родов эти изменения идут в противоположных направлениях. Во всяком случае указанный признак надежен только в зрелой древесине.

32. Высота (слоистость) лучей (указать максимальную, минимальную и наиболее часто встречающуюся слоистость).

Примечание. Этот признак, как и рядность лучей, у разных родов значительно варьирует. Очень высокие лучи, впрочем, в основном свойственны лианам, у которых они создают необходимую гибкость стебля. Однослойные лучи встречаются изредка во многих древесинах, но для некоторых родов, где они особенно обильны, могут явиться характерным признаком.

33. Встречаемость лучей различной рядности:

- а) встречаются лучи только одной рядности;
- б) встречаются лучи всех типов рядности: от минимальной (указать, сколько рядов) до максимальной (указать, сколько рядов);
- в) лучи более или менее резко отличаются по своей рядности и промежуточные типы отсутствуют.

Примечание. Лучи одного типа рядности могут, насколько нам известно, быть только однорядными; однако, и в этих древесинах почти всегда встречаются хотя бы однослойные двурядные участки. Во всех остальных случаях постоянно встречаются лучи, составленные из различного количества рядов клеток, хотя эти вариации иногда могут быть незначительны; в некоторых древесинах (например у большинства дубов) лучи по своей ширине резко делятся на две группы: узкие — одно-, двух- и трехрядные, и широкие — десяти- (и более) рядные, при отсутствии или редкости лучей промежуточной ширины. В других древесинах, напротив, имеются все переходы от очень широких до очень узких (однорядных) лучей. При детальном исследовании древесины иногда полезно представить эти различия в процентном распределении, что может очень четко выявить секционные или даже родовые отличия.

34. Степень одревеснения оболочек клеток лучей:

- а) оболочки клеток лучей не отличаются от оболочек трахеальных элементов;
- б) оболочки клеток внутренних участков широких лучей отличаются по степени одревеснения от оболочек трахеальных элементов;
- в) оболочки клеток некоторых лучей отличаются по степени одревеснения от оболочек трахеальных элементов.

Примечание. Настоящий вопрос вовсе не преследует цель проведения под микроскопом сколько-нибудь детальных химических исследований. Вообще говоря, повидимому, у большинства древесных пород с широкими лучами эти последние по химическому составу отличаются от остальной древесины (для дуба и казуарины это было доказано макрохимически); возможно, что это верно и для узких лучей, но их непосредственное химическое исследование весьма затруднительно. Здесь речь идет о наблюдающихся иногда в широких лучах различиях в окраске сафранином и некоторыми другими красителями между периферийными и центральными участками или о встречающихся в стеблях некоторых лиан или кустарников лучах с целлюлозными оболочками. Эти различия без труда вскрываются при обычной окраске препаратов сафранином и должны обязательно фиксироваться, так как они представляют интерес не только для диагностики, но в некоторой степени и для оценки технических свойств древесины.

35. Тип лучей:

- а) палисадно-гетерогенные с длинными окончаниями;
- б) палисадно-гетерогенные с короткими окончаниями;
- в) смешанно-гетерогенные с короткими окончаниями;
- г) многорядно-гетерогенные;
- д) однорядно-гетерогенные;
- е) смешанно-гетерогенные;
- ж) многорядно-гомогенные;
- з) однорядно-гомогенные.

П р и м е ч а н и е. Установление встречающейся в древесине комбинации лучей представляет безусловный интерес с многих точек зрения. Однако отнесение лучей к одному из обычно принимаемых восьми типов далеко не исчерпывает всего разнообразия в форме лучей и распределения в них клеток различной формы. Поэтому более детальное описание лучей предусмотрено в следующих четырех вопросах (№№ 36—39). Надо учитывать, что на тангентальном срезе не всегда возможно установить, имеем ли мы дело со стоячими или квадратными клетками или даже с очень крупной лежачей клеткой. Ввиду этого при ответе на данный вопрос необходимо также просмотреть радиальный срез.

36. Форма лучей и встречаемость каждой отдельной формы:

- а) все или некоторые лучи веретеновидные;
- б) все или некоторые лучи с однорядными окончаниями;
- в) некоторые лучи сдвоенные или даже строенные;
- г) более или менее линейные;
- д) более или менее отчетливо цепочечные (четковидные).

П р и м е ч а н и е. Форма лучей во многих случаях является достаточно характерным признаком, хотя у большинства родов древесных растений лучи веретеновидной формы. Лучи с однорядными окончаниями достаточно хорошо отличаются от других типов лучей и могут быть без труда rozpoznаны. Частично сдвоенные (иногда даже строенные) лучи, т. е. имеющие между двумя многорядными частями сравнительно многослойную однорядную перетяжку, также представляют собой довольно характерную форму. Линейные лучи имеют края более или менее строго параллельные друг другу. Большей частью такие линейные лучи однорядны, но иногда встречаются и многорядные с параллельными сторонами (например у некоторых видов *Juglans*), которые тоже должны быть отнесены к этому типу (хотя бы для того, чтобы не усложнять номенклатуру). Однорядные лучи, у которых средняя часть каждой клетки шире, чем ее основания, и которые создают на тангентальном срезе впечатление цепочки или четки, являются также константным признаком для некоторых древесин.

37. Тип клеток лучей:

- а) одного типа;
- б) двух типов.

П р и м е ч а н и е. Так сказать, предварительный вопрос, в случае второго варианта ответа фиксирующий внимание на следующем вопросе.

38. Распределение клеток, вытянутых по высоте луча (стоячих или вообще клеток, отличающихся по размерам от основной массы клеток луча):

- а) в конце луча в виде однорядных более или менее длинных окончаний (считать число слоев);
- б) в виде одной краевой, более или менее вытянутой (указать) клетки;
- в) расположены по периферии луча (сплошным слоем, отдельными клетками);
- г) вкраплены (часто, редко) в основную массу клеток;
- д) образуют отдельные (однорядные, многорядные) лучи.

Примечание. Настоящий вопрос должен дать ту детализацию вопроса № 37, которая может представить значительный интерес и не только с точки зрения диагностики. Типы клеток лучей могут быть довольно разнообразны. Кроме стоячих, квадратных и лежащих клеток, наиболее обычных в древесине большинства пород, встречаются черепитчатые клетки, свойственные преимущественно представителям порядка *Malvales*, а также отдельные крупные клетки, расположенные в концах лучей или вкрапленные в его массу. Они обычно обозначаются, в зависимости от своего содержимого, как «масляные» или «слизевые клетки» (такие же клетки могут встретиться и в древесной паренхиме). Распространение этих клеток довольно ограничено, и они в основном были отмечены в следующих семействах:

Annonaceae
Aristolochiaceae
Burseraceae
Canellaceae
Dilleniaceae
Hernandiaceae
Lauraceae
Magnoliaceae

Monimiaceae
Myristicaceae
Piperaceae
Rutaceae
Saurauaceae
Schisandraceae
Winteraceae

39. Захождение трахеальных элементов в толщу широких лучей:

- лучи составлены только из паренхимных элементов;
- в лучах, помимо паренхимных элементов, встречаются (часто, редко) трахеальные элементы (какие?), расположенные поперек горизонтальной оси луча или под углом к ней или идущие вдоль оси.

Примечание. Трахеальные элементы в лучах древесины двудольных как постоянный компонент отсутствуют (если не считать некоторых тропических лиан из семейства бобовых с аномальным, не вполне еще разъясненным строением). Однако более или менее эпизодическое захождение в лучи отдельных волокон либриформа трахеид и даже сосудов отмечается в древесине многих родов (например некоторых дубов), что иногда позволяет (без особых, впрочем, к тому оснований) говорить о «лучевых трахеидах» двудольных. Это «захождение» трахеальных элементов в луч большей частью представляет собой последние стадии закончившегося процесса агрегации лучей — превращения агрегированных лучей в широкие, и уже по одному этому представляет интерес. Кроме того, этот признак (распространение которого довольно значительно) имеет и диагностическое значение.

40. Встречаемость горизонтальных камедных ходов:

- отсутствуют;
- встречаются (часто, редко) в широких (какой рядности?) лучах.

Примечание. Горизонтальные камедные ходы, всегда ассоциированные с широкими лучами, встречаются относительно часто. Они были отмечены во многих родах следующих семейств:

Anacardiaceae
Apocynaceae
Araliaceae
Burseraceae
Cactaceae
Cochlospermaceae
Compositae
Crypteroniaceae
Dipterocarpaceae
Euphorbiaceae
Hamamelidaceae
Hypericaceae

Julianiaceae
Loganiaceae
Moraceae
Myrtaceae
Rosaceae
Rubiaceae
Rutaceae
Sapindaceae
Solanaceae
Thymelaeaceae
Ulmaceae
Umbelliferae

41. Ярусное расположение элементов:

- ярусность отсутствует;
- все или некоторые (указать, какие) элементы показывают ярусное расположение;

в) ярусное расположение показывают только лучи — все или только часть их (указать, какие именно — широкие, высокие и т. д., — не расположены ярусно).

Примечание. Очень важный диагностический признак, иногда, впрочем, отсутствующий у одних и присутствующий у других экземпляров одного и того же вида.

Ярусность была отмечена у многих семейств. Приводим здесь два списка для ярусного расположения лучей, волокон и древесной паренхимы.

Список семейств, все или некоторые представители которых имеют ярусное расположение лучей

<i>Asclepiadaceae</i>	<i>Moraceae</i>
<i>Bignoniaceae</i>	<i>Moringaceae</i>
<i>Bixaceae</i>	<i>Myoporaceae</i>
<i>Bombacaceae</i>	<i>Papilionaceae</i>
<i>Boraginaceae</i>	<i>Rutaceae</i>
<i>Burseraceae</i>	<i>Salvadoraceae</i>
<i>Caesalpiniaceae</i>	<i>Sapindaceae</i>
<i>Cochlospermaceae</i>	<i>Sterculiaceae</i>
<i>Compositae</i>	<i>Thymelaeaceae</i>
<i>Ebenaceae</i>	<i>Tiliaceae</i>
<i>Elaeagnaceae</i>	<i>Ulmaceae</i>
<i>Hippocastanaceae</i>	<i>Verbenaceae</i>
<i>Malvaceae</i>	<i>Vitaceae</i>
<i>Meliaceae</i>	<i>Zygophyllaceae</i>

Список семейств, все или некоторые представители которых имеют ярусное расположение волокон или тяжелой древесной паренхимы

<i>Amarantaceae</i>	<i>Malvaceae</i>
<i>Annonaceae</i>	<i>Meliaceae</i>
<i>Asclepiadaceae</i>	<i>Melanthaceae</i>
<i>Berberidaceae</i>	<i>Mimosaceae</i>
<i>Bignoniaceae</i>	<i>Moraceae</i>
<i>Bixaceae</i>	<i>Moringaceae</i>
<i>Bombacaceae</i>	<i>Myoporaceae</i>
<i>Boraginaceae</i>	<i>Myrsinaceae</i>
<i>Burseraceae</i>	<i>Nyctaginaceae</i>
<i>Caesalpiniaceae</i>	<i>Olaeaceae</i>
<i>Capparidaceae</i>	<i>Papilionaceae</i>
<i>Chenopodiaceae</i>	<i>Piperaceae</i>
<i>Cneoraceae</i>	<i>Polygonaceae</i>
<i>Cochlospermaceae</i>	<i>Ranunculaceae</i>
<i>Compositae</i>	<i>Rhamnaceae</i>
<i>Coriariaceae</i>	<i>Rutaceae</i>
<i>Corynocarpaceae</i>	<i>Salvadoraceae</i>
<i>Datisceae</i>	<i>Simaroubaceae</i>
<i>Ebenaceae</i>	<i>Sterculiaceae</i>
<i>Elaeagnaceae</i>	<i>Tamaricaceae</i>
<i>Elaeocarpaceae</i>	<i>Thymelaeaceae</i>
<i>Gesneriaceae</i>	<i>Tiliaceae</i>
<i>Hippocastanaceae</i>	<i>Ulmaceae</i>
<i>Lardizabalaceae</i>	<i>Urticaceae</i>
<i>Lauraceae</i>	<i>Vitaceae</i>
<i>Loranthaceae</i>	<i>Zygophyllaceae</i>

42. Количество клеток в тяжелой древесной паренхиме (указать максимальное, минимальное и наиболее часто встречающееся количество клеток).

Примечание. Значение этого признака для диагностики выяснено относительно недавно, но оно в некоторых группах вполне реально. Наблюдения по этому вопросу пока еще весьма скудны.

43. Тип перфораций у сосудов:
- а) простые;
 - б) лестничные.
44. Расположение перфораций у сосудов:
- а) на боковых стенках;
 - б) на поперечных стенках.

Примечание к №№ 43 и 44. Эти признаки на тангентальных срезах фиксируются с трудом (см. №№ 68—73).

45. Наличие у сосудов спиральных утолщений:
- а) отсутствуют;
 - б) очень слабо выражены в виде более или менее отчетливой штриховатости;
 - в) слабо выражены;
 - г) хорошо выражены.
46. Встречаемость спиральных утолщений у сосудов:
- а) у всех сосудов без исключения;
 - б) только у некоторых сосудов (часто, редко — указать);
 - в) только у широких сосудов;
 - г) только у узких сосудов.
47. Совместная встречаемость у сосудов спиралей и пор:
- а) в одном и том же сосуде встречаются и спирали и поры;
 - б) в сосудах со спиралями поры отсутствуют.

Примечание к №№ 45—47. Спиральные утолщения стенок сосудов большей частью являются очень четким признаком, наличие которого представляет значительный интерес как с точки зрения физиологии (хотя, как мы говорили, роль спиральных утолщений еще далеко не ясна), так и с точки зрения диагностики. Приводим здесь список семейств, у представителей которых был установлен этот признак (звездочкой отмечены те семейства, где этот признак выражен слабо):

Acanthaceae
Aceraceae
Actinidiaceae
Anacardiaceae
Annonaceae
Apocynaceae
Aquifoliaceae
Araliaceae
Aristolochiaceae
Berberidaceae
Bignoniaceae
Boraginaceae
Buxaceae
Caesalpiniaceae
Calycanthaceae
Capparidaceae
Caprifoliaceae
Casuarinaceae
Celastraceae
Cercidiphyllaceae
Chenopodiaceae
Cistaceae
Clethraceae
Compositae
Connaraceae
Cornaceae
Corylaceae
Corynocarpaceae
Elaeagnaceae

Elacocarpaceae
Epacridaceae
Ericaceae
Escalloniaceae
Eucommiaceae
Eucryphiaceae
Euphorbiaceae
Fagaceae
Flacourtiaceae
Garryaceae
Geraniaceae
Hamamelidaceae
Himantandraceae
Hippocastanaceae
Hydrangeaceae
Hypericaceae
Iacinaceae
Juglandaceae
Labiatae
Lardizabalaceae
Lecythidaceae
Leitneriaceae
Linaceae
Loganiaceae
Loranthaceae
Magnoliaceae
Malpighiaceae
Malvaceae
Meliaceae

Mimosaceae
Monimiaceae
Moraceae
Myrsinaceae
Myrtaceae
Oleaceae
Oxalidaceae
Papaveraceae
Papilionaceae
Pentaphyllacaceae
Phytolaccaceae
Pittosporaceae
Polygalaceae
Polygonaceae
Proteaceae
Ranunculaceae
Rhamnaceae
Rosaceae s. l.
Rubiaceae
Rutaceae

Santalaceae
Sapindaceae
Sapotaceae
Saurauaceae
Simaroubaceae
Solanaceae
Stachyuraceae
Staphyleaceae
Sterculiaceae
Symplocaceae
Theaceae
Thymelaeaceae
Tiliaceae
Tremandraceae
Turneraceae
Ulmaceae
Vacciniaceae
Verbenaceae
Violaceae

У разных древесин встречаемость спиралей у сосудов может очень варьировать: — они могут встречаться у всех сосудов без исключения или же только у очень немногих, причем могут быть приурочены только к мелким сосудам поздней древесины (наиболее частный случай) или, напротив, встречаться только у крупных сосудов. Иногда спирали бывают приурочены только к окончаниям (клювам) члеников сосудов и отсутствуют в их средней части. Все эти особенности должны тщательно фиксироваться.

48. Тип межсосудистой поровости:

- а) супротивная;
- б) очередная;
- в) лестничная;
- г) переходная от лестничной к супротивной;
- д) в древесине встречаются различные типы поровости (в этом случае отметить, у каких сосудов какая поровость и встречаются ли в одном сосуде различные типы поровости).

П р и м е ч а н и е. В этом случае речь идет о межсосудистой поровости, которую иногда можно спутать с порами на стенках сосудов, сообщающих их с лучами древесной паренхимы, трахеидами или даже волокнами. Межсосудистая поровость естественно возникает на стенках двух смежных сосудов. Поэтому надо на поперечном срезе проверить, в каком направлении чаще всего соприкасаются сосуды. Расположение межсосудистой поровости имеет более правильный характер, так как поры на стенках сосудов с другими элементами обычно расположены в пределах контура полости этих элементов.

Наиболее обычный тип поровости — очередной, однако лестничная и супротивная межсосудистая поровость была отмечена во многих семействах:

Aextoxicaceae
Anacardiaceae
Annonaceae
Aquifoliaceae
Araliaceae
Aristolochiaceae
Betulaceae
Brunelliaceae
Buxaceae
Cactaceae
Canellaceae
Caprifoliaceae
Chloranthaceae
Clethraceae
Cornaceae

Cunnoniaceae
Cyrillaceae
Dilleniaceae
Elaeocarpaceae
Ericaceae
Escalloniaceae
Eucryphiaceae
Euphorbiaceae
Fagaceae
Flacourtiaceae
Fouquieriaceae
Grossulariaceae
Hamamelidaceae
Hydrangeaceae
Hypericaceae

Icacinaceae
Lacisternaceae
Leitneriaceae
Lissocarpaceae
Loasaceae
Magnoliaceae
Malpighiaceae
Monimiaceae
Myricaceae
Myristicaceae
Nyssaceae
Platanaceae

Rhizophoraceae
Rubiaceae
Santalaceae
Saurauaceae
Staphyleaceae
Styracaceae
Symplocaceae
Theaceae
Vacciniaceae
Violaceae
Vitaceae

49. Размер пор межсосудистой поровости:

- а) мелкие;
- б) крупные.

Примечание. К сожалению, для размеров пор не существует сравнительных исследований, которые позволяли бы отнести их к тому или иному классу размеров. Можно, однако, все поры, диаметр которых не превышает 4 м, относить к мелким. Такие поры довольно обычны во многих семействах (у некоторых родов *Aprocynaceae*, *Celastraceae*, *Tiliaceae* и т. д.; в нашей флоре мелкие поры характерны, например, для видов *Betula*).

50. Распределение и сомкнутость пор межсосудистой поровости:

- а) редкие, разбросаны по стенке сосуда в беспорядке;
- б) расположены в один вертикальный ряд;
- в) многочисленные, свободные;
- г) сближенные;
- д) все поры сомкнутые;
- е) некоторые поры в одном и том же сосуде сближены или сомкнуты, другие свободные;
- ж) в одном и том же сосуде поры разной формы в различном расположении;
- з) некоторые сосуды (какие?) с сомкнутыми порами, другие со сближенными.

51. Форма окаймления свободных пор межсосудистой поровости:

- а) округлые;
- б) овальные;
- в) вытянутые;
- г) сильно вытянутые («лестничные поры»).

52. Форма окаймлений сомкнутых пор межсосудистой поровости:

- а) более или менее отчетливо шестиугольные;
- б) более или менее отчетливо четырехугольные.

53. Форма внутренних отверстий пор межсосудистой поровости:

- а) округлые;
- б) вытянутые;
- в) щелевидные;
- г) уголкообразные;
- д) перекрещивающиеся.

54. Ширина внутренних отверстий пор межсосудистой поровости:

- а) отверстия включенные;
- б) отверстия, доходящие до границы окаймлений;
- в) отверстия пересекающие.

Примечание к №№ 50—54. Распределение и форма окаймленных пор у сосудов двудольных показывают значительное разнообразие, часто даже у близких видов или разных экземпляров одного и того же вида. Однако для некоторых родов

характерны определенные типы распределения пор, форма окаймления и отверстий. Один из наиболее утомительных для наблюдателя признаков, тем более что для его фиксации надо работать с большими увеличениями и ни в коем случае нельзя ограничиться рассмотрением этих особенностей на одном или нескольких сосудах; необходимо тщательно просмотреть значительное число срезов, так как эти признаки могут отличаться у сосудов разных типов (например широких и узких в кольцесосудистых древесинах), что может быть важно для понимания некоторых физиологических особенностей древесины.

55. Наличие у сосудов зубчатых пор:

- а) отсутствуют;
- б) имеются у всех или некоторых (отметить) сосудов.

П р и м е ч а н и е. Зубчатые поры — довольно редкий и до сих пор плохо изученный тип окаймленных пор двудольных, встречающийся более или менее спорадически у представителей следующих семейств:

Arocynaceae
Asclepiadaceae
Capparidaceae
Combretaceae
Cruciferae
Crypteroniaceae
Dipterocarpaceae
Euphorbiaceae
Leguminosae
Loganiaceae
Lythraceae
Malpighiaceae

Melastomaceae
Myrtaceae
Ochnaceae
Oleaceae
Oliniaceae
Onagraceae
Polygonaceae
Punicaceae
Rubiaceae
Sonneratiaceae
Thymelaeaceae
Vochysiaceae

56. Тип пор между сосудами и трахеидами:

- а) не отличаются от пор между сосудами;
- б) отличаются от пор между сосудами (указать чем — расположением, размером, формой окаймлений и внутренних отверстий).

57. Наличие пор между сосудами и волокнами либриформа:

- а) отсутствуют;
- б) имеются (указать их расположение, форму и размер).

58. Форма пор между сосудами и клетками древесной паренхимы:

- а) округлые;
- б) вытянутые.

59. Расположение пор между сосудами и клетками древесной паренхимы:

- а) в одном вертикальном ряду;
- б) в двух или более (указать) вертикальных рядах;
- в) в ином (каком?) расположении.

60. Размер пор между сосудами и клетками древесной паренхимы:

- а) крупные;
- б) мелкие.

П р и м е ч а н и е к №№ 56—60. Поровость между сосудами и другими элементами древесины (кроме лучей; см. №№ 101—111) до сих пор исследована довольно плохо. Между тем эти признаки могут оказаться не лишними интереса.

61. Тип пор волокнистых элементов:

- а) с хорошо выраженным окаймлением;
- б) с плохо выраженным окаймлением;
- в) простые (при увеличении в 500 раз окаймление не различимо);
- г) отсутствуют.

П р и м е ч а н и е. Вопрос этот очень важен, так как он дает основание для отнесения волокнистых элементов древесины к трахеидам или к волокнам либриформа.

Волокнистые трахеиды с хорошо выраженным окаймлением встречаются в древесине двудольных довольно часто. Они наблюдались у представителей следующих семейств (семейства, где этот признак встречается редко, отмечены звездочкой):

Actinidiaceae
Annonaceae
 **Apocynaceae*
Aquifoliaceae
Betulaceae
Bonnetiaceae
 **Buxaceae*
Canellaceae
 **Capparidaceae*
Caprifoliaceae
Casuarinaceae
Celastraceae
Cercidiphyllaceae
Chloranthaceae
Chrysobalanaceae
 **Cistaceae*
Clethraceae
 **Compositae*
Cornaceae
Crossosomataceae
Crypteroniaceae
Cunoniaceae
Cyrillaceae
Daphniphyllaceae
Dilleniaceae
 **Dipterocarpaceae*
Ebenaceae
Elaeagnaceae
Epacridaceae
Ericaceae
 **Erythroxylaceae*
Escalloniaceae
Eucommiaceae
Eucryphiaceae
 **Euphorbiaceae*
 **Fagaceae*
Garryaceae
Goupiaceae
 **Guttiferae*
Hamamelidaceae
 **Hippocastanaceae*
Hippocrateaceae

Humiriaceae
 **Hypericaceae*
Icacinales
 **Lardizabalaceae*
Lecythidiaceae
Linaceae
Loranthaceae
Melastomaceae
Menispermaceae
Monimiaceae
 **Moraceae*
Myricaceae
Myrtaceae
Nyssaceae
 **Octoknemataceae*
Oleaceae
 **Oleaceae*
 **Opiliaceae*
Passifloraceae
Pentaphyllacaceae
Polygalaceae
 **Proteaceae*
Quiinaceae
Ranunculaceae
 **Rhizophoraceae*
Rubiaceae
 **Sabiaceae*
Saurauiceae
Schisandraceae
 **Solanaceae*
Stachyuraceae
Staphyleaceae
Symplocaceae
Tetracentraceae
Theaceae
 **Thymelaeaceae*
Trigonaceae
Trochodendraceae
 **Turneraceae*
Vacciniaceae
Winteraceae
Zygophyllaceae

62. Встречаемость пор у волокнистых элементов:

- а) редкие;
- б) обильные.

63. Размер пор у волокнистых элементов:

- а) мелкие;
- б) крупные.

64. Расположение пор у волокнистых элементов:

- а) в одном вертикальном ряду;
- б) в двух и более вертикальных рядах.

Примечание к №№ 61—64. Ответы на эти вопросы заполняются при условии, если поры у волокон имеются; отсутствие пор — весьма редкий признак, хотя поры у волокон либриформа иногда бывают очень плохо видны. Встречаемость, размер и расположение пор часто имеют большое диагностическое значение.

65. Встречаемость перегородчатых волокон:

- а) отсутствуют;

- б) имеются [все волокнистые элементы перегородчатые, перегородчатые элементы разбросаны в беспорядке в толще слоя (или древесины), собраны только или преимущественно в поздней или ранней древесине — указать].

Примечание. По типу пор перегородчатые волокна могут относиться к волокнистым трахеидам и к волокнам либриформа. Этот признак также должен быть указан при ответе на этот вопрос. Перегородчатые волокна, функция которых в значительной степени не ясна, наблюдались во многих семействах, список которых приводим ниже (звездочкой отмечены семейства, где этот признак встречается относительно редко):

<i>Acanthaceae</i>	<i>Loganiaceae</i>
<i>Akaniaceae</i>	* <i>Magnoliaceae</i>
<i>Anacardiaceae</i>	* <i>Malpighiaceae</i>
<i>Apocynaceae</i>	* <i>Malvaceae</i>
<i>Araliaceae</i>	* <i>Marcgraviaceae</i>
<i>Avicenniaceae</i>	<i>Melastomaceae</i>
* <i>Berberidaceae</i>	<i>Meliaceae</i>
<i>Bignoniaceae</i>	* <i>Melianthaceae</i>
<i>Bixaceae</i>	<i>Mimosaceae</i>
<i>Boraginaceae</i>	<i>Monimiaceae</i>
<i>Brunelliaceae</i>	<i>Moraceae</i>
<i>Burseraceae</i>	* <i>Myristicaceae</i>
<i>Cactaceae</i>	<i>Myrsinaceae</i>
<i>Caesalpiniaceae</i>	* <i>Myrtaceae</i>
* <i>Campanulaceae</i>	* <i>Ochnaceae</i>
* <i>Capparidaceae</i>	* <i>Oleaceae</i>
* <i>Caprifoliaceae</i>	<i>Oliniaceae</i>
* <i>Caryocaraceae</i>	<i>Onagraceae</i>
<i>Celastraceae</i>	<i>Oxalidaceae</i>
<i>Chloranthaceae</i>	* <i>Papaveraceae</i>
<i>Combretaceae</i>	* <i>Papilionaceae</i>
<i>Compositae</i>	* <i>Passifloraceae</i>
<i>Connaraceae</i>	* <i>Phytolaccaceae</i>
* <i>Cornaceae</i>	* <i>Piperaceae</i>
* <i>Cunnoniaceae</i>	<i>Pittosporaceae</i>
* <i>Datiscaceae</i>	<i>Plumbaginaceae</i>
<i>Elaeocarpaceae</i>	<i>Polygonaceae</i>
* <i>Epacridaceae</i>	<i>Punicaceae</i>
* <i>Ericaceae</i>	* <i>Rhamnaceae</i>
<i>Euphorbiaceae</i>	<i>Rhizophoraceae</i>
<i>Eupomatiaceae</i>	* <i>Rosaceae</i> s. l.
* <i>Fagaceae</i>	<i>Rubiaceae</i>
<i>Flacourtiaceae</i>	* <i>Rutaceae</i>
<i>Geraniaceae</i>	* <i>Sabiaceae</i>
<i>Gesneriaceae</i>	<i>Sapindaceae</i>
<i>Grossulariaceae</i>	* <i>Sapotaceae</i>
<i>Guttiferae</i>	<i>Scrophulariaceae</i>
<i>Hernandiaceae</i>	<i>Simaroubaceae</i>
<i>Hippocrateaceae</i>	* <i>Solanaceae</i>
* <i>Hydrangeaceae</i>	* <i>Sonneratiaceae</i>
* <i>Hypericaceae</i>	* <i>Staphyleaceae</i>
* <i>Juglandaceae</i>	* <i>Trigonaceae</i>
<i>Julianiaceae</i>	<i>Urticaceae</i>
<i>Labiatae</i>	* <i>Vacciniaceae</i>
<i>Lacisternaceae</i>	<i>Verbenaceae</i>
* <i>Lardizabalaceae</i>	<i>Violaceae</i>
<i>Lauraceae</i>	<i>Vitaceae</i>
<i>Lacynthidaceae</i>	<i>Vochysiaceae</i>
<i>Linaceae</i>	<i>Zygophyllaceae</i>
<i>Lythraceae</i>	

66. Наличие спиралей у волокнистых элементов:

- а) отсутствуют;

- б) имеются только у некоторых волокон (указать — каких, если в древесине есть волокна двух или более типов, а также расположение волокон со спиралями в толще годичного слоя);
- в) имеются у всех волокон.

Примечание. Признак этот более или менее редкий в древесине двудольных, обычно бывает выражен довольно четко. Следует указать только на имеющуюся иногда опасность спутать мелкие сосуды, часто несущие спирали, с волокнами. Спирали у волокон были отмечены у следующих семейств:

Aquifoliaceae
Aristolochiaceae
Boraginaceae
Buxaceae
Caprifoliaceae
Celastraceae
Compositae
Cornaceae
Elaeagnaceae
Epacridaceae
Ericaceae
Eucomiaceae
Garryaceae

Hamamelidaceae
Hydrangeaceae
Marcgraviaceae
Nyssaceae
Oleaceae
Proteaceae
Rosaceae s. l.
Scrophulariaceae
Stachyuraceae
Symplocaceae
Tremandraceae
Vacciniaceae

Р а д и а л ь н ы й с р е з

67. Тип перфораций у сосудов:

- а) все перфорации простые;
- б) встречаются простые перфорации и лестничные перфорационные пластинки (указать — у каких сосудов какие, если в этом отношении отмечена какая-либо закономерность, а также примерное или точное, в процентах, соотношение обоих типов перфораций);
- в) кроме простых или лестничных, либо и тех и других вместе, встречаются сетчатые перфорации (указать их распределение и форму — число отверстий, а также относительную встречаемость);
- г) все перфорационные пластинки лестничные.

68. Форма простых перфораций:

- а) округлые;
- б) вытянутые вдоль, поперек (указать) оси сосуда;
- в) сильно вытянутые вдоль, поперек (указать) оси сосуда.

69. Расположение простых перфораций:

- а) на боковых стенках, с длинной осью, совпадающей с осью сосуда;
- б) на боковых стенках, с длинной осью под некоторым углом к оси сосуда;
- в) на поперечных стенках.

70. Количество перекладин в лестничной перфорационной пластинке (указать максимальное, минимальное и чаще всего встречающееся число перекладин).

71. Наличие окаймлений у отдельных перфораций лестничной перфорационной пластинки:

- а) отсутствуют;
- б) в одной и той же перфорационной пластинке только некоторые перфорации (указать, какие — средние или крайние) имеют окаймления;
- в) некоторые сосуды имеют перфорации с окаймлениями, другие без окаймлений;

г) все сосуды имеют перфорации с окаймлениями.

72. Наличие слияний (бифуркаций) у отдельных перекладин лестничной перфорационной пластинки:

а) все перекладки прямые;

б) встречаются (часто, редко) соединяющиеся перекладки.

73. Ширина отдельных перекладин лестничной перфорационной пластинки:

а) узкие;

б) широкие.

Примечание к №№ 67—73. Тип перфорации сосудов является важнейшим систематическим (и физиологическим) признаком древесины двудольных. Поэтому на него должно быть обращено самое пристальное внимание. Приведенные выше вопросы не требуют особых пояснений, кроме последнего, касающегося ширины перекладин: перекладки рассматриваются как широкие, если ширина их равна, больше или только незначительно уступает ширине самой перфорации.

Лестничные перфорационные пластинки отмечены в довольно большом количестве семейств, список которых приводим ниже. В данном списке не учтены лестничные перфорационные пластинки, которые могут быть найдены в метаксилеме или в начале первого годичного слоя, так как эти случаи довольно обычны почти во всех семействах (семейства, в которых лестничные перфорационные пластинки встречаются только у немногих представителей, отмечены звездочкой):

Actinidiaceae
 * *Akaniaceae*
Alangiaceae
 * *Anacardiaceae*
 * *Apocynaceae*
Aquifoliaceae
Araliaceae
 * *Berberidaceae*
Betulaceae
Brunelliaceae
Buxaceae
Canellaceae
Caprifoliaceae
 * *Caryocraceae*
 * *Casuarinaceae*
Celastraceae
Cercidiphyllaceae
 * *Chenopodiaceae*
Chloranthaceae
Clethraceae
 * *Compositae*
Cornaceae
Corylaceae
Cunoniaceae
Cyrillaceae
Daphniphyllaceae
Dichapetalaceae
Dilleniaceae
 * *Elaeocarpaceae*
Empetraceae
Epacridaceae
Ericaceae
 * *Erythroxylaceae*
Escalloniaceae
Eucryphiaceae
 * *Euphorbiaceae*
Eupomatiaceae
 * *Fagaceae*
Flacourtiaceae
Fouquieriaceae
Garryaceae

* *Geraniaceae*
Goupiaceae
Grossulariaceae
Hamamelidaceae
 * *Hernandiaceae*
 * *Himantandraceae*
 * *Hippocastanaceae*
Humiriaceae
Hydrangeaceae
 * *Hypericaceae*
Icacinaeae
Juglandaceae
 * *Labiatae*
Lacistemaceae
 * *Lardizabalaceae*
 * *Lauraceae*
 * *Lecythidaceae*
Linaceae
Loganiaceae
Magnoliaceae
Marcgraviaceae
 * *Melianthaceae*
Monimiaceae
Myricaceae
Myristicaceae
Myrothamnaceae
 * *Myrsinaceae*
 * *Myrtaceae*
Nyssaceae
 * *Ochnaceae*
Octoknemataceae
Olaceae
 * *Oleaceae*
Passifloraceae
Pentaphyllacaceae
 * *Piperaceae*
Platanaceae
 * *Proteaceae*
Ranunculaceae
 * *Rhamnaceae*
Rhizophoraceae

**Rubiaceae*
 **Sabiaceae*
 **Sapotaceae*
Saurauaceae
Schisandraceae
Scytopetalaceae
Stachyuraceae
Staphyleaceae
Styracaceae

Symplocaceae
Theaceae
 **Tremandraceae*
 **Turneraceae*
 **Umbelliferae*
Vacciniaceae
Valerianaceae
 **Verbenaceae*
Violaceae

74. Наличие у сосудов спиральных утолщений:
 а) отсутствуют;
 б) очень слабо выражены в виде более или менее отчетливой штриховатости;
 в) слабо выражены;
 г) хорошо выражены.
75. Встречаемость спиральных утолщений у сосудов:
 а) у всех сосудов без исключения;
 б) только у некоторых сосудов (часто, редко — указать);
 в) только у широких сосудов;
 г) только у узких сосудов.
76. Совместная встречаемость у сосудов спиралей и пор:
 а) в одном и том же сосуде встречаются и спирали и поры;
 б) в сосудах со спиралями поры отсутствуют.

См. примечание к №№ 45—47.

77. Тип межсосудистой поровости:
 а) супротивная;
 б) очередная;
 в) лестничная;
 г) переходная от лестничной к супротивной;
 д) встречаются различные типы поровости (отметить — у каких сосудов какая поровость и встречаются ли в одном сосуде различные типы поровости).

См. примечание к № 48.

78. Размер пор межсосудистой поровости:
 а) мелкие;
 б) крупные.

См. примечание к № 49.

79. Распределение и сомкнутость пор межсосудистой поровости:
 а) редкие, разбросаны по стенке сосуда в беспорядке;
 б) расположены в один вертикальный ряд;
 в) многочисленные свободные;
 г) сближенные;
 д) все поры сомкнутые;
 е) некоторые поры в одном и том же сосуде сближены или сомкнуты, другие свободные;
 ж) в одном и том же сосуде поры разной формы в различном расположении;
 з) некоторые сосуды (какие?) с сомкнутыми порами, другие со сближенными.

80. Форма окаймлений свободных пор межсосудистой поровости:

- а) округлые;
- б) овальные;
- в) вытянутые;
- г) сильно вытянутые («лестничные поры»).

81. Форма окаймлений сомкнутых пор межсосудистой поровости:
- а) более или менее отчетливо шестиугольные;
 - б) более или менее отчетливо четырехугольные.
82. Форма внутренних отверстий пор межсосудистой поровости:
- а) округлые;
 - б) вытянутые;
 - в) щелевидные;
 - г) уголком;
 - д) перекрещивающиеся.
83. Ширина внутренних отверстий пор межсосудистой поровости:
- а) отверстия включенные;
 - б) отверстия, доходящие до границы окаймлений;
 - в) отверстия пересекающиеся.

См. примечание к №№ 50—54.

84. Наличие у сосудов зубчатых пор:
- а) отсутствуют;
 - б) имеются у всех или некоторых (отметить) сосудов.

См. примечание к № 55.

85. Тип пор между сосудами и трахеидами:
- а) не отличаются от пор между сосудами;
 - б) отличаются от пор между сосудами (указать, чем — расположением, размером, формой окаймлений и внутренних отверстий).
86. Наличие пор между сосудами и волокнами либриформа:
- а) отсутствуют;
 - б) имеются (указать их расположение, форму и размер).
87. Форма пор между сосудами и клетками древесной паренхимы:
- а) округлые;
 - б) вытянутые.
88. Расположение пор между сосудами и клетками древесной паренхимы:
- а) в одном вертикальном ряду;
 - б) в двух или более (указать) вертикальных рядах;
 - в) в ином (каком?) расположении.
89. Размер пор между сосудами и клетками древесной паренхимы:
- а) мелкие;
 - б) крупные.

См. примечание к №№ 56—60.

90. Тип пор волокнистых элементов:
- а) с хорошо выраженным окаймлением;
 - б) с плохо выраженным окаймлением;
 - в) простые (при увеличении в 500 раз окаймление неразлично);
 - г) отсутствуют.

См. примечание к № 61.

91. Встречаемость пор у волокнистых элементов:
- а) редкие;
 - б) обильные.

92. Размер пор у волокнистых элементов:

- а) мелкие;
- б) крупные.

93. Расположение пор у волокнистых элементов:

- а) в одном вертикальном ряду;
- б) в двух и более вертикальных рядах.

См. примечание к №№ 61—64.

94. Встречаемость перегородчатых волокон:

- а) отсутствуют;
- б) имеются (все волокнистые элементы перегородчатые, перегородчатые элементы разбросаны в беспорядке в толще слоя или древесины, собраны только или преимущественно в поздней или ранней древесине — указать).

См. примечание к № 65.

95. Наличие спиралей у волокнистых элементов:

- а) отсутствуют;
- б) имеются только у некоторых волокон (указать — каких, если в древесине есть волокна двух или более типов, а также расположение волокон со спиральями в толще годичного слоя);
- в) имеются у всех волокон.

См. примечание к № 66.

96. Количество клеток в тяже древесной паренхимы (указать максимальное, минимальное и наиболее часто встречающееся количество клеток).

См. примечание к № 42.

97. Форма клеток лучей:

- а) все клетки лежащие;
- б) все клетки квадратные;
- в) все клетки стоячие;
- г) встречаются лежащие и квадратные и (или) стоячие клетки;
- д) встречаются также черепитчатые и (или) кроющие клетки.

98. Форма лежащих клеток лучей (указать максимальное и наиболее обычное соотношение осей клетки).

99. Форма стоячих клеток лучей (указать и максимальное и наиболее обычное соотношение осей клетки).

100. Распределение квадратных и стоячих клеток, а также клеток особой формы, отличающейся от формы основной массы клеток лучей:

- а) вкраплены среди лежащих клеток;
- б) образуют отдельные слои (указать количество);
- в) образуют отдельные лучи.

Примечание к №№ 97—100. Распределение в луче клеток различной формы для многих родов — очень важный признак, имеющий диагностическое и физиологическое значение.

101. Форма пор между стоячими клетками луча и сосудами:

- а) округлые;
- б) вытянутые (указать — в каком направлении по отношению к оси клетки).

102. Размер пор между стоячими клетками луча и сосудами:
а) мелкие;
б) крупные.
103. Наличие окаймлений у пор между стоячими клетками луча и сосудами:
а) отсутствуют, т. е. поры простые;
б) плохо выражены;
в) хорошо выражены.
104. Соответствие пор стоячих клеток луча порам сосудов:
а) окаймление поры сосуда совпадает с контуром поры клетки луча;
б) окаймление поры сосуда не совпадает с контуром поры клетки луча;
в) в одном окаймлении поры сосуда вмещается две или более (сколько?) пор клетки луча;
г) со стороны сосуда или луча имеются не поры, а сквозные отверстия (перфорации).
105. Расположение пор между стоячими клетками луча и сосудами:
а) на радиальной стенке клетки луча, прилегающей к сосуду, поры в одном вертикальном ряду;
б) на радиальной стенке клетки луча, прилегающей к сосуду, поры в двух и более вертикальных рядах.
106. Наличие пор между лежащими клетками луча и сосудами:
а) отсутствуют;
б) имеются только в некоторых слоях (указать, нет ли в этом распределении какой-либо закономерности);
в) имеются во всех или почти во всех слоях лежащих клеток, соприкасающихся с сосудами.
107. Форма пор между лежащими клетками луча и сосудами:
а) округлые;
б) вытянутые (указать — в каком направлении по отношению к оси клетки).
108. Размер пор между лежащими клетками луча и сосудами:
а) мелкие;
б) крупные.
109. Наличие окаймлений у пор между лежащими клетками луча и сосудами:
а) отсутствуют, т. е. поры простые;
б) плохо выражены;
в) хорошо выражены.
110. Соответствие пор лежащих клеток луча порам сосудов:
а) окаймление поры сосуда совпадает с контуром поры клетки луча;
б) окаймление поры сосуда не совпадает с контуром поры клеток луча;
в) в одном окаймлении поры сосуда вмещается две или более (сколько?) пор клетки луча;
г) со стороны сосуда или луча имеются не поры, а сквозные отверстия (перфорации).
111. Расположение пор между лежащими клетками луча и сосудами:
а) на радиальной стенке клетки луча, прилегающей к сосуду, поры в одном вертикальном ряду;
б) на радиальной стенке клетки луча, прилегающей к сосуду, поры в двух и более вертикальных рядах.

Примечание к №№ 101—111. Тип поровости между клетками лучей и сосудами хотя и не имеет у двудольных такого же значения, как у хвойных, все же и в этой группе представляет определенный диагностический интерес. Не менее велика его роль и во многих физиологических отправлениях древесины, особенно в отложении крахмала и масла, накоплении ядровых и раневых веществ и образовании тилл. Для последнего процесса характерна более или менее четкая приуроченность его к тем древесным породам, у которых поры между клетками лучей и сосудами лишены окаймлений или имеют (например у *Oleaceae*) очень широкие внутренние отверстия.

В первом из нижеприводимых списков семейств звездочкой отмечены те семейства, где иногда у отдельных представителей встречаются окаймленные поры.

Список семейств, все или отдельные представители которых имеют простые поры между клетками лучей и сосудами

<i>Akaniaceae</i>	<i>Lauraceae</i>
<i>Anacardiaceae</i>	<i>Lecythidaceae</i>
<i>Araliaceae</i>	<i>Lythraceae</i>
<i>Burseraceae</i>	<i>Magnoliaceae</i>
<i>Caprifoliaceae</i>	<i>Monimiaceae</i>
<i>Coryocaraceae</i>	<i>Moraceae</i>
<i>Chrysobalanaceae</i>	<i>Myristicaceae</i>
<i>Cochlospermaceae</i>	* <i>Oleaceae</i>
<i>Cornaceae</i>	<i>Platanaceae</i>
<i>Cunoniaceae</i>	<i>Rhizophoraceae</i>
<i>Datisceae</i>	<i>Salicaceae</i>
<i>Dipterocarpaceae</i>	<i>Sapotaceae</i>
<i>Elaeocarpaceae</i>	<i>Scrophulariaceae</i>
<i>Eucryphiaceae</i>	<i>Sonneratiaceae</i>
<i>Fagaceae</i>	<i>Theaceae</i>
<i>Hamamelidaceae</i>	<i>Ulmaceae</i>
<i>Hernandiaceae</i>	<i>Urticaceae</i>
* <i>Juglandaceae</i>	<i>Vitaceae</i>
<i>Juliantiaceae</i>	

Список семейств, все или отдельные представители которых имеют окаймленные поры между клетками лучей и сосудами

<i>Aceraceae</i>	<i>Moringaceae</i>
<i>Annonaceae</i>	<i>Myporaceae</i>
<i>Apocynaceae</i>	<i>Myricaceae</i>
<i>Balanopsidaceae</i>	<i>Nyssaceae</i>
<i>Barberidaceae</i>	<i>Ochnaceae</i>
<i>Buxaceae</i>	<i>Oliniaceae</i>
<i>Capparidaceae</i>	<i>Opiliaceae</i>
<i>Casuarinaceae</i>	<i>Pittosporaceae</i>
<i>Celastraceae</i>	<i>Polygalaceae</i>
<i>Compositae</i>	<i>Proteaceae</i>
<i>Crypteroniaceae</i>	<i>Rhamnaceae</i>
<i>Ebenaceae</i>	<i>Rosaceae</i> s. l.
<i>Epacridaceae</i>	<i>Rubiaceae</i>
<i>Gonystylaceae</i>	<i>Rutaceae</i>
<i>Goodeniaceae</i>	<i>Sabiaceae</i>
<i>Hippocastanaceae</i>	<i>Sapindaceae</i>
<i>Hippocrateaceae</i>	<i>Styracaceae</i>
<i>Malvaceae</i>	<i>Tamaricaceae</i>
<i>Meliaceae</i>	<i>Thymelaeaceae</i>
<i>Mimosaceae</i>	<i>Zygophyllaceae</i>

Для других семейств характерно присутствие у одних родов простых, у других — окаймленных пор. Причем иногда эти отличия хорошо увязываются с внутрисемейственными подразделениями, иногда же не стоят с ними ни в какой связи. Впрочем у многих семейств этот признак просто не прослежен.

112. Утолщение стенок клеток лучей:

а) стенки очень толстые;

- б) стенки значительной толщины;
- в) стенки незначительной толщины;
- г) утолщения неравномерные, создающие впечатление волнистости стенок.

Примечание. Отсутствие измерений клеточных оболочек лучей, произведенных в сколько-нибудь широких масштабах, не позволяет установить для этого признака объективный критерий, хотя многие древесины отличаются от других очень тонкими или, напротив, очень толстыми оболочками клеток лучей. Поэтому оценку «значительности» утолщений все еще приходится производить на глаз, что вносит определенный элемент субъективности. Волнистость стенок клеток лучей у двудольных в общем никогда не достигает таких отчетливых форм, которые она имеет в зубчатых лучевых трахеидах хвойных. Однако у некоторых пород (например у бука) этот признак все же выражен вполне отчетливо.

113. Содержимое клеток лучей:

- а) все или большинство клеток лишены содержимого;
- б) все или большинство клеток содержат крахмал или иные пластические вещества;
- в) все или большинство клеток содержат ядровые или раневые вещества.

Примечание. Исследование состояния пластических (или иных) веществ — достаточно сложная задача, некоторые стороны которой описаны нами в восьмой главе. Приведенными вариантами ответов на этот вопрос, разумеется, отнюдь не исчерпываются возможные случаи, заслуживающие фиксации. Однако при любом исследовании древесины желательно иметь хотя бы общее представление о состоянии находящихся в ней пластических, ядровых или раневых веществ (см. также примечание к № 14).

114. Наличие кристаллов:

- а) отсутствуют;
- б) встречаются в обычных клетках древесины (каких?);
- в) встречаются также или исключительно в особо кристаллоносных клетках древесной паренхимы и (или) лучей.

115. Форма кристаллов (указать хотя бы примерно форму кристаллов, встречаемость рафид, цистолитов и друз и т. д.).

Примечание к №№ 114 и 115. Кристаллы в древесине, особенно тропических пород, вполне обычное явление. В огромном большинстве они состоят из щавелевокислого кальция и кристаллизуются в правильной или ромбической сингониях. Сколько-нибудь планомерного изучения кристаллов в древесине не было, хотя для некоторых других частей растений (например в чешуе лука) оно дало интересные результаты. В некоторых древесинах встречаются особые формы кристаллических отложений: так, для семейства *Opiliaceae* характерно наличие цистолитов, представляющих собой выросты продольной стенки клеток лучей, окруженные углекислым кальцием. Рафиды щавелевокислого кальция были отмечены в древесине некоторых *Cuscutaceae* (Fevillea), *Dilleniaceae*, *Greyiaceae*, *Marcgraviaceae*, *Nyctaginaceae*, *Phytolaccaceae*, *Rubiaceae*, *Rutaceae*, *Saurauaceae*, *Tetrameristaceae*, *Urticaceae* (Lagrostea) и *Vitaceae*.

116. Наличие в трахеальных элементах отложений веществ (кроме кристаллов) [указать — в каких элементах — сосудах, трахеидах, волокнах либриформа — какие (форма, консистенция, цвет) вещества встречаются].

Примечание. Отложение в полостях трахеальных элементов как минеральных солей, так и различного рода органических веществ представляет собой редкое явление, заслуживающее фиксации, так как оно может представить интерес с самых различных точек зрения.

М а ц е р а ц и я

117. Состав древесины (проверить на препарате данные, полученные при исследовании срезов; наличие сосудов различных типов, вазичен-трических и сосудистых трахеид, волокнистых трахеид, волокон либриформа, перегородчатых и разъединенных волокон либриформа и трахеид, веретеновидной, тяжевой и лучевой паренхимы).

П р и м е ч а н и е. На хорошо приготовленном препарате мацерации могут быть отмечены почти все признаки, относящиеся к форме клеток и характеру утолщений их клеточной оболочки. Однако исследование этих признаков на срезе имеет то преимущество, что большинство из них на срезах точно ориентировано в пространстве, что нельзя установить на мацерированном материале. Тем не менее детальный просмотр препаратов мацерации необходим не только для ответов на нижеследующие вопросы, но и как очень действенный контроль всех предшествующих описаний. Кроме того, многие элементы всегда плохо различимы на срезах: например различие вазичен-тричных трахеид от мелких сосудов удобнее делать на мацерированном материале. Некоторые редкие структуры, например волокновидные сосуды, напоминающие волокнистые трахеиды, но несущие перфорации, встречающиеся у ряда представителей *Passifloraceae* (*Passiflora* и др.) и *Celastraceae* (*Evonymus*, *Celastrus*), могут быть замечены только на препаратах мацерации.

118. Форма члеников сосудов:
а) более или менее удлинённые;
б) более или менее короткие — бочковидные;
в) встречаются членики разной формы (какие?).
119. Наличие и форма клювов у члеников сосудов:
а) отсутствуют;
б) имеются короткие клювы;
в) имеются более или менее длинные клювы (указать их отношение к длине тела членика).

П р и м е ч а н и е. Систематическое значение этого признака мало исследовано, но возможно, что он не лишен интереса.

120. Окончания волокон:
а) гладкие;
б) зазубренные;
в) штыкообразные;
г) вилообразные;
д) встречаются различные типы окончаний волокон.

П р и м е ч а н и е. Возможно, что этот признак связан с некоторыми механическими свойствами древесины.

Образец описания древесины лиственных пород

Ж е л е з н о е д е р е в о , и л и ж е л е з н я к (*Parrotia persica* С.А.М.)

Древесина без подразделения на ядро и заболонь, розоватого цвета с коричневым оттенком, на свету буреющая. Внешние слои древесины окрашены светлее, чем центральные. Годичные слои не всегда достаточно отчетливо различимы; встречаются ложные годичные кольца. Сосуды и лучи простым глазом не различимы.

Древесина состоит из сосудов, волокнистых трахеид, тяжевой и лучевой паренхимы.

Сосуды одного типа, членики средней длины, диаметры их очень маленькие; сосуды тонкостенные; клювы обычно и короткие и длинные. Перфорации лестничные, расположены на боковых стенках; перекладин

в среднем от 8 до 12. Межсосудистая поровость супротивная и лестничная; поры довольно крупные, большей частью немногочисленные, иногда (особенно при лестничной поровости) редкие, свободные; окаймления или округлые или овальные, при лестничной поровости сильно вытянутые; внутренние отверстия пор или более или менее округлые или же в той или иной степени вытянутые, иногда до границы окаймления. Обычны поры с волокнистыми трахеидами. Спиральные утолщения отсутствуют.

Волокнистые элементы древесины представлены волокнистыми трахеидами, обнаруживающими весь ряд переходов от окаймленных пор с хорошо выраженным окаймлением до пор с плохо различимым окаймлением. Некоторые волокнистые трахеиды несут на всех стенках хорошо выраженные крупные окаймленные поры; окаймления у них более или менее округлые, внутренние отверстия щелевидные, но короткие, не достигающие до границы окаймления; оболочки таких волокнистых трахеид большей частью несколько более тонки по сравнению с оболочками волокнистых трахеид с неясно выраженными окаймленными порами, а окончания их более тупые. Другие волокнистые трахеиды имеют щелевидно окаймленные поры, окаймления их овальные, а внутренние отверстия часто доходят до границы окаймления; окончания волокнистых трахеид иногда зазубрены. Волокнистые трахеиды с неясно выраженными окаймленными порами, средней длины, волокнистые трахеиды с хорошо выраженными окаймленными порами иногда несколько короче — довольно короткие.

Древесина рассеяннососудистая; сосуды многочисленные,¹ в своем расположении не образующие никакого рисунка, преимущественно одиночные, реже в группах по два или по три; группы по два сосуда обычно представляют собой места соединения двух члеников сосудов. Очертания просветов округлые, овальные или несколько угловатые.

Переход от ранней древесины к поздней постепенный, сосуды незначительно уменьшаются в размерах и количестве по направлению к внешней границе годичного слоя. Граница годичного слоя выражена вполне отчетливо и составлена из узкой (1—2-рядной) полоски несколько сплюснутых в тангентальном направлении волокнистых элементов.

Древесная паренхима скудная, апотрахеальная — метатрахеальная, и, реже, диффузная. Метатрахеальная паренхима в виде коротких (в 3—5 клеток) цепочек, расположенных или параллельно границе годичного слоя или же под некоторым углом к ней. Клетки древесной паренхимы высокие, в каждом тяже 4—5 клеток.

Основная масса древесины состоит из волокнистых трахеид с толстыми и (реже) очень толстыми стенками. Объем полостей сосудов в древесине в средних по ширине годичных кольцах составляет 20%, объем полостей волокнистых трахеид 15%, общий объем клеточных оболочек (процент плотной массы) в среднем равен 55%; объем лучей варьирует от 8 до 10%.

Лучи умеренно многочисленные, гетерогенные, одно- и двухрядные, очень узкие и низкие, высотой до 25 клеток.

На поперечном срезе все лучи уже диаметров сосудов; при встрече с сосудами почти или вовсе не изгибаются; тангентальные стенки лучей прямые и косые; однорядные лучи часто четковидны; граница годичного слоя в луче совпадает с общей границей годичного слоя; при переходе из одного слоя в другой лучи не расширяются.

¹ Соответствие этих обозначений точным цифровым делениям приведено в последнем разделе главы четвертой.

На тангентальном срезе лучи двух типов: все или большинство однорядных лучей линейны, двурядные лучи веретеновидны. Однорядные лучи почти исключительно составлены из клеток, вытянутых по оси ствола; двурядные лучи имеют однорядные окончания, составленные из 1—2 или больше (реже более 5—6) вытянутых клеток; клетки двурядной части луча большей частью более мелкие, изодиаметрические.

На радиальном срезе однорядные лучи и однорядные окончания двурядных лучей составлены из стоячих клеток, высота которых в 2—3 раза превышает длину, а также из одного или нескольких слоев квадратных клеток. Двурядные участки двурядных лучей составлены преимущественно или исключительно из лежащих клеток, длина которых в 3—4 раза превышает их высоту. Пары пор между сосудами и лучами редкие, встречающиеся исключительно у стоячих и квадратных клеток, крупные, сильно вытянутые, по 5—6 пор в клетке, полукаймленные. Утолщения стенок клеток луча довольно значительные.

Ярусность в древесине железного дерева замечена не была; камедные ходы отсутствуют.

Глава четвертая

ИЗМЕРЕНИЕ АНАТОМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ ДРЕВЕСИНЫ ¹

Введение

В большинстве случаев, изучая древесину, необходимо производить те или иные измерения размеров отдельных элементов и их доли в пределах слоя прироста или определенного объема древесины.

Как объект измерения, так и методика измерений и подсчетов могут варьировать в зависимости от цели исследования и особенностей изучаемой древесины. Стандартизация «методики измерений» может оказаться только вредной, и в очень многих случаях заслугой исследователя как раз является разработка новых объектов и методов измерения. При пользовании микрометрической линейкой, планиметром или любым другим измерительным прибором надо учитывать некоторые особенности измеряемых объектов, без чего все измерения могут оказаться лишь напрасной потерей сил.

Размеры большинства элементов древесины и соотношение отдельных тканей в ней закономерно варьируют в зависимости от ряда факторов, и для получения более или менее достоверных результатов эти колебания всегда должны быть учитываемы. Сами по себе измерения элементов древесины, осуществляемые с помощью микрометрической линейки, не представляют каких-либо особенностей, отличающих их от обычной методики измерения под микроскопом, описанной во многих руководствах по анатомии растений и по технике микроскопических исследований. Поэтому мы не будем останавливаться здесь на этих вопросах, полагая их читателю известными. Некоторые особые приемы измерения, разработанные специально для древесины, излагаются нами ниже.

В основном каждый вид древесных и кустарниковых растений характеризуется определенным размером своих элементов и соотношением слагающих древесину тканей, часто отличающими его от других видов. Однако в древесине ствола и ветвей каждого экземпляра данного вида размеры элементов закономерно изменяются как с возрастом, т. е. по направлению от сердцевины к периферии, так и по направлению от почвы к кроне. На эти два основных типа изменений величин элементов древесины, связанных с закономерностями в работе камбия, накладываются как колебания в размерах в пределах слоя прироста (для древесин умеренных широт), так и колебания, связанные с влиянием условий произрастания. Поэтому, чтобы более или менее адекватно охарактеризовать размеры клеточных элементов той или иной породы, надо всегда учитывать наличие этих колебаний в размерах.

¹ Составили А. А. Яценко-Хмелевский и М. С. Гзырян.

Размеры и количество волокон в древесине и методы их измерения

Длина волокон, являющихся основным элементом древесины огромного большинства древесных растений как двудольных и хвойных, так и более древних, ныне живущих или вымерших групп растений — цикадовых, кордаитовых и т. д., изменяется в довольно широких пределах. У низших групп голосеменных она довольно значительная и достигает у цикадовых в среднем 6—8 мм (*Dioon spinulosum*), ископаемых кордаитовых и беннеттитовых (определенно по шлифам) — более 5 и гинкговых (*Ginkgo biloba*) — 3.5 мм. В группе хвойных, по произведенным в свое время Бэйли и Теппером (Bailey and Tupper, 1918) подсчетам на довольно обширном материале, средняя длина волокон в миллиметрах составляет:

у <i>Araucariaceae</i>	5.85±0.32
у <i>Taxodiaceae</i> (включая <i>Sciadopityaceae</i>)	4.76±0.31
у <i>Pinaceae</i>	3.49±0.07
у <i>Taxaceae</i> (включая <i>Podocarpaceae</i> и <i>Cephalotaxaceae</i>)	2.82±0.15
у <i>Cupressaceae</i>	2.74±0.10

У двудольных, в связи с огромным количеством родов и видов и разнообразием в условиях существования, колебания в размере волокна еще более значительны. Измерения, проведенные у 534 видов, относящихся к самым различным семействам, приведены в табл. 3. Данные этой таблицы показывают, что средняя длина волокон двудольных (1.317 мм) довольно значительно уступает средней величине волокон в каждой из приведенных выше пяти групп хвойных, хотя некоторые двудольные по длине волокна мало уступают или даже превосходят некоторые хвойные породы.

Длина волокна в значительной степени превышает длину камбиальных клеток, из которых они образуются. При этом, однако, у двудольных существует весьма любопытная закономерность, заключающаяся в том, что по мере укорочения длины камбиальных клеток длина образуемых ими волокон, абсолютно уменьшаясь, относительно (к длине камбиальной клетки) увеличивается. Эта закономерность показана в табл. 4, основанной на измерениях 276 родов 111 различных семейств *Dicotyledones*.

Все приведенные цифры основаны на средних измерениях у образцов, более или менее одинаковых по возрасту и положению в стволе (поскольку это было возможно при столь обширном материале). Однако сделанные за

последнее время в Австралии наблюдения показали, что в древесине с выраженными слоями прироста, в пределах каждого слоя от ранней границы годичного кольца к поздней, наблюдаются вполне отчетливые изменения в длине волокон. Эти различия до сих пор оставались недоста-

ТАБЛИЦА 3
Средняя длина волокна
у различных видов
двудольных

[По Меткафу и Чок (Metcalfe and Chalk, 1950)]

Длина воло- кон (мм)	Виды	
	количество	процент
0 —0.299	3	0.5
0.3—0.599	99	7.3
0.6—0.899	87	16.3
0.9—1.199	125	23.4
1.2—1.499	111	20.8
1.5—1.799	80	15.0
1.8—2.099	31	5.8
2.1—2.399	27	5.1
2.4—2.699	14	2.6
2.7—2.999	12	2.2
3.0—3.299	3	0.6
3.3—3.599	2	0.4
Всего	534	100

Примечание. Среднее арифметическое 1.317 мм; средняя взвешенная 1.132 мм.

ТАБЛИЦА 4

Соотношение между длиной волокон и длиной камбиальных клеток у двудольных

Средняя длина волоконна (μ) (а)	Средняя длина камбиальной клетки (μ) (б)	Соотношение (а:б)	Средняя длина волоконна (μ) (а)	Средняя длина камбиальной клетки (μ) (б)	Соотношение (а:б)
548	150	3.65	1871	1350	1.38
882	250	3.52	2410	1450	1.66
950	350	2.72	1970	1550	1.27
1088	450	2.30	2520	1650	1.53
1127	550	2.05	2608	1750	1.49
1163	650	1.78	—	1850	—
1300	750	1.73	2450	1950	1.25
1370	850	1.61	2466	2050	1.20
1463	950	1.54	—	2150	—
1530	1050	1.46	2719	2250	1.20
1828	1150	1.58	—	2350	—
1804	1250	1.44	2979	2450	1.19

ТАБЛИЦА 5

Различия в длине волокон в ранней и поздней частях одного и того же годичного слоя у некоторых древесных двудольных

Вид	Средняя длина волокна (μ)		Различие по длине волокон в ранней древесине (%)
	первые слои ранней древесины	последние слои поздней древесины	
Эвкалипты с хорошо выраженными годичными кольцами:			
<i>Eucalyptus gigantea</i> Hook f.	0.71	1.15	62
<i>E. regnans</i> F. et M.	0.81	1.19	47
<i>E. dalrympleana</i> Maiden	0.97	1.28	32
<i>E. pauciflora</i> Sieb.	0.70	1.00	43
Кольцесосудистые породы:			
<i>Castanea sativa</i> Mill.	0.62	1.35	118
<i>Quercus robur</i> L.	0.71	1.33	87
<i>Fraxinus excelsior</i> L.	0.51	1.46	186
<i>Ulmus campestris</i> L.	0.72	1.54	114
<i>Cedrela toona</i> Roxb. var. <i>australis</i> C. D. C. .	0.75	1.37	83
Рассеяннососудистые породы:			
<i>Tectona grandis</i> L. f.	0.93	1.34	44
<i>Fagus silvatica</i> L.	1.18	1.44	22
<i>Populus tremuloides</i> Michx.	0.83	1.28	54
Породы с очень слабо выраженными слоями прироста:			
<i>Castanea javanica</i> Blume	1.17	1.27	8.5
Породы без слоев прироста:			
<i>Eucalyptus deglupta</i> Blume	Различий нет		
<i>E. grandis</i> (Hill.) Maiden	» »		
<i>Lithocarpus perclusa</i> Mgf.	» »		

точно исследованными. Приведенные графики (рис. 42 и 43) показывают, что хотя общая закономерность заключается в увеличении длины волокон по направлению к поздней границе годичного слоя, сам ход этого изменения у различных пород может быть совершенно различен. Чем менее ясно выражены слои прироста у древесной породы, тем меньше отличия между волокнами ранней и поздней древесины; у тех тропических пород, у которых слои прироста вообще отсутствуют, заметных отличий в длине волокна в разных участках древесины вообще не обнаружено. В табл. 5 приведены данные, показывающие эти различия у некоторых лиственных пород различных типов строения древесины. Есть указания, что эта закономерность относится и к хвойным породам, хотя она у них выражена несколько менее отчетливо (что, возможно, зависит и от мацерации слишком толстых пластинок древесины).

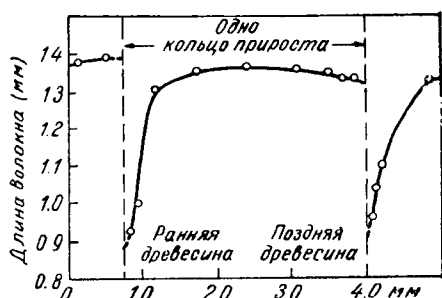


Рис. 42. Различия в длине волокон в пределах одного годичного слоя у тополя (*Tectona grandis*).

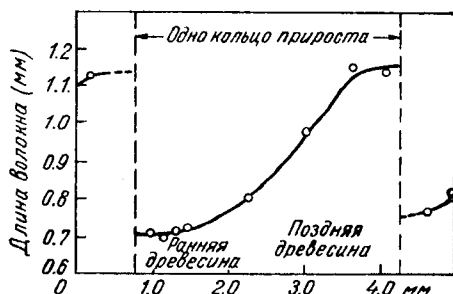


Рис. 43. Различия в длине волокон в пределах одного годичного слоя у эвкалипта (*Eucalyptus gigantea*).

Изменения длины волокон с возрастом дерева известны очень давно, так как они достаточно резки. Как у хвойных, так и у лиственных длина волокон на данном уровне ствола меньше всего в молодой древесине (около сердцевины) и затем с возрастом увеличивается. Нарастание этого увеличения, как правило, сначала идет быстро, затем замедляется до тех пор, пока не будет достигнут определенный максимум, после которого длина остается неизменной или подвергается более или менее значительным, но обычно лишенным какой-либо направленности колебаниям. Возраст, при котором достигается максимальная длина, различен для различных пород (или иногда даже для различных экземпляров одного и того же вида). Для некоторых видов сосен он был установлен в 40 лет, для бука в 60 лет, для березы и тополей в 40 лет, для клена в 50 лет, но вполне возможно, что эти пределы могут в значительной мере варьировать в различных условиях роста. Различия между длиной волокна в молодой и зрелой древесине, естественно, не одинаковы на различных уровнях и более всего выражены у основания ствола (но обычно все же на некотором расстоянии от уровня почвы). Так, в столетнем стволе тополя в пятом годичном кольце длина волокна составляла 1038 мм, а в сотом — 1455 мм. Подсчеты, произведенные Бэйли и Тэпсером, показали, что в среднем длина волокон в первых годичных слоях и в зрелой древесине составляет для хвойных соответственно 0.90 и 3.53 мм и для двудольных — 0.69 и 1.20 мм, т. е. что эти различия у хвойных выражены резче, чем у лиственных. Среди последних нет разницы между породами, имеющими

ясно выраженные кольца прироста и лишенными их. На рис. 44 изображена характерная кривая этих изменений в длине трахеид у *Pinus radiata*.

По направлению от почвы вверх длина элементов в каждом отдельном годичном кольце увеличивается до определенной высоты ствола, после которой она остается постоянной, варьирует или даже уменьшается. Абсолютные значения этих различий меньше, чем в случае изменений длины с возрастом. Так, у бука максимальная длина волокон наблюдается примерно на высоте около 7—8 м, где она составляла в одном случае 1.35 мм (при длине волокон у основания в том же годичном кольце 1.30 мм), а на высоте 12 м длина волокон падает до 1.26 мм. У многих пород максимальная длина волокон была отмечена также на высоте 7—8 м. Однако это отнюдь не общее правило, так как, например, для эвкалиптов (высота

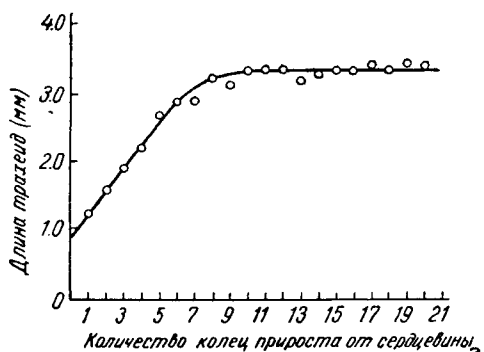


Рис. 44. Увеличение длины трахеид с возрастом на одном уровне ствола сосны (*Pinus radiata*).

которых часто значительно превышает высоту других пород) максимальная длина волокон достигается обычно на высоте 15—16 м, затем начинает уменьшаться (рис. 45).

Относительно незначительные различия в длине волокон по высоте ствола часто приводят к тому, что они остаются незамеченными и, например, Р. Гартиг (Hartig, 1898) для *Quercus robur*, О. Штауффер (Stauffer, 1892) для немногих видов берез, Р. Причард и В. Бэйли (Prichard and Bailey, 1916) для *Carya alba*, И. Коллман (Kollman, 1941) для ясеня нашли, что длина волокон по направле-

нию от почвы к кроне не увеличивается, а уменьшается. Однако вполне возможно, что эти результаты связаны с неточностью при отборе образцов для исследования и неучетом изменений в длине волокна в пределах слоя прироста.

Чтобы суммировать наши данные об изменениях в длине волокон по двум осям ствола, приведем составленную И. Биссетом и Г. Дадсуэллом (Bisset and Dadswell, 1949) диаграмму (рис. 45), показывающую характер изменений длины волокон в стволе 50-летнего эвкалипта, достигшего высоты в 50 м. Эти сведения имеют то преимущество, что они получены только для волокон самых последних слоев поздней древесины, и, следовательно, возможность искажений в них сведена к минимуму.

Как правило, длина волокон в ветвях меньше, чем в стволе, причем в различных ветках длина может быть различной в зависимости от длины волокон в том участке ствола, от которого отходит данная ветка. В узлах молодых стеблей и веток, а также в участках ствола, от которых отходят ветви, волокна почти всегда значительно короче, чем в частях стебля, свободных от сучьев. Например, у 25-летней сосны в месте прикрепления веток длина трахеид составляет 2.2 мм, в 15 см от мутовки — 3.6 и в 25 см — 3.8 мм. Эти же различия, хотя и в несколько ослабленной форме, могут быть констатированы и для двудольных. Например у березы длина волокна соответственно составляет 1.2 и 1.7 мм. В «древесине сжатия», встречающейся в стволах и ветвях хвойных пород, волокна всегда короче, чем в «древесине растяжения».

На длину волокна влияют, кроме того, условия произрастания дерева. Более подробно эти данные будут изложены нами в главе, посвященной экологической анатомии древесины, сейчас же ограничимся ука-

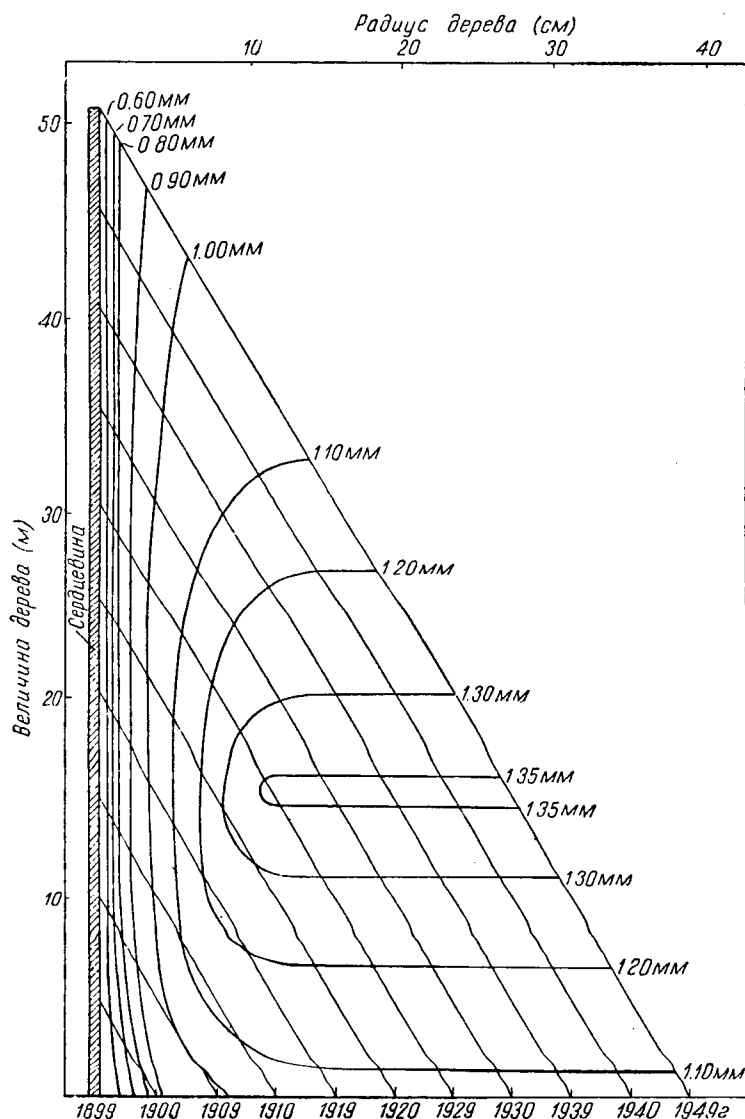


Рис. 45. Различия в длине волокон на одном стволе эвкалипта (*Eucalyptus regnans*) высотой 50 м и диаметром 8 м. Для измерения выбрана западная сторона ствола и волокна самой поздней части годичного слоя.

занием, что угнетение дерева, связанное с уменьшением ширины годичного кольца, как правило, приводит также к укорочению волокон.

Из размерностей, характеризующих волокно, лучше всего изучена его длина. Остальные величины — толщина оболочки, размер полостей и т. д., несмотря на очевидное их значение, исследованы еще очень плохо.

В пределах слоя прироста у всех пород, обладающих этим признаком, наблюдается более или менее постепенное увеличение толщины оболочки и уменьшение полости волокна по направлению от ранней границы слоя к поздней. На этом главным образом и основана возможность различения годовичных слоев. Однако изменение этих величин по двум осям ствола нам известно только в самых общих чертах. Считается установленным, что в молодой древесине волокна менее толстостенны и более широкополостны, чем в зрелой, и что аналогичные же закономерности имеют место и по высоте от основания дерева к кроне, в пределах которой, напротив, волокна вновь становятся более тонкостенными и имеют более широкие полости. Однако каково абсолютное и относительное значение этих отличий и насколько эти закономерности являются столь же общими, как и закономерности, управляющие изменениями длины волокна по двум осям ствола, в настоящее время сказать еще трудно.

В древесине многих лиственных пород имеются волокна двух и даже иногда трех типов. Изменения в соотношениях этих типов волокон изучены также довольно плохо. У бука, где помимо волокон либриформа имеются также и волокнистые трахеиды, число последних довольно значительно в молодой древесине. С возрастом и с высотой ствола оно уменьшается, в кроне же вновь увеличивается. Насколько это верно и для других пород, имеющих в составе древесины волокна двух типов, еще не установлено.

Из всего сказанного можно установить некоторые общие правила, которых необходимо придерживаться при производстве измерений длины волокна, толщины их оболочек и т. д., чтобы получить достоверный цифровой материал. Безусловно, если исследователь стремится охарактеризовать только небольшой кусок древесины, находящейся в его распоряжении, ему нет необходимости принимать особые предосторожности при выборе участка для проведения измерений. Но если на основании своих измерений он хочет получить сравнительные данные или указать величины, которые, по его мнению, должны будут характеризовать определенный вид или род или хотя бы группу растений одного вида, он должен весьма тщательно выбирать свой материал.

При измерении длины волокон ни в коем случае не следует мацерировать любой кусок древесины. Это можно делать только для получения весьма грубых, сугубо ориентировочных данных. Как правило, для мацерации, как и вообще для изготовления препаратов с целью микроскопического исследования, должны быть отобраны участки зрелой древесины, не несущие следов сучков, отходящих ветвей или любых других нарушений структуры, с годовичными кольцами нормальной для данной породы ширины (если только изучение этих отклонений не составляет цели измерений). Весьма желательно при этом точно знать (и указывать при публикации измерений) возраст того слоя, из которого взят мацерированный материал, высоту места взятия образца над уровнем почвы и ширину годовичного слоя. Эти данные при расхождении их с данными других исследований часто могут объяснить выявленные отличия, а главное такие измерения всегда могут быть повторены и проверены. Не следует мацерировать кусок древесины, содержащий два или более годовичных слоя или часть одного слоя и часть другого. Необходимо при помощи острого ножа выколоть кусок древесины (высотой в 1—2 см) точно по годовичному слою, что никаких особых технических трудностей не представляет, и затем при необходимости мацерировать отдельно раннюю и позднюю части слоя, что возможно даже для таких пород, как самшит, где годович-

ные слои редко превышают в ширину один миллиметр. В случае широких колец вполне целесообразно отдельно мацерировать и среднюю часть слоя. Такой отбор образцов может дать строго однородный материал, вполне пригодный для любых сравнительных целей. Во многих случаях вовсе нет необходимости иметь данные о длине элементов ранней, поздней и средней частей слоя. Может быть, вполне достаточно иметь одну цифру, но это должна быть не средняя, полученная из смешанных в неизвестной пропорции ранних и поздних волокон, а число только ранних, только поздних или скорее всего только волокон из средней части слоя.

Часто полагают достигнуть необходимой степени точности, увеличивая число измерений и подвергая их тщательной вариационно-статистической обработке. Однако никакие манипуляции с цифрами не сделают их более достоверными, если они не отражают реальных связей, существующих в природе. Поэтому тщательный отбор материала гораздо более важен, чем большое количество измерений; выдвигаемое же рядом авторов требование измерять 100 или даже 300 волокон в каждом образце скорее всего связано с недостаточным вниманием, уделяемым ими однородности получаемого материала, в частности различиям между длиной волокон в пределах одного слоя прироста. При учете этого фактора в большинстве случаев 50 измерений вполне достаточно для получения надежных средних.

Те же соображения, что были развиты по поводу измерения длины волокон, нужно привести и для измерения толщины оболочек и ширины (диаметра) полости. В этих случаях измерения всегда предпочтительнее вести на поперечном срезе, точно указывая местоположение образца, ширину и участок годичного слоя, в котором проводятся измерения. Обычно измеряют две оболочки двух рядом лежащих волокон (если они относятся к одному типу), а полученную величину делят пополам. Это делается потому, что межклетчатная пластинка иногда бывает недостаточно ясно различима и определение толщины оболочки одной клетки может привести к искажениям. Измеряется обычно наибольший диаметр полости — радиальный или тангентальный. Впрочем, это правило не применимо к волокнам с щелевидной полостью, где надо указывать длину и (если это возможно) ширину щели.

Размеры и количество сосудов в древесине и методы их измерения

Размер и количество сосудов в древесине двудольных варьируют так же, как размер волокон. В табл. 6—8 приведены данные о средних диаметрах сосудов у 1580 видов, средних длинах члеников сосудов у 600 видов и среднем количестве сосудов у 1700 видов двудольных растений. Эти сведения достаточно отчетливо показывают, насколько перечисленные признаки могут быть различными в различных древесинах.

Длина члеников сосудов должна определяться от конца одного клюва до конца другого, а не от одной перфорации до другой, так как именно такая «полная длина» примерно соответствует длине камбиальной клетки, образовавшей членик. Таким образом, клювы не представляют собой выростов члеников, но возникают на молодом сосуде под давлением окружающих его элементов древесины. У большинства рассеяннососудистых древесин все членики сосудов по длине равны или несколько длиннее камбиальных клеток, в то время как у кольцесосудистых древесин членики сосудов ранней древесины несколько короче камбиальных клеток, а членики поздней древесины равны им.

ТАБЛИЦА 6¹

Средний диаметр сосудов
у различных видов
двудольных

Диаметр со- судов (μ)	Виды	
	количество	процент
0—39	149	10.0
49—79	609	40.7
80—119	311	20.7
120—159	231	15.4
160—199	199	7.9
200—239	57	3.8
240—279	13	0.9
280—319	8	0.5
320—359	2	0.1
360—399	1	0.01
Всего	1580	100.0

Примечание. Среднее арифметическое 93.99 м, средняя взвешенная 79.5 м.

ТАБЛИЦА 7¹

Средняя длина члеников
сосудов у различных ви-
дов двудольных

Длина члени- ков сосудов (мм)	Виды	
	количество	процент
0 —0.199	30	5.0
0.2—0.399	159	26.6
0.4—0.599	163	27.2
0.6—0.799	95	15.8
0.8—0.999	51	8.5
1.0—1.199	35	5.8
1.2—1.399	26	4.3
1.4—1.599	13	2.2
1.6—1.799	15	2.5
1.8—1.999	4	0.7
2.0—2.199	5	0.8
2.2—2.399	2	0.3
2.4—2.599	2	0.3
Всего	600	100.0

Примечание. Среднее арифметическое 0.649 мм, средняя взвешенная 0.533 мм.

членики сосудов молодой древесины имеют среднюю длину 0.45 ± 0.2 мм,

ТАБЛИЦА 8¹

Среднее количество сосу-
дов или групп сосудов
на 1 мм² у различных ви-
дов двудольных

Количество сосудов	Виды	
	количество	процент
0—1	65	3.8
2—3	194	11.4
4—5	184	10.8
6—7	153	9.0
8—9	142	8.4
10—19	361	21.20
20—29	180	10.60
30—39	110	6.50
47—79	70	4.13
50—59	42	2.47
60—69	48	2.82
70—79	19	1.12
80—89	20	1.17
90—99	16	0.94
100—149	55	3.24
150—199	15	0.88
200—249	12	0.70
250—299	8	0.47
300—349	5	0.30
350—399	0	0.0
400—499	1	0.06
Всего	1700	100.0

Примечание. Среднее арифметическое 31.25.

Так же как и волокна, членики сосудов подвержены закономерным изменениям по двум осям дерева. С возрастом (от центра к периферии) увеличиваются длина и диаметр члеников, но увеличение это в большинстве случаев происходит медленнее, чем увеличение длины волокон. Максимумы размеров члеников наблюдаются в более зрелом возрасте, после чего длина и диаметр члеников остаются постоянными или показывают более или менее значительные колебания. В среднем у двудольных различия в длине члеников сосудов в молодой и зрелой древесине довольно значительны (хотя и уступают этим же различиям у волокон):

¹ По Меткафу и Чок.

в то время как в зрелой древесине эта длина составляет 0.61 ± 0.2 мм. В количестве сосудов таких четких закономерностей не наблюдается, но во многих случаях может быть констатировано увеличение сосудов с возрастом.

По направлению от почвы к кроне в одном и том же годичном слое также наблюдается некоторое увеличение диаметра и длины члеников сосудов до определенной высоты ствола. Однако различия в этом случае гораздо менее отчетливы, чем в случае длины волокон (и увеличения диаметра и длины члеников с возрастом), и можно полагать, что для некоторых пород они вообще отсутствуют или проявляются только в некоторых определенных условиях роста.

Вообще как длина члеников сосудов, так и особенно их диаметр и общее их количество на единицу площади поперечного среза значительно более варьируют в зависимости не только от конкретных условий место-произрастания данной древесной породы, но и от климатических условий года образования кольца и от условий водоснабжения той или иной стороны ствола (наличия неравномерной корневой системы и пр.). Поэтому внутренние закономерности, связанные с работой камбия и в значительной мере определяющие размеры волокон в той или иной точке ствола или кроны, здесь постоянно затушевываются более энергичными воздействиями, идущими извне. Так как изменения в размерах и в количестве сосудов, связанные с особенностями роста дерева, представляют значительный интерес для древесиноведения и лесоводства, мы рассмотрим этот вопрос более или менее подробно в специальной части нашей книги.

В пределах каждого отдельного годичного кольца уменьшение диаметров по направлению от ранней границы к поздней большей частью бывает настолько очевидно даже для рассеяннососудистых пород, что существование этой закономерности никогда ни у кого не вызывало сомнения. Менее ясен вопрос с длиной члеников сосудов. Для кольцесосудистых пород увеличение длины члеников по направлению от ранней границы к поздней большей частью выражено весьма отчетливо, и даже без особых предосторожностей в мацерации образцов древесины этого типа можно отличать «короткие и широкие» сосуды ранней древесины от «узких и длинных» члеников поздней. У рассеяннососудистых древесных растений, во всяком случае в некоторых породах, могут быть отмечены те же отличия, но в более слабой степени. Является ли это общим правилом, в настоящее время сказать трудно, потому что (как это ни удивительно для такого относительно простого вопроса), о длине члеников сосудов в литературе имеется очень мало достоверных данных. Измерения длины члеников должны обязательно производиться на мацерированном материале. Только при этом можно установить точную длину члеников от конца одного клюва до другого, которая соответствует длине членика на первых стадиях его дифференциации. Именно эти размеры показывают те закономерные изменения, о которых мы говорили выше. Измерения длины члеников на срезах от конца (или середины) одной перфорации до другой дают недостоверные, сильно варьирующие величины, так как место появления перфорации на стенке сосуда в значительной мере зависит от случайностей в приращении двух члеников сосуда друг к другу.

Измерения диаметра просвета сосудов могут производиться как в тангентальном, так и в радиальном направлениях. Однако специально проведенные наблюдения показали, что тангентальные диаметры значительно менее подвержены индивидуальным вариациям, чем радиальные. Это, надо полагать, связано с боковым давлением окружающих клеточных

элементов на формирующиеся сосуды, скорее всего приводящим к изменениям именно в радиальных диаметрах.

Количество сосудов обычно подсчитывается двумя способами, дающими принципиально различные результаты. При одном способе определяется (в процентах) площадь, занятая на поперечном срезе просветами сосудов. Эта величина соответствует объему (в процентах) полостей сосудов в данном куске древесины. При другом способе подсчитывается число сосудов в поле зрения или на специальной сетке, переводимое затем на 1 мм^2 площади поперечного среза. Оба показателя представляют интерес с разных точек зрения и должны приводиться вместе при любом более или менее детальном исследовании древесины. Ввиду того, что вычисление процента (или объема) сосудов представляет некоторые специфические трудности,¹ иногда ограничиваются только приведением данных о числе сосудов на 1 мм^2 . В зарубежной практике в этом последнем случае за единицу подсчета принимают не только одиночные сосуды, но и сомкнутые группы сосудов, мотивируя это трудностями, возникающими при подсчете каждого отдельного сосуда в группе. Эту практику нельзя считать удачной: она позволяет каждому исследователю решать без твердых критериев, какие группы сосудов считать за один сосуд, а какие за собрание самостоятельных сосудов. Поскольку имеются все переходы между сосудами, соприкасающимися друг с другом лишь незначительным участком своей оболочки и тесно прижатыми друг к другу, то однозначное решение этого вопроса действительно может представить значительные трудности. С другой стороны, произвол в этом отношении может совершенно обесценить все произведенные измерения. Мы считаем целесообразным все же на единице площади поперечного среза подсчитывать все просветы сосудов, независимо от того, собраны ли они одиночно, в цепочках или в группах, принимая за отдельный сосуд просвет, достаточно четко отграниченный от других своей собственной оболочкой. В огромном большинстве случаев при наличии более или менее удовлетворительных срезов никакие сомнения при этом не возникают. Иногда имеется опасение спутать сосуды с вазоцентрическими или сосудистыми трахеидами. Однако в подобных случаях, поскольку функционально и структурно (за исключением присутствия перфораций) эти элементы очень близки к сосудам, их следует подсчитывать вместе с этими последними. Поскольку в описании вместе с числом мелких сосудов всегда будут указываться и их средние диаметры, то те относительно большие цифры, которыми иногда будет выражаться их количество на 1 мм^2 , никого в смущение не приведут. Если в древесине имеется два более или менее резко разграниченных по размерам типа сосудов, то число их на единицу площади должно подсчитываться отдельно. Наконец, в тех древесинах, где главная масса сосудов расположена одиночно, часто встречаются парные просветы, представляющие собой в действительности поперечное сечение места причленения двух члеников одного сосуда. В тех случаях, когда один из члеников различим только в виде небольшого узкого просвета, таким просветом может быть лучше пренебречь, но если два просвета примерно одного сечения, их надо считать за два просвета, так как парные сосуды, идущие около друг друга на значительном протяжении, встречаются очень часто. Только при соблюдении указанных правил можно достигнуть того, что измерения, произведенные одним исследователем, будут правильно истолкованы другим.

¹ См. об этом ниже, в конце настоящей главы.

При более или менее беглом описании древесины вполне возможно ограничиться указанием числа сосудов на единицу площади, средних тангентальных диаметров их и длины члеников, причем эта последняя величина может быть даже опущена. В зависимости от целей исследования во многих случаях все же приходится эти измерения значительно расширять. Так, для всех работ в области технической и экологической анатомии особенно важным является удельный объем сосудов (процент объема, занимаемого сосудами в древесине — в годичном слое или части его). Для систематических, диагностических, а иногда и других целей могут представить интерес точные размеры также и отдельных элементов членика сосуда — толщина его оболочки, размер пор, величина перфорации и т. д.

Иногда представляет интерес подсчитать (в процентах) число одиночных сосудов по отношению к сосудам в группах или в цепочках, количество отдельных просветов в цепочках различной длины или в более или менее крупных группах. Эти подсчеты обычно производятся на нескольких полях зрения для получения более или менее достоверных средних данных, причем надо стремиться производить подсчеты в годичных кольцах примерно равного возраста и равной ширины. Получаемые цифры иногда довольно постоянно характеризуют определенные группы видов или даже рода.

Толщина оболочки одиночных сосудов, естественно, должна измеряться на поперечном срезе от полости до срединной пластинки. Однако и при наличии сосудов в группах желательно измерять не только толщину оболочки в месте соприкосновения двух просветов, но и в участках, где они соприкасаются с волокнами, так как замечено, что у некоторых пород оболочка сосудов утолщается в соседстве с волокнами. Толщина оболочки часто является хорошим диагностическим признаком, который характеризует собой целые роды или близкие виды одного рода, причем утолщение оболочек сосудов часто развивается совершенно независимо от утолщения оболочек волокон. Поэтому в древесине с очень толстостенными волокнами могут быть встречены тонкостенные сосуды и наоборот, хотя последнее бывает относительно редко.

Величина пор является обычно очень постоянным признаком для многих родов и целых семейств. Так, семейство *Opiliaceae* константно характеризуется очень мелкими порами, мелкие поры свойственны и всем видам *Betula* и т. д. К сожалению, измерений размеров пор в сосудах в сколь угодно широких масштабах не было, и пока нет возможности судить о колебаниях этого признака в пределах класса покрытосеменных. Обычно поры, диаметр окаймления которых меньше 4 μ , считают мелкими; но какой размер установить, чтобы разграничить крупные поры от средних, без соответствующих данных сказать трудно.

Измерение пор надо производить на продольных (радиальных или тангентальных срезах), однако обязательно указывая, на каком именно срезе они выполнены, так как иногда на различных стенках встречаются поры разного размера. У округлых пор измеряется диаметр окаймления, у вытянутых — длина и ширина окаймления, для щелевидных внутренних отверстий часто бывает интересно указать длину щели (среднюю и максимальную); округлые внутренние отверстия можно измерять только при больших увеличениях, так как обычно они составляют всего доли микрона.

Величина (высота) перфорационных пластинок или отдельных перфораций также измерялась довольно редко, хотя значение размеров перфо-

раций — отверстий, через которые проходит вода, для суждения о многих свойствах древесины вполне очевидно. Высота перфорации находится в довольно тесной корреляционной зависимости от длины членика сосуда, как это показано в табл. 9, основанной, правда, на довольно ограниченном количестве измерений. Уточнение этих наблюдений путем соответствующих измерений было бы желательно. Перфорации естественно измеряются на радиальных срезах, причем рекомендуется измерять не

ТАБЛИЦА 9

Связь между размером члеников сосудов и высотой перфорационной пластинки

Перфорации	Длина члеников сосудов (μ)	Диаметр члеников сосудов (μ)	Средний диаметр сосудов (μ)	Средняя высота перфорационной пластинки (μ)
Простые . .	менее 350 (ср. 267)	менее 100	63	24
		более 100	139	37
	350—500 (ср. 440)	менее 90	43	36
		более 90	122	46
	более 500 (ср. 616)	менее 100	65	41
		более 100	161	61
Лестничные .	менее 1000 (ср. 803)	менее 60	48	113
		более 60	82	129
	1000—1500 (ср. 1268)	менее 55	47	157
		более 55	79	182
	более 1500 (ср. 2045)	менее 90	75	300
		более 90	113	436

только их высоту, но и поперечник. Определение сечения перфорации или общей площади всех отдельных перфораций лестничной (а также сетчатой или эфедронидной) перфорационной пластинки, насколько нам известно, никогда не производилось.

Размеры и количество паренхимы в древесине и методы ее измерения

В то время как у хвойных размер и отчасти количество лучей у различных родов и видов варьируют в относительно небольших пределах, у двудольных эта ткань показывает весьма значительное разнообразие. В табл. 10 и 11 приведены средние данные о различиях в ширине и количестве лучей у многих видов двудольных, показывающие, как велико может быть разнообразие этих признаков.

В отличие от волокон и сосудов, показывающих закономерные изменения в размерах и количестве по двум осям ствола, для лучей такие за-

кономерности до сих пор не были установлены, хотя некоторые авторы, стремясь уточнить этот вопрос, вели в указанном направлении наблюдения за многими видами древесных растений. Возможно, что эти измерения производились по недостаточно обдуманной и разработанной методике, но в настоящее время можно считать вполне вероятным, что у различных пород число и размер лучей по двум осям дерева изменяются, не подчиняясь каким-либо общим закономерностям. Так, у кленов, черешни и некоторых других деревьев, число лучей на 1 мм уменьшается от центра к периферии, в то время как у других пород (каштан, черемуха) их число, напротив, в этом направлении возрастает. Также различен характер изменений в различных участках ствола для соотношения однорядных и многорядных лучей и их размера (высоты и ширины). Поэтому ко всем количественным признакам для лучей следует относиться с большой осторожностью, всегда выбирая для измерений зрелую древесину стволов.

ТАБЛИЦА 10¹

Максимальная ширина лучей у различных видов двудольных

Максимальная ширина лучей (μ)	Виды	
	количество	процент
0—19	82	12.6
20—39	105	25.5
40—59	163	25.1
60—74	87	13.4
80—99	47	7.2
100—119	30	4.6
120—139	14	2.16
140—159	11	1.7
160—179	7	1.07
180—199	6	0.9
200—219	4	0.01
220—239	3	0.46
240—259	3	0.46
260—279	4	0.60
280—299	1	0.15
300—399	10	1.53
400—499	3	0.45
500—599	2	0.3
600—699	4	0.6
700—799	8	0.46
800—899	1	0.15
Всего	590	100.0

Примечание. Среднее арифметическое 63.5, средняя взвешенная 49.5 м.

ТАБЛИЦА 11¹

Среднее количество лучей на 1 мм у различных видов двудольных

Количество лучей	Виды	
	количество	процент
0—1.9	27	1.5
2—3.9	125	7.0
4—5.9	189	10.5
6—7.9	234	13.0
8—9.9	288	16.0
10—11.9	241	13.4
12—13.9	226	12.5
14—15.9	178	9.9
16—17.9	109	6.1
18—19.9	82	4.6
20—21.9	58	3.2
22—23.9	25	1.4
24—25.9	9	0.5
26—27.9	8	0.4
28—29.9	0	0.0
30—31.9	1	0.01
Всего	1800	100.0

Примечание. Среднее арифметическое 10.15, средняя взвешенная 10.2.

Измерения высоты и ширины лучей обычно производятся в количестве клеток (слоистость и рядность лучей) и в микронах. Два эти способа измерения отнюдь не должны заменять друг друга, так как в некоторых случаях они могут дать совершенно различные результаты. Вполне понятно, что луч, составленный из многих слоев мелких лежащих клеток, может быть более низким, чем луч, составленный всего из нескольких высоких

¹ По Меткафу и Чок.

стоячих клеток. Поэтому при любом описании древесины необходимо указывать, кроме высоты и ширины луча в клетках, также и абсолютные его размеры. Высота и ширина луча измеряются на тангентальных срезах, так как этот признак здесь выражен с наибольшей отчетливостью. Высота измеряется по середине луча, ширина — в наиболее широком месте.

Последнее требование важно для единообразия, поскольку самое широкое место луча может быть обычно установлено без труда, в то время как требование измерять луч по середине высоты может во многих случаях (например при наличии только одного однорядного окончания) привести к различным толкованиям. Сдвоенные и строенные лучи должны рассматриваться как один луч, в то время, как в агрегатных лучах измеряются как отдельные лучи, так и весь комплекс в целом.

Количество лучей подсчитывается на линейку, располагаемую на поперечном или тангентальном срезе: в первом случае перпендикулярно лучам, во втором — перпендикулярно их высоте. При достаточно большом количестве измерений и однородном материале получаемые обоими путями результаты должны быть совершенно одинаковы. Количество лучей, пересекаемое линейкой после выведения средних, пересчитывается на 1 мм — это та величина, которая наиболее часто употребляется в древесиноведении. В старых работах, особенно немецких, иногда приводилось количество лучей на 5 мм. Переход от одной величины к другой, надо думать, ни для кого не представит затруднений. Измерения количества лучей на тангентальном срезе представляют некоторые преимущества перед измерениями на поперечном, так как при этом можно одновременно подсчитать и соотношение лучей различного типа (различной рядности и слойности, с однорядными окончаниями и без них и т. д.), которые затем удобно выразить в процентах к общему числу лучей. В качестве общего правила надо принять, что при этих подсчетах учитываются все лучи, так или иначе коснувшиеся линейки, а не только пересеченные ею. Как можно судить по имеющимся данным, цифры эти для одного куска древесины мало варьируют, и чтобы получить достоверные результаты, достаточно измерить 20—25 положений линейки.

Измерение клеток лучей во многих случаях может представить некоторый интерес, хотя оно производится очень редко. Обычно ограничиваются установлением соотношений двух осей (высоты и длины) клеток, чтобы выразить отличие между стоячими и лежащими клетками. Квадратные клетки при этом будут иметь индекс 1 : 1. Как показали соответствующие наблюдения, наиболее высокие стоячие клетки могут иметь индекс 5 : 1 (т. е. высота их может в 5 раз превышать длину), в то время как индекс лежащих клеток достигает 1 : 40 (т. е. длина в 40 раз превышает высоту).

В некоторых случаях, однако, целесообразно помимо этих индексов получать и абсолютную величину клеток лучей. При этом на поперечном срезе можно сосчитать их длину и ширину, на тангентальном — ширину и высоту, а на радиальном — высоту и длину.

Толщина стенок клеток лучей обычно не измеряется, так как, за редкими исключениями, она мало варьирует, и для обозначения ее изменений у различных родов и видов вполне достаточно словесных обозначений, не связанных с точным цифровым значением.

Древесная паренхима в части своих количественных изменений изучена еще хуже, чем лучи, и в этом направлении мы не имеем сколько-нибудь достоверных данных, основанных на более или менее обширном материале. В большей части опубликованных описаний древесины обычно

не приводится никаких показателей, могущих характеризовать как размеры ее элементов, так и особенности их распределения. Между тем в ряде случаев было бы важно иметь в этом отношении некоторые цифровые данные. Полость клеток древесной паренхимы обычно (но далеко не всегда) больше полостей прилегающих волокон, а оболочки их тоньше. Эти величины могут быть измерены на поперечном срезе, подобно тому, как это указывалось нами для соответствующих показателей у волокон. У пород умеренных широт древесная паренхима не настолько обильна в древесине, чтобы она могла играть какую-нибудь роль в механических свойствах древесины. Однако для некоторых тропических пород влияние паренхимы на свойства древесины установлено вполне достоверно.

На продольных срезах может измеряться высота клеток тяжелой паренхимы. Этот признак как-то всегда обходили, хотя он бесспорно характерен для многих родов, постоянно имеющих высокие или, напротив, низкие клетки. Важным показателем, как это было установлено совсем недавно, является число клеток в тяже, варьирующее в относительно незначительных пределах, но довольно постоянное в группе близких видов, родов или даже группе близких родов. Длина тяжа древесной паренхимы (безусловно связанная какими-то соотношениями и с высотой отдельных клеток и с их количеством в тяже) измерялась для многих пород и оказалась почти точно равной длине камбиальных клеток, отложивших этот тяж. Это означает, что в процессе дифференциации этих клеток у них не происходит удлинений, свойственных почти всем типам волокнистых элементов древесины. Так как длина камбиальных клеток у различных древесин различна и эти различия нам известны для очень многих пород, можно ожидать, что и длина паренхимных тяжей у различных древесин будет значительно варьировать.

Количество клеток древесной паренхимы, определение которого часто желательно при ряде физиологических исследований древесины, не лишено интереса и с некоторых других точек зрения. При диффузном, скудно-терминальном, скудно-метатрахеальном и скудно-вазицентричном расположениях древесной паренхимы легче всего может быть учитываемо количество клеток на поле зрения, пересчитываемое затем на 1 мм^2 . Затруднение здесь только в выборе увеличения, достаточно малого, чтобы охватить необходимое количество клеток, и достаточно большого, чтобы рассматривать однородный (по этому признаку) участок годичного слоя. При более значительном развитии паренхимы подсчет числа ее клеток окажется не только затруднительным, но и сможет привести к ошибкам, связанным с трудностью выбора в слое прироста (или вообще в древесине, если в исследовании будут тропические древесины, лишенные годичных колец) достаточно характерных участков. В этих случаях надо прибегать к подсчетам удельного объема паренхимы древесины по методике, излагаемой ниже.

Определение удельного объема слагающих древесину тканей

Древесина, даже самого элементарного строения, представляет собой сложный конгломерат тканей, различных по физиологическому значению и той роли, которую они играют в установлении механических, физических и технических свойств, характеризующих древесину. В очень многих случаях весьма важно определить удельный объем каждой ткани в том или ином объеме древесины. Задача эта представляет значительные технические трудности, до сих пор часто препятствовавшие ее успешному

разрешению. Обычно для установления удельного объема (или, что одно и то же, процентного содержания) рекомендуются следующие методы; 1) планиметрический, при котором на выполненном с максимальной тщательностью схематическом рисунке или микрофотографии (преимущественно поперечного среза, но в некоторых случаях также тангентального, планиметром подсчитывается общая площадь рисунка и площадь, занимаемая отдельными тканями, и 2) весовой, при котором на таком же рисунке соотношение площадей определяется путем вырезывания отдельных частей рисунка и взвешивания их на аналитических весах. Оба метода страдают одним основным недостатком — они весьма трудоемки и при этом недостаточно точны. В последнее время в практику древесиноведения был перенесен более простой и достаточно точный метод линейного определения удельного объема. Этот способ уже давно и успешно применяется в петрографии для определения минералогического состава горных пород. В петрографии этот метод сводится к пересечению поверхности породы (шлифа) системой линий и последующему измерению отрезков линий, приходящихся на долю каждого минерала. При этом основной предпосылкой для пользования этим методом является более или менее равномерное распределение минералов в породе. Вопрос о точности линейного метода сводится к вопросу, насколько точно он выражает отношения площадей, так как линейный метод не может дать больше, чем дает точное определение площади минералов на данной поверхности. Полное совпадение, очевидно, достигается в пределе при бесконечном сближении отдельных измерительных линий. Поэтому задачей является установление наибольшего и достаточного промежутка между линиями, который, очевидно, будет различным для горных пород различного состава в зависимости от размеров встречающихся в них минеральных отдельностей. Математическая разработка этого метода, сделанная в основном трудами русских петрографов, показала его достаточно высокую точность и возможность широкого употребления.

При изучении древесины, состав которой все же значительно проще, чем состав большинства горных пород, применение линейного метода представляет еще меньше трудностей, чем в петрографии.

Действительно, произведенными наблюдениями и сопоставлениями установлено, что и в древесиноведении при этом методе получаются вполне достоверные результаты. Измерительная линия может представлять обычную микрометрическую линейку. В этом случае измерения производятся непосредственно под микроскопом или же изображение поля зрения проектируется соответственно аппаратом на светочувствительную бумагу, на которую наносятся линии карандашом, или же, наконец, измеряется только само изображение на бумаге.

Чем ближе будет расстояние между линиями, тем больше времени отнимет измерение, тем выше будет его точность. Практика показала, что при расстояниях между линиями в 0.07—0.015 мм (при измерениях под микроскопом) получаемые данные не более чем на 1% отличаются от данных, полученных при тщательных планиметрических измерениях.

Сущность работы по этому методу заключается в установлении при каждом положении линейки доли тех элементов, удельный объем которых исследователь собирается установить в древесине. Сумма этих цифр, выражаемая в процентах, дает в конечном итоге требуемый результат. В древесине размер и соотношение всех элементов почти всегда закономерно изменяются по направлению от ранней границы годичного слоя к поздней; поэтому положение линейки имеет большое значение. Наиболее

целесообразно передвигать постепенно линейку от ранней границы к поздней так, чтобы ею были пересечены все зоны годичного кольца. При этом расстояние между последовательными положениями линейки должно быть строго одинаково, а линейку всегда надо располагать параллельно границе годичного слоя. В этом случае измерения, сделанные на первых положениях линейки, дадут нам удельные объемы тканей в ранней древесине, измерения же на последующих положениях — в поздней, а сумма — средний удельный объем по всему годичному кольцу. На рис. 46 изображены последовательные положения линейки при этих измерениях. Однако, если годичное кольцо не очень широко и увеличение микроскопа при этом позволяет рассмотреть необходимые для измерения детали, можно располагать линейку радиально (параллельно лучам), но так, чтобы весь годичный слой захватывался линейкой. При этом нельзя подсчитать объем лучей, но зато измерения, проведенные на каждой линейке, дают приближенный средний удельный объем измеряемых тканей для всего годичного кольца.

Наиболее простым при пользовании линейным методом является случай определения порозности¹ древесины. В самом грубом виде можно рассматривать древесину, как состоящую из двух слагаемых: из плотной массы (вещества оболочек клеток) и полостей, заполненных воздухом или растворами. Однако при определении плотной массы древесины в последней необходимо различать не два, а три компонента: полости волокон сосудов и древесной паренхимы, оболочки этих элементов и лучи. Лучи должны рассматриваться отдельно от остальных, вертикально направленных элементов древесины, так как ориентированные в направлении, перпендикулярном к направлению сосудов и волокон, составленные из коротких, большей частью прямоугольных клеток и отличающиеся по химическому составу своих оболочек от других элементов древесины, они

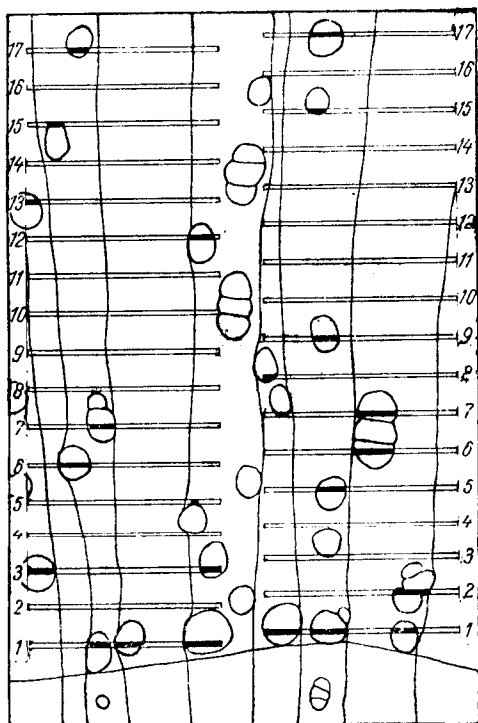


Рис. 46. Последовательные положения измерительной микрометрической линейки при определении под микроскопом удельного объема сосудов у ланины (*Pterocarya pterocarpa*). Отсчеты ведутся по нижней стороне линейки. Поперечный срез. Малое увеличение. Ширина лучей, не принимаемых во внимание при этих измерениях, несколько уменьшена.

¹ Термин «порозность» в этих случаях представляется нам более удачным, чем употребляемый иногда термин «пористость», так как на русском языке с этим последним словом скорее связывается представление о продырявленных поверхностях, чем о проценте пустот в каком-либо определенном объеме.

не могут с ними отождествляться, без того чтобы это не привело к неправильным выводам. Установление плотной массы древесины, следовательно, должно включать, во-первых, определение удельного объема, занимаемого в древесине полостями сосудов; во-вторых, определение удельного объема полостей волокон (и клеток древесной паренхимы, хотя в этом случае мы вынуждены пренебрегать их поперечными оболочками); в-третьих, определение удельного объема оболочек сосуда, волокон и древесной паренхимы.

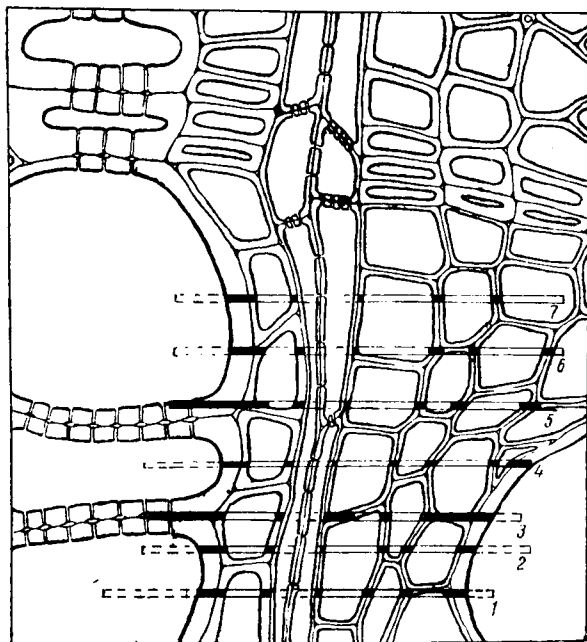


Рис. 47. Последовательные положения измерительной микрометрической линейки при определении под микроскопом удельного объема оболочек волокон и сосудов и полостей волокон у лапыны (*Pterocarya pterocarpa*). Поперечный срез. Большое увеличение. Части линейки, показанные прерывистой линией, при подсчетах во внимание не принимаются.

химии и, наконец, в-четвертых, определение удельного объема лучей. При этом мы пренебрегаем полостями клеток лучей, но установление их объема не представляет особых затруднений. Однако суммирование полостей трахеальных элементов с полостями клеток лучей нецелесообразно. К сожалению, различия в калибре сосудов и волокон только в очень редких случаях позволяют производить все определения при одном увеличении микроскопа. Поэтому эти операции приходится расчленять, что безусловно не только задерживает работу, но в какой-то мере может служить и источником ошибок.

Наиболее рационально в этих случаях на таких увеличениях микроскопа (выбор которых зависит от размера сосудов изучаемой породы) определить, как это указано выше (рис. 46), удельный объем полостей сосудов. После этого уже на большом увеличении, также двигая линейку

от ранней границы к поздней, можно определить в участках между сосудами объем полостей волокон и древесной паренхимы. Отсчет по линейке при этом рекомендуется вести, начиная от полости сосуда (т. е. захватывая оболочки сосудов, которые без этого останутся неучтенными) и до конца линейки или же до другой полости сосуда. При этом последовательные положения линейки не могут находиться одна над другой (как это можно и нужно делать при определении объема сосудов), но надо стремиться, чтобы все время положения линейки находились параллельно друг другу. На рис. 47 изображены различные положения линейки при этих измерениях. В результате этого подсчета получаются цифры, характеризующие соотношения между полостями волокон и древесной паренхимы и оболочками волокон, сосудов и паренхимы. Объем лучей целесообразно определять на тангентальном срезе, так как лучи там ограничены обычно более резко, чем на поперечном, и возможность ошибки менее вероятна. На тангентальном срезе линейку целесообразно передвигать вдоль сосудов, перерезая лучи на разной высоте, с тем чтобы в промежутках между начальными и конечными положениями линейки поместились бы все — даже самые крупные — лучи (рис. 48). Цифра, полученная для объема лучей, суммируется с цифрой, полученной для объема полостей сосудов, и разность между 100 и этой суммой показывает объем, занимаемый в древесине оболочками и полостями волокон и древесной паренхимой. В процентах объем каждой из этих величин определяется из цифр, полученных из второй серии измерений путем простейших арифметических операций.

Этот очень сложный способ имеет, однако, одно решающее преимущество — он позволяет охватить измерениями довольно значительное пространство годичного кольца. Для одного цикла измерений на поперечном срезе все положения линейки должны сосредоточиваться в одной полоске, идущей от ранней границы к поздней. Так как объем полостей и оболочек может быть различен даже в двух соседних полосках, необходимо эти измерения проводить минимум три раза, и более или менее полное совпадение данных укажет также на точность результатов.

Разумеется, описанный метод определения удельного объема трех компонентов древесины — полостей (сосудов и волокон), оболочек и лучей — не может рассматриваться как стандартный и, в зависимости от целей исследования, возможно и желательно проведение самых разнообразных измерений. Надо указать, что довольно распространенный метод

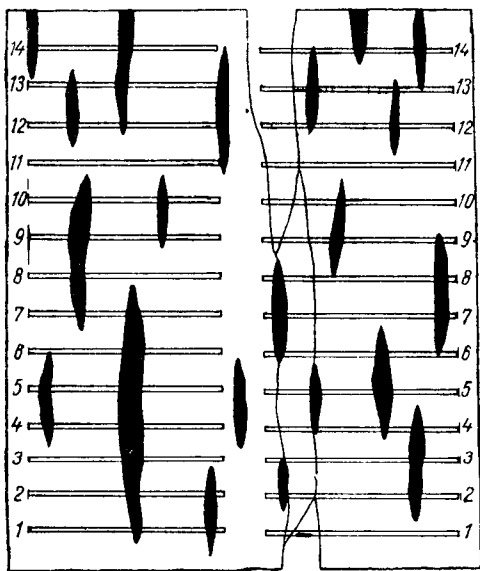


Рис. 48. Последовательные положения измерительной микрометрической линейки при определении под микроскопом удельного объема лучей у лапыны (*Pterocarya pterocarpa*). Тангентальный срез. Малое увеличение.

установления «процента сосудов» и противопоставление его «проценту волокон» для суждения о плотности древесины, без определения процента, занимаемого полостями волокон, может привести к весьма грубым ошибкам. Так, установлено, что у тополя удельный объем полостей волокон (включая сюда и полости клеток тяжелой паренхимы) составляет от 25 до 35%, у березы—30%, у ясеня—30%, у груши—15% и т. д. У очень многих пород объем полостей волокон превышает объем полостей сосудов.

Этими же линейными измерениями можно при необходимости определить объем, занимаемый клетками древесной паренхимы, смоляными ходами и т. д.

До сих пор эти методы определения порозности и удельного объема отдельных тканей в древесине не получили широкого распространения. Однако они бесспорно дают исследователю относительно простой и достаточно надежный способ для установления весьма важных анатомических коэффициентов.

Стандартные обозначения размеров и количества элементов древесины

В очень многих случаях, особенно в работах по сравнительной анатомии древесины, желательно помимо абсолютных цифровых значений размеров тех или иных клеточных элементов древесины приводить также и определенные прилагательные («малый», «длинный», «очень короткий» и т. д.), указывающие на сравнительный размер или количество тех или иных клеточных отдельностей.

Приведенные в начале этой главы цифровые данные сравнительной встречаемости различных диаметров просветов, длин члеников, о количестве лучей и т. д. явились основой для разработки шкалы стандартных обозначений терминов размеров.

Из возможных терминов размеров и количества клеточных элементов древесины только незначительное число подверглось стандартизации. При этом работа в области стандартизации этой терминологии велась только для древесины двудольных, что объясняется прежде всего тем разнообразием в величине клеточных элементов, которое характерно для этой группы растений. В настоящее время стандартные обозначения существуют для длины члеников сосудов, диаметров просветов и ширины лучей. Эти обозначения приведены в табл. 12—14.

ТАБЛИЦА 12

Стандартные обозначения длины члеников сосудов и древесных волокон двудольных

Класс	Подкласс	Длина члеников сосуда (μ)	Длина древесных волокон (μ)
Короткие	Чрезвычайно короткие	175	500
	Очень короткие	175—250	500—700
	Довольно короткие	250—350	700—900
Средние	—	350—800	900—1600
Длинные	Довольно длинные	800—1100	1600—2200
	Очень длинные	1100—1900	2200—3000
	Чрезвычайно длинные	1900	3000

ТАБЛИЦА 13
Стандартные обозначения диаметра про-
светов (сосудов)

Класс	Подкласс	Тангенталь- ный диаметр (μ)
Малые	Чрезвычайно малые	25
	Очень малые	25—50
	Довольно малые	50—100
Средние	—	100—200
Большие	Довольно большие	200—300
	Очень большие	300—400
	Чрезвычайно большие	400

ТАБЛИЦА 14
Стандартные обозначения ширины лучей

Класс	Подкласс	Макси- мальная ширина луча (μ)	Класс	Подкласс	Макси- мальная ширина луча (μ)
Узкие	Чрезвычайно узкие	15	Средние	—	50—100
	Очень узкие . . .	15—25		Довольно широкие	100—200
	Довольно узкие .	25—50			200—400
			Широкие	Очень широкие . .	200—400
				Чрезвычайно широ- кие	Более 400

Приведенные обозначения являются международными; до второй мировой войны они были обсуждены и приняты Международной Ассоциацией анатомов древесины. Ввиду того, что они далеко не исчерпывают необхо-

ТАБЛИЦА 15
Стандартные обозначения
количества сосудов

Количество сосудов на 1 мм²	Обозначение
Менее 2	Очень мало
2—5	Мало
5—10	Умеренно мало
10—20	Умеренно много
20—40	Много
Более 40	Очень много

ТАБЛИЦА 16
Стандартные обозначения
количества лучей

Количество лучей на 1 мм	Обозначение
Менее 2	Очень мало
2—4	Мало
4—7	Умеренно много
7—10	Много
Более 10	Очень много

димых терминов, в практике многих древесиноведческих лабораторий обычно пользуются шкалой, разработанной еще в 1931 г. М. Чаттуэй, основанной, однако, на меньшем количестве измерений, чем международные обозначения. Эти обозначения количества сосудов, количества и высоты лучей приводятся нами в табл. 15—17.

Толщина оболочек волокон обычно определяется по отношению к величине полости. При этом различают: 1) очень тонкие оболочки волокон, когда полость значительно больше, чем толщина двух стенок; 2) тонкие оболочки волокон, когда полость больше, чем толщина двух стенок; 3) тол-

ТАБЛИЦА 17

Стандартные обозначения
высоты лучей

Высота лучей (мм)	Обозначение
Менее 0.5	Чрезвычайно низкие
0.5—1	Очень низкие
1—2	Низкие
2—5	Умеренно низкие
5—10	Умеренно высокие
10—20	Высокие
20—50	Очень высокие
Более 50	Чрезвычайно высокие

стые оболочки волокон, когда полость меньше, чем толщина двух стенок; 4) очень толстые оболочки волокон, когда полость почти закрыта. Эти обозначения вполне применимы и для обозначения толщины оболочек у трахеид хвойных.

При более или менее детальных исследованиях древесины, разумеется, нельзя ограничиваться отнесением тех или иных клеток или тканей к определенной категории стандартных обозначений, но необходимо приводить также и абсолютные цифры.

Число стандартных обозначений еще недостаточно, и для многих величин, устанавливаемых нами при измерениях в древесине, мы не имеем точных словесных определений. Дальнейшая работа в этом направлении весьма желательна.

Глава пятая

МЕТОДИКА АНАТОМИЧЕСКОГО ИЗОБРАЖЕНИЯ

Введение

Любое более или менее детальное, анатомическое описание древесины должно сопровождаться изображением ее строения. В основном способы этого изображения могут быть двоякими: это должна быть или микрофотография или рисунок. И тот и другой способы имеют свои недостатки и свои преимущества. Безусловно, микрофотография гарантирует читателя от невнимательности автора или его малой компетентности, в какой-то мере воспроизводя ту или иную деталь подлинного препарата, бывшего в распоряжении исследователя. Во многих случаях это может оказаться очень важным, и лицо, интерпретирующее данные какой-либо работы, может на основании микрофотографии сделать те наблюдения или выводы, которые по тем или иным причинам были опущены автором работы. Однако в этой механической точности передачи изображения структуры на бумагу кроется одновременно и недостаток микрофотографии. Очень часто те или иные особенности ткани или клетки могут быть настолько затемнены другими элементами структуры, что только опытный глаз исследователя различит их в массе подробностей. В этих случаях микрофотография, в которой не могут ни быть удалены излишние структуры, ни подчеркнуты те особенности, на которые исследователь хочет обратить внимание, не дает читателю ясного представления о строении древесины. Поэтому выбор того или иного способа анатомического изображения всецело должен быть представлен на усмотрение автора.

Таким образом, оба способа анатомического изображения — микрофотография и рисунок — имеют свое право на существование и, так сказать, должны находиться на вооружении у исследователя.

Анатомический рисунок

История анатомии растений знает немало примеров анатомов, блестяще владевших техникой анатомического рисунка. Многие исследователи обычно имеют свой собственный стиль рисунка. Нижеследующие указания не претендуют, разумеется, на общеобязательность, но все же некоторые из них являются безусловно желательными, так как использование их может привести к некоторому единообразию в анатомическом изображении, весьма важному для однозначного истолкования рисунков различных авторов.

Первым правилом анатомического рисунка должно быть обязательное пользование рисовальным аппаратом. Без него нет анатомического рисунка.

Даже когда анатомический рисунок выполняет не сам анатом, а профессиональный художник, рисунок, сделанный без рисовального аппарата, будет грешить такими несоответствиями в пропорциях отдельных частей, которые в значительной степени обесценят его значение. Мы не будем здесь останавливаться на описании этого прибора, отсылая читателей к тем книгам по общей микроскопической и анатомической технике, которые были упомянуты в главе второй. Применение рисовального аппарата делает доступным рисование анатомических препаратов даже тем лицам, которые не обнаруживают никаких способностей к рисованию с натуры.

Использование рисовального аппарата весьма важно. Анатомический рисунок есть часть исследовательской работы. При выполнении рисунка исследователь не только фиксирует изображения, но и анализирует структуру с карандашом в руке. Никакой, самый детальный и внимательный просмотр препарата не дает так много для познания деталей структуры, как ее изображение при помощи рисовального аппарата.

При изготовлении анатомического рисунка нужно помнить, что он вовсе не должен являть собой точной копии того, что исследователь видит в микроскоп. Анатомический рисунок — и это особенно относится к изображению древесины — должен представлять собой проекцию идеального сечения через препарат. Любая картина, наблюдаемая в микроскоп, имеет глубину; кроме того, препарат всегда бывает с некоторыми неровностями, отчего эта глубина возрастает и возникает необходимость рассматривать препарат при больших или меньших поворотах винта, поднимающего или опускающего тубус микроскопа. Попытки изобразить эту глубину на рисунке, представить препарат как имеющий некоторый объем, по нашему убеждению, совершенно ошибочны. В некоторых случаях это делается для придания большей эффектности рисунку. Однако, как бы хороши такие рисунки ни были, их вряд ли следует рекомендовать, так как они не отвечают основному требованию анатомического рисунка, в котором не должно быть ни одной необъяснимой линии.

Итак, если рассматривать рисунок как некоторую схему проекции идеального оптического сечения ткани на бумагу, то это означает, что на рисунке должны быть изображены только те элементы клеточных оболочек и содержимого клеток, которые пересекаются этой воображаемой плоскостью. При этом достигается максимальная четкость и ясность изображения структуры. Однако следует признать, что точное применение этого правила не всегда целесообразно. Например, вторичные спирали в сосудах расположены на вогнутой стенке и изображение их в идеальном оптическом разрезе привело бы к появлению на бумаге только каких-то странных овалов, не имеющих ничего общего с наблюдаемой в микроскоп картиной. Здесь, изображая стенки сосудов, противолежащие глазу рисующего, надо не только показать их полностью, но и по мере умения изобразить их вогнутость. Однако такие отклонения от общего положения, выдвинутого выше, не многочисленны. В целом правильный анатомический рисунок должен являть собой схему проекции оптического сечения через изучаемый препарат. В древесине, где процессы одревеснения придают всем клеточным структурам значительную жесткость и четкость, этих требований достигнуть легче всего.

Структура древесины может быть выражена только линиями, причем каждая линия должна соответствовать или границе клеточной оболочки или границе какой-либо из ее структурных зон. Изображение же протоплазмы, пластических веществ, продуктов их превращений, микроин-

фильтратов редко удается с той четкостью, с которой может быть изображена структура. Надо только стремиться избежать опасности спутать эти вещества с деталями строения клеточной оболочки. Поэтому всегда предпочтительнее рисовать указанные вещества пунктиром или размытой тушью. Само собой разумеется, что все дефекты препарата — расчленение клеточной оболочки, обрывки отдельных клеток — не должны фиксироваться на рисунке, кроме тех случаев, когда они (например при изучении древесины, разрушенной при механических воздействиях или пораженной грибом) составляют цель рисунка.

Очень важен для рисунка выбор увеличения. При малых увеличениях возможно с успехом изобразить только схему тканей. Такие схемы (примеры которых можно найти на рис. 11—14 и 38—40) часто могут быть очень ценными. В этих схемах обычно изображаются один или два элемента структуры — большей частью сосуды или лучи (на поперечном или на тангентальном срезе), — а все мелкие детали полностью опускаются. В нашей лаборатории в этих схемах на поперечном срезе принято просветы сосудов изображать замкнутым контуром более или менее толстой линии, лучи — черным цветом, а паренхиму — наложением точек. На тангентальных срезах сохраняются те же обозначения, но только сосуды представлены здесь белыми полосками, секущими рисунок сверху вниз. Иногда основную массу древесины (кроме сосудов и лучей) изображают серой, чтобы более рельефно выделить сосуды. При этом для единообразия необходимо было бы серым цветом изображать волокна и на поперечном срезе, хотя это лишает возможности выделить на таких рисунках паренхиму. Практика некоторых английских анатомов (главным образом оксфордской школы) вводить в схему условные обозначения (черные треугольники, крестики и т. д.) представляется нам весьма неудачной, так как она совершенно отрывает рисунок от реального препарата и превращает его в какой-то трудночитаемый чертеж. Нам кажется, что в этом нет никакой необходимости, так как всегда возможно одним сочетанием белого, черного и серого (различной интенсивности) цветов изобразить все особенности древесины, видимые при малом увеличении.

Степень увеличения, при которой следует изображать схему, должна подбираться в зависимости от ширины слоя, размера сосудов, лучей и т. д. Если изображается древесная порода, обладающая слоями прироста, весьма желательно иметь на рисунке полное годовичное кольцо. Раннюю древесину при этом обычно помещают внизу рисунка, а позднюю наверху, так как естественно представить себе постепенное нарастание элементов снизу вверх. Для древесных пород умеренных широт, с годовичными кольцами шириной 2—3 мм, размер увеличения для схематических рисунков лучше всего выбирать в пределах от 50 до 100. Более крупные увеличения не позволяют изобразить полного годовичного слоя, более мелкие помешают четкому изображению мелких сосудов поздней древесины.

Детальные рисунки для большинства древесин ни в коем случае не следует делать при небольших увеличениях, порядка 150—200. При этом размеры клеточных отдельных частей оказываются настолько малы, что их удается изобразить только весьма примитивно, опуская очень много важных деталей. Лучше всего такие рисунки делать при увеличениях в 300—400 раз, хотя и здесь размер увеличения диктуется размером элементов. Всегда желательно на детальном рисунке (особенно поперечного среза) также изобразить границу годовичного слоя. Отдельные детали структуры, разумеется, изображаются обычно при более значительных увеличениях.

На детальных рисунках должны изображаться клетки (в одном из трех сечений древесины), а не только их полости. Это весьма существенное правило, к сожалению, часто нарушается. В древесине в огромном большинстве случаев клеточное строение выражено с предельной четкостью, и внеклеточные структуры, столь обычные во многих других растительных тканях (и особенно у животных), здесь обычно отсутствуют. Поэтому на рисунках древесины всегда необходимо изображать срединную пластинку, межклетники и вторичную оболочку. Только при этом удастся

правильно передать расположение клеток, что является одной из важнейших целей анатомического рисунка. Не следует упускать расположения пор, их размера и формы, а также другие особенности утолщения вторичной оболочки, хотя эти детали часто приходится показывать в несколько схематизированном виде.

Как правило, рисунок вначале делается при помощи рисовального аппарата карандашом, а затем обводится тушью. При работе с рисовальным аппаратом не следует в первую очередь зарисовывать полости клеток, хотя это и кажется более простым. В дальнейшем такой порядок рисования только затруднит работу. Надо сначала обвести карандашом все срединные пластинки клеток. При этом сразу отчетливо выступает расположение клеток. Полости наносятся на рисунок после завершения этой важной предварительной работы. Вслед за этим наносятся поры обычно тушью двумя черточками и другие скульптурные элементы клеточной оболочки. На рис. 49 изображены последовательные стадии этой работы карандашом. Толщина оболочек указывается черточкой, крестиками отмечены клетки древесной паренхимы.

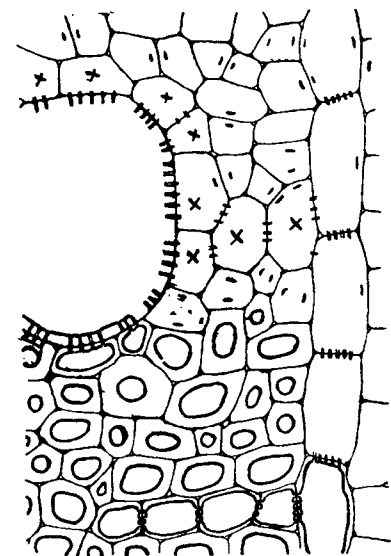


Рис. 49. Последовательные стадии рисунка поперечного среза кавказской хурмы (*Diospyros lotus*). В верхней части рисунка намечена только срединная пластинка, в нижней — закончена обводка полостей клеток. {Увел. 400.

При обводке рисунка тушью зеркало рисовального аппарата откидывается, но аппарат не снимается, чтобы можно было при необходимости внести в рисунок соответствующие исправления. Границы полостей обычно обводятся более жирной линией, срединная пластинка и поры — более тонкой. Очень важно также правильно изобразить межклетники. Клетки не прилегают друг к другу острыми углами, и между ними всегда возникают межклетники, размер которых должен быть точно отображен на рисунке.

Выбор места на препарате, с которого делается рисунок, также является весьма существенным. Если исследователь стремится дать общее представление о древесине той или иной породы, то надо обратить внимание на то, чтобы выбрать достаточно характерное место. При неудачном выборе места на срезе и увеличения можно получить абсолютно ничего не говорящий рисунок, который с одинаковым успехом может относиться к нескольким совершенно различным породам.

Техника выполнения рисунка может быть индивидуальной, но основной принцип анатомического рисунка — плоскостное изображение идеального сечения через растительную ткань — должен быть сохранен, так как только он дает правильное представление об изучаемой структуре древесины.

Микрофотографирование

Методика микрофотографии изложена в ряде руководств по микроскопической технике, и получение микрофотографий со срезов древесины в этом отношении никаких особенностей не представляет. Фотографируемые срезы должны быть по возможности совершенно ровными и одинаковой толщины, поэтому (в особенности для малых увеличений) их желательно получать на микротоме. Впрочем, при фотографировании отдельных деталей (при увеличениях в 800 раз и больше) это требование особого значения не имеет. Окраска срезов должна быть интенсивной — предпочтительнее насыщенным раствором сафранина.

Для ускорения процесса микрофотографирования и получения большого количества рабочих изображений структур (для последующих их измерений) были разработаны некоторые упрощенные методы, из которых наибольшее распространение имеет метод В. Е. Вихрова (1939). По этому методу тубус микроскопа устанавливается горизонтально или же микроскоп на специальной стойке переворачивается окуляром вниз. Осветительное зеркало микроскопа удаляется и на его место помещается точечная лампа. При пропускании света через микроскоп, на экране, установленном перед окуляром, получается изображение структуры. Помещая на экран светочувствительную бумагу, можно очень быстро получить десятки негативных микрофотографий, в которых фон будет черным, а ткани белыми. Измерения анатомических элементов (их диаметра, толщины оболочек и др.) на этих микрофотографиях обычно производят, проецируя на бумагу изображение микрометренной линейки.

Этот способ получения негативных микрофотографий был разработан для древесины и он может быть с успехом применен для тканей с очень четкой клеточной структурой. М. С. Яковлев (1933) негативные микрофотографии употреблял для определения процента выхода волокна у ряда текстильных растений.

Часть вторая
СПЕЦИАЛЬНАЯ МЕТОДИКА
АНАТОМИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ
ДРЕВЕСИНЫ

Глава шестая

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ДРЕВЕСИН

Определение современных древесин

Определение древесин по признакам строения представляет собой задачу совершенно различной степени сложности в зависимости от того, каковы исходные данные исследуемого образца. Если заведомо известно, что древесина, ботанический вид которой необходимо определить, является «деловой» древесиной (т. е. употребляемой в строительстве или промышленности), а образец, подлежащий исследованию, имеет достаточно большие размеры, то такой случай является одновременно и наименее сложным. При этом вполне достаточным пособием может служить альбом В. Е. Вихрова «Диагностические признаки древесины главнейших пород СССР» (1947), содержащий описание и изображение (в виде микрофотографий) древесины 30 основных древесных пород СССР. В этих же случаях полезными могут оказаться: «Определитель древесных пород» (1940) и курсы древесиноведения С. И. Ванина (1949) и Л. М. Перелыгина (1949), содержащие также указания на применение в народном хозяйстве СССР основных древесных пород. При возможности следует также пользоваться данными, получаемыми при внешнем (макроскопическом) осмотре образца (если он достаточно велик по размерам), так как наличие ядра, его цвет и конфигурация, цвет заболони и рисунок представляют собой часто весьма важные признаки. Определителей древесин по макроскопическим признакам имеется несколько. Среди них следует отметить определители Н. Т. Кузнецова (1929), С. Н. Абраменко (1935) и определитель, приведенный в упомянутой книге «Определитель древесных пород» (1940). Кроме того, нужно указать, что определение под микроскопом в большинстве случаев более надежно, так как некоторые макроскопические признаки, в результате хранения или обработки древесины, могут быть очень сильно изменены.

Точное указание географического пункта произрастания образца может очень облегчить задачу исследователя. В большинстве случаев под микроскопом возможно определить род или секцию, к которым относится древесное растение, так как близкие виды одного и того же рода большей частью характеризуются тождественной структурой древесины и не поддаются разграничению по этому признаку. Это в обычных случаях не представляет особых неудобств, поскольку в строительном деле и в промышленности близкие виды одного и того же рода также большей частью не различаются. В тех же случаях, когда разные виды отличаются разными техническими свойствами (например «яворы», т. е. клены секции *Gemma*, и обыкновенные клены — полевой, остролистный и т. д.), эти

различия находят свое отражение и в структуре. Исключения здесь довольно редки; как пример последних можно привести древесины груши (цикла *Pyrus communis*) и яблони (цикла *Malus silvestris*), которые, отличаясь по цвету, не отличимы друг от друга под микроскопом.

Несколько более сложным является случай, когда об образце древесины известно только то, что он получен из дерева или кустарника, дикорастущего на территории Советского Союза. Если при этом из анализа образца ясно, что он получен из ствола или крупной ветки дерева или кустарника старше 10 лет,¹ то определение можно вести по книге А. Ф. Гаммерман, А. А. Никитина и Т. Л. Николаевой «Определитель древесины по микроскопическим признакам» (1946), где имеются, помимо описаний, специальные определительные таблицы, доводящие до названия рода. Если же образец представляет собой более или менее тонкий ствол, определение осложняется тем обстоятельством, что по признакам строения нет возможности установить, имеем ли мы дело со стволиком кустарника или с молодой веткой дерева. В некоторых случаях решение этого вопроса может быть дано с большей или меньшей степенью достоверности из каких-либо косвенных соображений или данных; но случай, когда эти данные или соображения отсутствуют, представляется одним из труднейших в определении древесины. Как мы указывали в главе третьей, молодые стволы и ветки деревьев и крупных кустарников могут более или менее значительно отличаться по признакам строения от зрелой древесины. Годичное кольцо, образовавшееся в течение первого года жизни дерева, обычно довольно резко отличается от второго годичного слоя, второй от третьего и т. д., до тех пор, пока не будет достигнута окончательная (зрелая) структура, уже повторяющаяся более или менее неизменно в течение всей жизни дерева или кустарника и характеризующая все экземпляры данного вида (или данной группы видов), где бы они не росли. При этом у различных видов темп онтогенеза древесины различен. Ильмовые, например, достигают окончательной структуры древесины только к 8—10 годам, в то время как у ивовых это происходит за 2—3 года. Изменение многих признаков в онтогенезе идет в определенной последовательности. Так, у видов, для которых в зрелой древесине характерны только простые перфорации, в молодой древесине могут быть найдены также и лестничные перфорационные пластинки. Супротивная или лестничная поровость сосудов, их угловатое очертание на поперечном срезе, наличие окаймленных пор у волокон, гетерогенность лучей — все это признаки, которые могут исчезнуть с возрастом, в то время как простые перфорации и очередная поровость сосудов, простые поры волокон и гомогенные лучи, раз возникнув в онтогенезе древесины, насколько нам известно, в дальнейшем характеризуют ее постоянно. Однако это относится далеко не ко всем признакам. Рядность лучей и обилие паренхимы у представителей различных семейств могут в онтогенезе и увеличиваться и уменьшаться.

К сожалению, онтогенез древесины изучен только у очень небольшого количества древесных и кустарниковых растений. Единственным в мировой литературе исследованием о строении веток более или менее значительного количества древесных растений является работа Сен-Лорена (1932),

¹ Это можно установить по годичным кольцам образца, а если образец очень мал, то по направлению границы годичных колец более или менее параллельных друг другу и по направлению лучей, не расходящихся под некоторым углом, но также расположенных параллельно.

которая выполнена на североафриканском материале и содержит описание строения веток 81 вида древесных и кустарниковых пород, иллюстрированное довольно небрежно выполненными рисунками и микрофотографиями, снятыми с посредственных препаратов. Иногда (при необходимости определения древесин из южных районов Советского Союза, особенно Средней Азии и отчасти Кавказа) можно пользоваться и этим пособием, но в целом надо признать, что в случаях, когда для определения поступают стволы или веточки возрастом до 10 лет неизвестного происхождения, результаты определения становятся весьма сомнительными. Трудность при этом заключается не только в том, что строение молодой ветки (или стебля) будет отличаться от строения зрелой древесины, описанной в определителе, но и в том, что стебли многих кустарников (например, *Jasminum*, *Cotoneaster*, *Daphne*, многие виды *Vaccinium* и т. д.) обычно не достигают 10 лет, отмирая до этого возраста, и описания древесины этих родов, имеющиеся в определителях, относятся именно к этой «молодой» (но «зрелой» для данного вида) древесине, в результате чего возникает опасность спутать тонкую ветку дерева или крупного кустарника со зрелой древесиной этих мелких кустарников.

Определитель А. Ф. Гаммерман, А. А. Никитина и Т. Л. Николаевой (1946), наиболее подробный из имеющихся на русском языке, содержит описания и определительные таблицы для 103 родов древесных и кустарниковых растений флоры СССР. Виды по этому определителю не различаются. Из локальных микрографий древесины в Советском Союзе вышла только сводка «Древесины Кавказа» (Яценко-Хмелевский, 1954), содержащая определительные таблицы для 74 родов древесных и кустарниковых растений, дикорастущих или акклиматизировавшихся на Кавказе. Определение до вида по этой работе в некоторых случаях может быть произведено по таблицам, приложенным к каждому родовому описанию (диагнозу) строения древесины. За последние годы также были опубликованы некоторые работы, посвященные строению древесины представителей отдельных систематических групп растений, по которым можно если и не определить вид древесного или кустарникового растения (род которого установлен на основании общих определителей, приведенных выше), то во всяком случае установить, какие виды данного рода характеризуются описанным типом структуры (см. «Литературу»).

В определения могут поступать также образцы древесины от древесных или кустарниковых пород, не произрастающих дико на территории СССР, но либо культивируемых у нас в садах и парках, либо завезенных из-за границы в качестве лесоматериала или деревянных изделий. Если при этом известна географическая область распространения дерева или кустарника, от которого получен образец, то определение надо вести по соответствующим региональным определителям, существующим для многих географических областей земного шара.¹

Для Европы к этим определителям относятся новейший определитель венгерского исследователя П. Грегуса (Greguss, 1945), опубликованный на немецком и английском языках и охватывающий страны средней и восточной Европы, менее подробный определитель Г. Брауна и А. Пэншина (Brown and Panshin, 1932) для тех же областей, также вышедший на немецком языке, определитель Г. Стона для английских деловых

¹ Здесь и ниже приведены только определители. Огромное количество работ по систематической анатомии древесины, опубликованное на многих языках, обычно не может быть использовано для определения древесины, так как для этого требовалось бы заранее знать, к какому роду (или семейству) относится исследуемая древесина.

древесин (Stone, 1920), Л. Чок и В. Рэндла (Chalk and Rendle, 1929) для английских лиственных древесных пород и Джорджевича (Djordjevic, 1931) (на немецком языке) для древесины важнейших древесных и кустарниковых пород Югославии. Полезным пособием может быть и атлас микрофотографий Э. Шмидта (Schmidt, 1941). Кроме этих сравнительно новых европейских определителей, существуют многочисленные более старые определители древесин для отдельных стран. В их числе можно указать определители Р. Гартига (Hartig, 1898) и Г. Нёрдлингера (Nördlinger, 1881) для древесин Германии, определитель О. Петерсена на датском языке (Petersen, 1901) для древесных и кустарниковых пород северо-восточной Европы, Л. Пиччиоли (Piccioli, 1906) для Италии, А. Матье (Mathieu, 1897) для Франции и Кастеллярнау (Castellarnau, 1883) для хвойных Испании.

Для тропической и субтропической Азии (вне пределов Советского Союза) не имеется общих определителей. Это неудивительно, если учесть ее огромную территорию и необычайное богатство древесных пород. Ряд определителей для китайских древесин был составлен Таном (Tang, 1932, 1935a, 1935b, 1943). Хвойные древесины Кореи могут быть определены по определителю Н. Ямабаяши (Jamaabayashi, 1928). Относительно очень хорошо изучены древесины о. Явы. Описание древесин этого острова проводилось Г. Янсонниусом (Janssonius, 1906—1936) (работавший первое время совместно с Моллем) и было опубликовано в шести томах, выходивших отдельными выпусками. В этом капитальном труде описано строение древесины около 1200 видов древесных растений. В 1940 г. Янсонниус выпустил определитель древесин по анатомическим признакам для всех видов, описанных в шести томах его «Микрографии». Этот определитель может служить пособием не только при определении яванских древесин, но также и для древесин, происходящих из других областей тропической Азии, хотя в последнем случае не исключена возможность довольно грубых ошибок. Терминология в книгах Янсонниуса несколько отличается от общепринятой, что, впрочем, оговорено в предисловии к определителю. Приложенные к этой последней книге многочисленные рисунки несколько схематичны, но расшифровываются без труда.

Определению древесин Японии, Корей и некоторых островов Тихого океана посвящено несколько работ Р. Канехиры, из которых более старая и менее полная (Kanehira, 1921a) вышла на английском языке, а более новая и полная — на японском (1926). Помимо этих крупных сводок Р. Канехирой были составлены также определители древесин для Японии (1921a), для Тайваня (1921b) и для Филиппинских островов (1924).

В качестве пособия при определении древесин из Индии можно указать на книгу Р. Пирсона и Г. Брауна (Pearson and Brown, 1932), а также на многочисленные определители К. Човдури (Chowdhury, 1942a, 1942b, 1943a, 1943b, 1944), построенные по довольно остроумному принципу: в них даются таблицы для определения древесин по их целевому назначению — для автостроения, шпал, столбов и т. д. [один выпуск из этой серии определителей написан С. Гопшем (Ghosh, 1943)]. При этом становится возможным определять древесину в изделиях, необходимость в чем довольно часто возникает на практике. К. Човдури составил определители «коммерческих» (т. е. деловых) древесин Пенджаба (Chowdhury, 1934) и Бирмы (1945). Имеются также определители ден Бергера (Berger, 1923) для деловых древесин Малайского полуострова (на голландском языке) Джаявардана (Jajawardana, 1932) для Цейлона.

Соединенные Штаты Америки располагают двумя основными пособиями для определения североамериканских древесин — С. Рикорда (Record, 1934) и более новым — Г. Брауна и А. Пэншина (Brown and Panshin, 1940; есть ряд последующих перепечаток). Хотя в этих книгах помещены и все основные канадские древесные породы, имеется и специальный определитель канадских древесин Хэйла (Hale, 1932). Кроме того, в США опубликованы два определителя Келера для строительных (Koehler, 1917) и мебельных (1926) древесин. В целом для американского континента С. Рикордом, в дополнение к опубликованному им совместно с Р. Хэссом (Record and Hess, 1943) справочнику «Древесины Нового Света», были составлены «Ключи для определения американских древесин», публиковавшиеся с 1942 до 1944 г. в журнале «Tropical Woods» и законченные после смерти Рикорда Р. Хэссом (Hess, 1946). Этот обширнейший определитель, вмещающий в себе более 1000 родов (не видов!) древесных растений, доводит определение до рода (в некоторых случаях даже только до семейства). Определитель разбит на 20 частей, каждая из которых охватывает древесины с определенным типом строения; например кольцесосудистые древесины (часть 1), сосуды с лестничными перфорациями (часть 6), древесины только с односторонними лучами (часть 14) и т. д. Определитель составлен в целом довольно удачно, но некоторые характеристики в нем сформулированы небрежно или даже просто ошибочно. Предпринятая впоследствии Р. Хэссом серия статей под общим названием «Определение американских древесин» содержит определители для отдель-

ных семейств, что никак нельзя признать удачным, так как очень редко по строению древесины можно установить семейство (см. об этом следующую главу). Из этой серии впрочем в журнале «Tropical Woods» вышло всего несколько работ для семейств, начинающихся на букву «А». Особого интереса для целей определения древесин эти работы не представляют. По отдельным странам Южной Америки существуют определители для важнейших бразильских древесин, составленные Перейра (Pereira, 1933) и для древесин Аргентины, написанные Л. Торторецци (Tortorelli, 1926 и 1936). Все эти три определителя значительно уступают в количестве родов «Ключам» Рикорда, но превосходят их полнотой описания.

Для Австралии Дадсуэллом и Эккерсли в 1935 г. был составлен определитель основных коммерческих древесин, кроме видов рода *Eucalyptus* (Dadswell and Eckersley, 1935). Для последних в 1941 г. теми же авторами была выпущена определительная таблица. Кроме того, имеется более старый определитель Н. Джоли (Jolly, 1917) для древесин Квинсленда.

Менее всего в настоящее время известны древесины Африки. Э. Перро опубликовал три определителя для коммерческих древесин Мадагаскара, Берега Слоновой Кости и Габона с довольно дефектными характеристиками (Perrot, 1921—1922). В это же время Г. Стоун и Г. Кокс (Stone and Cox, 1922), выпустили определитель важнейших древесин Нигерии. В последнее время Д. Норманом опубликован новый определитель для древесин Берега Слоновой Кости (Normand, 1946). Ван Виком опубликован небольшой определитель важнейших местных и экзотических пород, встречающихся на лесных рынках Южной Африки (van Wyk, 1935). Наконец, Сен-Лорен издал ряд описаний древесини древесных и кустарниковых пород Алжира (Saint-Lourent, 1928), Марокко (1932b) и Сахары (1932a), снабженных определительными таблицами.

При помощи перечисленных выше пособий в большинстве случаев можно с достаточной достоверностью определить древесину лесоматериала или изделий, о которых известно место их происхождения. Разумеется, при этом нужно учитывать, что изделия, изготовленные в европейских странах и в США, могут быть выполнены из экзотических древесных пород.¹

Наиболее сложно определение древесин в том случае, когда совершенно неизвестно, откуда поступил образец. Мировых определителей древесины не существует, и в настоящее время, повидимому, нет возможности приступить к их составлению, так как огромное количество видов и даже родов все еще остается неописанным. Как будет показано несколько ниже, в большинстве случаев по строению древесины нельзя сразу, не определяя рода, определить принадлежность растения к тому или иному семейству. Поэтому, когда приходится исследовать образец, о котором мы ничего не знаем, кроме того, что можем в нем увидеть под микроскопом, очень трудно установить его точное ботаническое наименование.

Если в определение поступает хвойная древесина, задача аналитика большей частью значительно упрощается. Имеется несколько определителей хвойных древесин, из которых следует назвать старый итальянский определитель Ф. Тасси (Tassi, 1906), более новый определитель на немецком языке Э. Слипфера (Slypper, 1933) и, наконец, определитель венгерского анатома П. Грегуша (Greguss, 1950) также на немецком языке, но с небольшим русским резюме. В этих случаях можно, кроме того, пользоваться и английской сводкой о строении древесины хвойных Э. Филлипса (Phillips, 1944). Все эти пособия не лишены некоторых дефектов. Определитель родов хвойных, составленный А. Л. Тахтаджяном, помещен в I томе уже упоминавшейся сводки «Древесины Кавказа».

Иногда образцы для определения поступают в таком виде, что исключена возможность получения из них срезов и возможно только изготов-

¹ Обычно африканские древесные породы поступают на европейские лесные рынки, южно- и центральноамериканские в основном идут на рынки США, а тропические азиатские главным образом в Англию.

ление мацерации. Это безусловно затрудняет определение, хотя в нашей литературе имеется работа Е. Е. Успенского «Определение деревьев по элементам древесины» (1922; перепечатана в книге: Гаммерман, Никитин и Николаева, 1946), включающая, к сожалению, относительно ограниченное количество видов (47). Этот определитель составлен для распознавания древесных остатков в торфе, но может быть с успехом использован и в ряде других случаев, когда нужно определить древесину щепок, расщепов, стружки и т. д. С этой же целью может быть использовано также и пособие Риттера (Ritter, 1934) для определения измельченной древесины.

Определение субфоссилий, т. е. древесины, находимой в археологических раскопках, торфе или в четвертичных отложениях, не представляет специфических особенностей в самой методике определений, так как обычно нет оснований предполагать, что эти остатки относятся к растениям, ныне отсутствующим на тех же самых или близлежащих территориях. Изготовление препаратов в этих случаях более сложно, чем при работе с рецентной древесиной, и некоторые относящиеся сюда указания даны в главе второй. По результатам определений полускопаемых древесин обычно судят о древесной флоре той местности, где они были обнаружены. В случае нахождения этих остатков в торфе или в геологических плейстоценовых и голоценовых отложениях, справедливость такого умозаключения обычно бывает бесспорна. Иначе обстоит дело с остатками, находимыми при археологических раскопках. Деревянные части изделий сплошь и рядом могли быть изготовлены из дерева, привезенного издалека. Так, известно нахождение древесины самшита в раскопках средневекового Новгорода и березы в повозках, обнаруженных в древнеегипетских погребениях. Безусловно, такие определения дают многое для историков и даже для биологов, но вряд ли могут явиться основанием для восстановления древесной флоры местности, где ведутся раскопки. Деревянный строительный материал в этом отношении представляет для исторической географии растений большой интерес, но и он может быть не местным. Наибольшее значение с этой точки зрения имеют очажные угли, тем более, что они, как правило, находятся в очень значительных, иногда огромных количествах. Мысль о значении анализа очажных углей для восстановления состава древесной растительности в относительно недалеком в геологическом смысле прошлом была высказана А. А. Яценко-Хмелевским и Г. В. Канделаки (1940, 1941). Одновременно с указанными авторами эту же идею развили английские ботаники Э. Солсбэри и Ф. Джэн (Salisbury and Jane, 1940), придававшие этому методу несколько преувеличенное значение. Работа последних подверглась довольно жесткой и в целом справедливой критике Г. Годвина и А. Тэнсли (Godwin and Tansley, 1941). Безусловно, использование данных анализа древесины очажных углей должно проводиться с осторожностью, так как костер — все же не «средняя проба», куда без разбору валится древесина всех произрастающих поблизости древесных пород. Насельники раскапываемых археологами становищ и поселений, так же как и современные жители городов и сел, могли отдавать предпочтение в качестве топлива одним древесным породам и избегать других. Мотивами выбора могли быть не только соображения о большей теплотворной способности или пригодности определенного вида топлива для определенных целей (например до сих пор во всех низменных районах Закавказья для жарения мяса решительное предпочтение отдается обрезкам стеблей винограда), но и трудности, связанные с рубкой крупных деревьев примитивными

каменными (или даже бронзовыми) орудиями. Поэтому каждый итог определений древесины очажных углей и раскопок должен быть очень тщательно продуман.

Определение углей ведется по тем же пособиям, что и определение обычной древесины. Имеется специальная работа Л. Сусмэла (Susmel, 1950) для определения древесных углей, содержащая описание небольшого количества пород, но заключающая ряд технических указаний, не лишенных интереса.

Если необходимость в определении древесин возникает в лаборатории очень редко, то нет нужды в создании специальной коллекции препаратов древесин. В обычных случаях грамотный микроскопист, знакомый с основами анатомии растений и с соответствующей терминологией, сумеет без труда, при помощи указанных выше пособий, определить поступившую на анализ древесину. Но если определения древесины производятся в лаборатории более или менее постоянно, то весьма желательно иметь в распоряжении аналитика коллекцию постоянных препаратов, изготовленную из точно определенных древесин. Во многих затруднительных случаях пользование такой коллекцией является необходимым условием успеха определения. Разумеется, чем коллекция больше, тем легче с ней работать и шире возможности ее использования. К сожалению, у нас коллекции древесин не получили пока широкого распространения. Наиболее значительные коллекции, насчитывающие по несколько тысяч видов многих десятков семейств, собраны в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР в Ленинграде и в Ботаническом институте АН АрмССР в Ереване. Насколько нам известно, остальные из имеющихся коллекций (например в Лесотехнической академии им. С. М. Кирова в Ленинграде, в Сельскохозяйственной академии им. К. А. Тимирязева в Москве, в Грузинском сельскохозяйственном институте в Тбилиси) располагают значительно меньшим количеством образцов и видов. Создание и обогащение таких «ксилотек» существенно необходимо для дальнейшего развития сравнительного древесиноведения.

Препараты-эталон должны быть хорошо этикетированы и пронумерованы. Для каждого препарата должна быть написана карточка, по возможности, с точным указанием, откуда доставлен образец, кем (и как) определено растение. Желательно также дать на карточке и описание образца (возраст, место в стволе и т. д.).

В последнее время для определения древесин применяется система перфорированных карточек, позволяющих в значительной степени облегчить труд при определении. Образцы таких карточек изображены на рис. 50 и 51. Рис. 50 изображает карточку для лиственных пород, составленную Клэрком (Clarke, 1938), а рис. 51 — аналогичную карточку для хвойных, разработанную Э. Филлипсом (Phillips, 1941). Принцип использования такого определителя довольно прост. При описании эталона древесины данного рода или вида ножницами вырезаются те отверстия, которые соответствуют признакам, обнаруженным у данной древесины. Набор таких карточек всех или большинства древесин, к числу которых могут быть отнесены определяемые образцы, помещается в соответствующий деревянный ящик. При установлении в образце определенного признака (например простой перфорации сосудов — признак 6 на рис. 50) в соответствующее отверстие вставляется металлический стержень, поднятием которого удаляются все карточки, где данный признак отсутствует. Повторяя эту операцию со следующими признаками (при этом карточки в ящике приходится иногда переворачивать, так как отверстия сделаны

с четырех сторон), мы в конечном итоге оставляем в ящике всего одну карточку, которая и соответствует определяемому образцу. Чтобы карточки не изнашивались, их рекомендуется делать из более или менее плотного картона, а края (с оборотной стороны) оклеивать узкой полосой марли или бязи.

Основным преимуществом этого метода определений является, кроме быстроты, еще и возможность приступать к определению, начиная с любого признака, отмеченного в исследуемой древесине. Это весьма важное преимущество, так как очень часто не все признаки строения видны одинаково отчетливо (например из-за дефектов в препарате, образце). В некоторых случаях определение не удастся довести до конца, и в ящике остаются не одна, а две или больше карточек. В таких случаях всегда возможно установить род (или вид) образца сравнением с препаратами-эталоном или более или менее детальными опубликованными описаниями. Само собой разумеется, что точность определения зависит от количества карточек, что, впрочем, верно и для опубликованных определителей, в которых вероятность ошибки тоже связана с количеством описанных видов.

Заполнение карточек (т. е. вырезывание отверстий в них) не обязательно должно производиться на основании просмотра препаратов, его можно сделать и по соответствующим описаниям. В этих случаях желательно на карточках делать соответствующую отметку «по Вихрову», «по Гаммерман, Никитину и Николаевой» и т. д. Для хвойных Э. Филлипс (Phillips, 1941) составил таблицу для заполнения карточек для 114 видов 41 рода хвойных (т. е. около 85% всех описанных сейчас родов). Сам список признаков, приведенный на карточках, отнюдь не является окончательным и безусловно может быть пересмотрен и дополнен. Могут быть составлены и специальные карточки для определения какой-либо одной группы древесин. Так, определитель Дадсуэлла и Эккерсли для древесины эвкалиптов (Dadswell and Eckersley, 1935) составлен по этому «карточному» принципу.

Нельзя придавать методу «карточного» определения самодовлеющего значения. Этот метод представляет собой не более как удобный рабочий прием, который должен постоянно контролироваться исследователем. Признаки строения древесины несравненно богаче, чем те, которые помещены (или могут быть помещены) на любую карточку практически осуществимых размеров. Каждое определение (а во многих случаях и сам его ход) должно обязательно контролироваться сравнением с препаратами-эталоном или с соответствующими, достаточно детальными описаниями. Это требование, впрочем, относится ко всякому определению, достигнутому при помощи любого определителя.

В главе четвертой мы кратко отметили основные вариации в размерах и количестве элементов, которые наблюдаются в древесине одного и того же вида и возникают в связи с особенностями роста и развития дерева. Без сомнения, эти вариации могут в некоторых случаях отразиться на общей картине микроскопического препарата. Поэтому всегда необходимо вдумчиво рассмотреть препарат с тем, чтобы решить, является ли образец типическую для какого-либо вида картину или представляет какие-либо особенности, оказавшие влияние на строение древесины. К этим особенностям относятся прежде всего возраст образца и ширина годичных слоев в нем. Как мы уже указывали, возраст образца в общих чертах может быть установлен по направлению границы годичных слоев и лучей: в зрелой древесине и те и другие должны быть более или

менее параллельны. Узкие годичные кольца не всегда свидетельствуют об угнетении дерева, из которого получен образец; некоторые породы, например самшит, константно, в самых благоприятных условиях, харак-

23	○	Перегородчатые	○	24	○	Толстоствольные	○	25	○	Парадочные	○	26	○	Толстоствольные	○	27	○	Обычно 1 мм	○	28	○	Только одорядные	○	29	○	Обычно 4-10 рядные	○	30	○	Обычно 10-рядные	○	31	○	Агрегатные лучи	○	32	○	2 типа рядности	○	33	○	Томогенные	○	34	○	4 или более слоев	○	35	○	10 или более слоев	○	36	○	2 и 3 рядные участки	○	37	○	Чередующиеся клетки	○	38	○	Крупные клетки	○	39	○	Ходы или млечные трубки	○	40	○	Ярусность	○	41	○	Обычно < 4 на 1 мм	○	42	○	Обычно > 12 на 1 мм	○	43	○	Поры с сосисками	○	44	○	Крупные	○																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																				
		Волокна				Пиль																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																																					

признаки в нем могут отсутствовать. Особенно это относится к широким лучам (например у дуба) и к агрегатным лучам березовых и лещинных. Недоучет этого обстоятельства также может привести к ошибкам.

Мы уже говорили о желательности сопоставления определяемого образца не только с препаратом-эталоном, но и с соответствующим описанием. Некоторые из основных работ на русском языке, содержащие описание древесин тех или иных систематических групп, приведены нами выше. Часто бывает необходимо сопоставить образец и с описаниями иностранных авторов. Привести здесь хотя бы важнейшие из работ по систематической анатомии древесины невозможно, так как литература эта весьма обширна; укажем, однако, что ссылки на эти работы, расположенные по семействам, можно найти в немецком (оригинальном) и английском (переводном) изданиях сводки Золередера (Solereder, 1908), где приведена вся литература до 1908 г., и в сводке К. Меткафа и Л. Чок (Metcalf and Chalk, 1950), где дана литература с 1910 по 1949 г.

Определение древесины под микроскопом часто представляет значительные трудности. Однако во многих случаях возможно получение вполне точного ответа. Тем не менее следует предостеречь от стремления всегда завершить определение установлением латинского названия. Такой результат (безусловно, наиболее желательный) может быть достигнут только тогда, когда у исследователя нет никаких оснований сомневаться в правильности своего вывода. Во всех случаях возникших сомнений их надо оговорить добавлением знака «?» к латинскому наименованию растения или же указать на возможную альтернативу.

Определение ископаемых древесин

Определение ископаемых древесин представляет некоторые особенности, ознакомление с которыми необходимо для успешной работы в этой области.

В нашем изложении мы не будем касаться вопросов определения ископаемых остатков стволов древовидных папоротников, плаунообразных, клинолистников и других групп примитивных наземных растений, так как они характеризуются некоторыми особыми признаками строения стебля, часто отсутствующими у высших наземных растений, и их определение выходит за пределы круга вопросов, рассматриваемых в настоящей работе. Определение плейстоценовых и голоценовых древесин и так называемых «субфоссилий», т. е. остатков древесин, находимых при археологических раскопках, напротив, в принципе не отличаются от определения современных древесин, на что вкратце указано в предыдущем разделе. Поэтому здесь мы рассмотрим только случаи определения ископаемых древесинголосеменных и покрытосеменных (двудольных) растений.

Ископаемые древесины голосеменных изучены относительно хорошо, и достоверное определение их, при условии хорошо сохранившейся окаменелости, в большинстве случаев вполне возможно. Это в первую очередь связано с относительно небольшим количеством семейств и родов этих групп растений как ныне живущих, так и вымерших и, в связи с этим, с относительной легкостью отождествления находимых фоссилий с древесиной современных хвойных, гинкговых и саговников.

В мировой литературе отсутствуют сводки по ископаемым древесинам голосеменных, хотя бы в виде каталога фоссилий. Это затрудняет работу по определению древесин ископаемых голосеменных и исследователю при-

ходится обращаться к устаревшей в настоящее время работе Сьюарда (Seward, 1917 — *Pteridospermae—Cycadophyta*; 1919 — *Cinkgoales—Coniferales—Gnetales*), где старая литература собрана с исключительной полнотой. Последующие описания древесин надо разыскивать в периодической литературе (причем двух профилей — ботанической и геологической), что обычно сопряжено со значительными затруднениями.

Из четырех подклассов, на которые современная систематика делит класс голосеменных (Тахтаджян, 1950), в двух первых подклассах — *Pteridosperminae* (включающих семенные папоротники) и *Phyllosperminae* (включающих саговники и бенеттитовые) — вторичная древесина большей частью не достигает сколько-нибудь значительных размеров, и ископаемые стволы, обычно наряду с более или менее узким слоем древесины, содержат мощную кору и остатки низбегающих листовых черешков. Поэтому определение этих остатков в основном ведется по совокупности всех признаков, где строение древесины часто имеет второстепенное значение. Все же укажем, что древесина этих растений большей частью хорошо отличается анатомически от древесины кордаитов, гинкговых и хвойных. В классе голосеменных древесные формы наибольшее развитие получили в порядках кордаитовых, гинкговых и особенно хвойных, объединяемых в подкласс *Stachyosperminae*. Именно от растений этого подкласса до нас, начиная со среднего девона, дошло наибольшее количество окаменелой древесины; причем в большинстве случаев от стволов сохранилась только древесина и, следовательно, для определения этих остатков можно пользоваться лишь признаками ее строения.

Впервые описания ископаемых древесин были сделаны английским палеоботаником Николем, начавшим свои исследования в 1834 г. Наименования древесин по традиции, восходящей к Лундиусу (конец XVII в.), большей частью образуются путем прибавления «-xylon» к названию современного растения, со строением древесины которого, по мнению автора, сходен исследованный образец. Впрочем это не является общим правилом, и описан ряд «родов» с произвольными названиями — «*Dadoxylon*», «*Xenoxylon*», «*Mesembrioxylon*» и т. д., в тех случаях, когда автор считал, что наблюдаемая им структура или должна быть отнесена к группе родов, или вообще не имеет ясных аналогий с древесиной ныне живущих хвойных. Среди этих названий, например, «*Dadoxylon*» обозначает древесину палеозойских кордаитовых и более поздних хвойных с древесиной, более или менее тождественной древесине современных *Araucariaceae* (*Araucaria* и *Agathis*). Название «*Mesembrioxylon*» (буквально «южная древесина») было введено Сьюордом для обозначения типа ископаемой структуры, близкой к структуре современных *Podocarpus* и *Phyllocladus* (родов, распространенных как, известно, в южном полушарии). Название это впрочем особого распространения не получило и многие авторы описывают древесины с аналогичным типом строения под названиями «*Podocarpoxylon*» и «*Phyllocladoxylon*». Название «*Xenoxylon*» обозначает древесину с некоторым набором особых признаков, в современной флоре находимых у видов *Sciadopitys* и *Phyllocladus*. В некоторых случаях у современных хвойных, и эти отличия тоже могут служить основанием для установления особого названия. Таково, например, название «*Telephragmoxylon*», данное Р. Торри (Torrey, 1921) древесине, близкой к современным араукариевым, но характеризующейся септированными тра-

хеидами в конце годичного слоя (признак, который у ныне живущих араукариевых до сих пор отмечен не был). К этим же названиям относятся «*Anomaloxyylon*» и «*Thylloxyylon*», установленные В. Готаном (Gothan, 1905) для образцов, структура которых, повидимому, была изменена в результате каких-то патологических процессов, имевших место еще при жизни дерева. Такого рода наименования вряд ли имеют какое-либо реальное систематическое значение. Некоторые авторы в случае сомнения в связях ископаемой древесины с ныне живущими растениями, добавляя к названию приставку «*Para-*» «*Proto-*» или «*Meta-*», причем приставка «*Proto-*» обычно указывает на убеждение исследователя в большей примитивности данной фоссилии, а «*Meta-*», напротив, в ее большей эволюционной подвинутости по сравнению с растением, название которого положено в основу нового наименования. Таким образом, описаны «роды» *Paracedroxylon*, *Protopiceoxylon*, *Metacedroxylon* и т. д.

Всего до настоящего времени по строению древесины было описано около 20 «родов» хвойных (из которых один «род» *Dadoxylon* — включает также и некоторые древесины, бесспорно относящиеся к кордаитам) и около десятка «родов» кордаитовых. Достоверные ископаемые остатки древесины, относимые к гинкговым, до сих пор обнаружены не были, что может быть следствием значительного сходства древесины *Ginkgo biloba* с древесиной многих современных хвойных. Также редки и остатки *Chlamidosperminae* (в этот подкласс, как известно, относят *Ephedrales*, *Welwitschiales* и *Gnetales*), что некоторыми авторами связывается именно с их относительно незначительным распространением в прошлом.

При определении ископаемой древесины хвойных необходимо пользоваться сводкой Р. Кройзеля (Kräusel, 1949), в которой даны критический обзор всех «формальных родов» ископаемых древесин хвойных и определительная таблица к ним. Эта работа в настоящее время является основной в области палеосилотомии *Coniferales*. Из более старых работ можно указать на определительную таблицу Э. Слиппера (Slypper, 1933), включающую как современные, так и ископаемые формы. В части ископаемых древесин она основана преимущественно на работах немецких ученых В. Готана (Gothan, 1905), Эххолда (Echold, 1929) и Р. Кройзеля (Kräusel, 1919—1920) и включает всего 15 «родов» ископаемых древесин, причем некоторые из них даны также и с видовыми названиями. Пользование определением затруднено тем, что в него включены и признаки строения сердцевин. Однако сердцевина очень редко оказывается в образцах ископаемых древесин и поэтому ход определения может часто прерываться. Некоторые ископаемые «роды» (например *Xenoxylon*), определенно соответствующие каким-то реально существующим видам растений, в этом определителе отсутствуют. Вследствие этого пользоваться указанным пособием можно только очень осторожно, имея под рукой и другие пособия, например уже упоминавшуюся сводку А. Сьюрда (Seward, 1917, 1919). Весьма полезно при этом иметь и справочники по древесине ныне живущих хвойных, например работу Э. Филлипса (Phillips, 1941), хотя она и не очень полна. Иногда можно пользоваться также старым итальянским определителем Ф. Тасси (Tassi, 1906), но он также далек от полноты, содержит ряд ошибок в описаниях и недостаточно обоснованные количественные данные в диагностике.¹ Нужно учитывать,

¹ «Определитель голосеменных растений по древесине», приложенный к первому тому «Деревьев и кустарников СССР» (1949), представляет собой довольно неудачную компиляцию из разных источников, не всегда даже хорошо согласованных друг с другом. Пользоваться этим определителем можно только с большой осторожностью.

что у хвойных многие роды (например сосны, дакридиумы, подокарпусы) характеризуются значительными колебаниями основных признаков у отдельных видов и поэтому родовые диагнозы строения древесины могут быть только очень расплывчатыми. Однако в общем, несмотря на царящую в описаниях ископаемых древесины голосеменных значительную путаницу, во многих случаях определение их может быть вполне успешным, а установленные наименования древесины в большинстве случаев связаны как с ныне живущими родами хвойных, так и с ископаемыми растениями, определенными на основании генеративных или вегетативных органов.

К сожалению, с ископаемыми древесиными двудольных дело обстоит значительно хуже. Согласно сводке В. Эдвардса (Edwards), опубликованной в 1931 г., всего на этот срок было описано в литературе 95 родовых названий для ископаемых лиственных древесины (не считая более современных плейстоценовых и голоценовых находок), включающих 280 «видов». Число это нельзя не признать весьма малым. Напомним, что в настоящее время известно более 3 тысяч родов древесных двудольных, подразделяющихся в свою очередь примерно на 15 тысяч видов. Следует указать, что с момента публикации сводки Эдвардса число описанных родов и видов увеличилось очень незначительно. Так же как и древесины хвойных, древесины лиственных описываются главным образом путем прибавления к родовому названию суффикса «-oxylon» или «-inium». Видовые названия даются преимущественно по месту нахождения образца, хотя в этом отношении и имеются многочисленные исключения.

Основанием к отнесению ископаемой древесины к тому или иному родовому названию является изучение ее анатомической структуры. Определенный тип анатомического строения, описанный впервые, принимается за «тип» для данного «рода», и работа последующих исследователей в основном заключается в сопоставлении своих анатомических наблюдений с описаниями более ранних авторов. Однако эти описания, подавляющая часть которых опубликована еще в середине и во второй половине прошлого столетия, в большинстве своем составлены крайне поверхностно, без учета важнейших признаков строения, с преимущественным вниманием к второстепенным количественным признакам, которые в настоящее время в значительной мере лишены систематического значения. В качестве примера можно указать на диагноз, который был дан крупным немецким палеоботаником Конвентцем для установленного им «рода» *Cornoxyylon* (Conventz, 1882). Основанием для установления этого формального рода было следующее строение ископаемого образца: мелкие клетки, многочисленные разбросанные сосуды, узкие лучи, толстостенные волокна и относительно скудная диффузная паренхима. Эта структура, по мнению автора, наиболее характерна для семейства *Cornaceae* и для древесины ныне живущих представителей рода *Cornus*. Это утверждение нельзя не признать совершенно фантастическим. Десятки и сотни родов абсолютно различных семейств, представители которых растут во всех климатических областях земного шара, обладают строением, вполне подходящим к той необычайно широкой формуле, которая была дана Конвентцем для рода *Cornoxyylon*. В нашей флоре такому описанию вполне отвечают, например, *Lonicera* и *Viburnum* (сем. *Caprifoliaceae*), *Vaccinium* и *Rhododendron* (сем. *Ericaceae*), *Parrotia* (сем. *Hamamelidaceae*) и *Mespilus* (сем. *Malaceae*). Для тропиков количество родов с таким типом строения чрезвычайно велико (например *Simplocos*, *Greulia*, *Randia*, *Eurya*). Это вовсе не означает, однако, что древесина *Cornus* не может быть отличена от древесины всех этих родов. Напротив, у большинства видов рода *Cornus* имеется ряд

вполне четких признаков строения, комбинация которых характерна именно для этого рода. К этим признакам относятся, например, наличие лестничных перфорационных пластинок с многочисленными перекладинами (от 15 до 35), хорошо выраженных окаймленных пор у волокон, гетерогенность лучей и особенно склонность к образованию у них длинных однорядных окончаний и наличие сдвоенных и строенных лучей. Количество этих признаков можно было бы увеличить.

Не исключена возможность, конечно, что не только указанные выше признаки привели Конвентца к заключению о том, что исследованный им образец относится к роду *Cornus*, но во всяком случае в своем диагнозе он воздержался привести какие-либо дополнительные аргументы в пользу своего утверждения. Однако по типу, описанному Конвентцем, было установлено 8 видов и описано 20 образцов.

Этот пример вовсе не единичен и представляет скорее правило, чем исключение. Так, П. Кайзер (Kaiser, 1880) описал ископаемую древесину под названием «*Ficoxylon*». Основной диагностической чертой древесины этого типа является действительно весьма характерное распределение паренхимы в виде широких полос, параллельных границе годичного слоя. Этот тип распределения паренхимы часто обозначается как фикусный тип древесной паренхимы. Однако он, во-первых, характерен не для всех видов рода *Ficus*, и у *F. monophylla*, *F. laurifolia* и некоторых других паренхима распределена сомкнуто-крыловидно или вазикентрично. Кроме того, этот признак вовсе не является исключительной принадлежностью представителей рода *Ficus*. Такое распределение паренхимы свойственно только видам тропической и субтропической флоры (за исключением нашего инжира *Ficus carica*, где он выражен также вполне отчетливо). Так, этот тип древесной паренхимы характерен для видов *Xylopia* (сем. *Annonaceae*), многих бобовых (*Pterocarpus*, *Baphia*, *Pongamia* и ряд других), видов *Brexia*, некоторых видов *Celastrus* (сем. *Celastraceae*) и многих других.

Ознакомление с литературой по ископаемым древесинам двудольных, особенно с работами прежних авторов, заставляет, к сожалению, констатировать, что большинство древесных фоссилий описано и поименовано со столь большой степенью неточности, что описания эти вряд ли могут быть с успехом использованы для стратиграфических или палеоботанических целей. Более того, можно утверждать, что многие такие описания имеют в науке лишь отрицательное значение. Действительно, называя кусок древесины *Cornoxydon*, исследователь предполагает, во-первых, что его образец есть остаток растения или относящегося к роду *Cornus* или как-то с этим родом связанного, причем это растение принадлежит к определенному семейству, занимающему какое-то место в эволюционной истории покрытосеменных и играющему определенную роль в генезисе растительного покрова; во-вторых, что все образцы, определенные как *Cornoxydon*, соответственно связаны между собой не только некоторыми чертами общности структуры, но и какими-то генетическими связями. И то и другое, как мы видим, в действительности в очень многих случаях не имеет места.

Большинство наименований ископаемых древесин, построенное по всем правилам номенклатуры, с родовыми и видовыми названиями по сути дела оказывается лишенным смысла, обозначающим под одной рубрикой часто совершенно различные растения. Во многих случаях авторы, давая название куску ископаемой древесины, произведенное от рода современного растения (с прибавлением окончания «-oxylon» или

«-inium»), в примечаниях пишут о своих сомнениях в родовой принадлежности исследованного образца. Так, Р. Кройзель и Г. Шенфельд (Krausel und Schönfeld, 1924), описывая древесину миоцена южного Лимбурга в Голландии под названием *Cornoxydon* sp., указывают на возможность связи этого образца с *Hamamelis* или *Liquidambar*. Вряд ли такие примечания помогают делу, так как данное раз название в сводках и обзорах помещается обычно уже без примечаний и только дезориентирует читателей.

Чрезвычайно неудачна также и практика наименования образцов ископаемых древесины по названию какого-либо лица или географической местности. Что может означать название *Sumatroxylon*, установленное относительно недавно голландским ботаником Л. Бергером (Berger, 1923), кроме того, что на Суматре был найден кусок ископаемой древесины. Особенно много таких названий дал в свое время выдающийся немецкий палеоботаник Унгер (Unger, 1842, 1845, и др.). Названия *Brogniartites*, *Bronnites*, *Cottaites*, *Fichtelites*, *Fraasia*, *Klippsteinia*, *Meyenites*, *Mirbelites*, *Mohlites*, *Tchihatcheffites*, *Withamia* и некоторые другие не могут быть отнесены ни к какому из известных нам семейств покрытосеменных. Образцы этих ископаемых древесины (или шлифы из них), если они сохранились, должны быть снова описаны и переопределены. В противном случае эти названия надо просто трактовать как «древесину двудольных». Для таких ископаемых древесины, которые ближе определены быть не могут, имеется специальное название *Dryoxylon*, данное М. Шлейденом (Schleiden und Schmidt, 1853) образцу, который, впрочем, впоследствии оказался не относящимся к этому классу. Однако указанный термин иногда употребляется именно в этом смысле, и В. Эдвардс (Edwards, 1931) отнес к «роду» *Dryoxylon* ряд неправильно названных (в нарушение правил номенклатуры) древесины, строение которых не позволяло отнести их к какому-нибудь определенному роду двудольных.

Анализируя причины, приведшие «палеокинологию» двудольных в то печальное состояние, в котором она бесспорно находится в настоящее время, можно сказать, что одной из основных причин существующих неясностей и путаницы в определении ископаемых древесины двудольных является значительная сложность самого материала, подлежащего исследованию, описанию и наименованию. Во многих ископаемых древесинах можно лишь с большим напряжением уловить некоторые черты структуры, в то время как многие важные диагностические признаки бесследно исчезли. С другой стороны, в недостатках многих современных описаний ископаемых древесины повинны мотивы, так сказать, субъективного порядка.

Правила номенклатуры требуют обязательного сопоставления каждого вновь исследуемого образца с однажды описанным «типовым образцом». Однако надо учесть, что описания признаков внешней морфологии растения достигли большого совершенства уже в конце XVIII и в начале XIX столетия. Многие диагнозы растений самого Линнея, де Кандолля, Горянинова, Кассини и других и до настоящего времени служат образцом точного и изящного описания внешней морфологии растений. Напротив, только в 1863 г. Санио (Sanio) была дана более или менее удовлетворительная классификация элементов древесины. Что же касается методики описания и оценки систематического значения признаков строения древесины, можно смело утверждать, что это дело наших дней. Между тем из 137 названий «родов» ископаемых древесины двудольных, приведенных В. Эдвардсом в его каталоге (часть из них отнесена им в

синонимику), 36% описано до 1863 г., 33% — до 1900 г., 20% — до 1917 и только 11% — после 1917 г. При этом ко многим старым родовым названиям отнесено наибольшее количество видов. Например для «рода» *Betulinium* (описан в 1842 г.) описано 11 видов, для «рода» *Cornoxydon* (описан в 1882 г.) 8, для «рода» *Laurinium* (описан в 1845 г.) 27, для «рода» *Quercinium* (описан в 1842 г.) 25 видов и т. д. Однако, как нам кажется, мы достаточно подробно показали, насколько ненадежны старые описания.

Вторым моментом, снижающим качество современных описаний, является довольно строгое разделение анатомов древесины на специалистов по ископаемым и специалистов по современным древесинам. Большинство авторов, описывавших ископаемые листовые древесины, никогда в жизни не опубликовали ни одного исследования, посвященного современным древесинам. Таковы, например, Феликс, Каррутерс, Киарруджи, Флиш, Эдвардс и многие другие, вероятно — абсолютное большинство. Кроме того, за редкими исключениями, крупнейшие специалисты в области тропических древесин (а очень многие ископаемые древесины имеют систематические связи скорее именно с древесными растениями, ныне распространенными в тропиках) такие, как Рикорд, Чок, Норман и другие, ни разу не приложили своих сил к описанию ископаемых древесин.

Конечно, нельзя утверждать, что все описания ископаемых древесин совершенно дефектны. В палеоботанической литературе имеются примеры блестящих описаний, совершенно исчерпывающих по точности, не оставляющих никаких сомнений в ботаническом наименовании растений, от которых сохранилась окаменелая древесина. Таковы, например, многие описания А. В. Ярмоленко, описания палеоботаников индийской школы Б. Сахни, некоторые описания Э. Буро, Е. Банкрофт, Л. Бергера и др. Характерно, однако, что эти детальные и критические описания в основном принадлежат лицам, много и долго работавшим с современными древесинами.

Из сказанного выше видно, что состояние изучения ископаемых древесин и особенно древесин двудольных находится явно в неблагоприятном положении. Этим, надо полагать, объясняется и малый интерес, проявляемый за последние годы к вопросу определения древесных окаменелостей. Между тем правильное описание и определение ископаемых древесин, в изобилии находимых в нашей стране, имеет большое и прикладное (для целей статистики) и теоретическое (для систематики, филологии и исторической географии растений) значение.

Надо полагать, что большинство затруднений, связанных с описанием и определением ископаемых древесин двудольных, все же преодолимо. Однако для выбора правильного пути работы в этом направлении надо все же рассмотреть некоторые общие вопросы номенклатуры ископаемых растений. Согласно «Международным правилам ботанической номенклатуры», все правила номенклатуры, установленные для современных растений, относятся и к ископаемым растениям (ст. 9). Это требование сопровождается указанием на то, что номенклатура всех групп ископаемых растений ведет свое начало с 1820 г. (ст. 20). Неудовлетворительность безоговорочного перенесения правил номенклатуры современных растений на растения ископаемые побудила группу голландских и немецких палеоботаников (Jongmans, Halle, Gothan, 1935) выступить с проектом специальных добавлений к «Правилам». На Международном ботаническом конгрессе 1935 г. было принято решение обсудить некоторые из этих

добавлений и утвердить их только на следующем конгрессе («Правила», Приложение 1). Вкратце эти добавления сводятся к установлению «типов рода по органам», так как для ископаемых растений нахождение целого растения или ряда его органов представляется редким исключением и огромное большинство видов описывается по отпечаткам листьев, остаткам цветков или плодов или кускам стволов. Вторым требованием этих добавлений является необходимость указывать при каждом описании ископаемого растения тип названия рода или вида. Наконец, вводится правило, по которому устанавливается, что если первое описание или первое изображение вида (или рода) неправильно или неясно, то название, связанное с этим экземпляром, недействительно. В целом все добавления безусловно достаточно продуманы и применение их облегчит работу палеоботаников. К сожалению, ископаемым древесинам в этих добавлениях было недостаточно уделено внимания [что, может быть, объясняется или малым удельным весом этих остатков в общей массе палеоботанических находок, или же тем, что авторы этих добавлений (кроме Готана) этим вопросом специально никогда не занимались]. Между тем совершенно ясно, что большинство диагнозов ископаемых древесин двудольных, сделанных прежними авторами, в связи с неразработанностью анатомии древесин в их время, должны быть признаны недействительными и все образцы (если они сохранились) переописаны и переопределены. Поэтому в настоящее время не только нет необходимости принимать за «тип рода» старые описания, но это должно быть просто запрещено. При исследовании ископаемой древесины голосеменных мы имеем право полагать, что перед нами образец, относящийся к вымершему ныне роду, и, следовательно, есть все основания сравнивать его не только и не столько с древесиной современных голосеменных, сколько с уже описанными и поименованными ископаемыми древесинами. Правда, и в этой области, благодаря произволу некоторых авторов или недостаточной их компетентности, существует известная путаница и неясность в номенклатуре, но при затрате достаточного труда успех все же вполне вероятен.

Иначе дело обстоит с ископаемой древесиной двудольных. Здесь надо считаться, во-первых, с огромным разнообразием ныне существующих древесных форм; во-вторых, с малой вероятностью встретить в ископаемом состоянии формы, относящиеся к полностью вымершим в настоящее время родам, и, в-третьих, с такой же малой вероятностью (ввиду относительной редкости остатков окаменелых древесин) обнаружить в разных местах образцы с более или менее аналогичным строением, действительно относящиеся к одному и тому же ботаническому (не «формальному») роду. Ввиду этого при определении ископаемых древесин двудольных их надо сравнивать не со старыми описаниями, а прежде всего с современной древесиной. Тем самым определение ископаемых древесин сводится к случаю определения современных древесин, о котором мы упоминали в первом разделе настоящей главы, случаю, когда о древесине ничего не известно, кроме признаков ее строения (в той мере, в которой они сохранились). Указания на местонахождение образца фоссилии в данном случае могут только в очень слабой степени помочь делу, ибо для более или менее отдаленных от нас эпох мы можем в любом месте предполагать нахождение самых разнообразных растений, ныне отсутствующих не только в данной области, но и на данном континенте. Этот случай мы охарактеризовали как один из труднейших в определении древесин. Определить ископаемую древесину, в которой не все детали структуры сохранились ненарушенными, чрезвычайно трудно.

Однако вовсе нет оснований считать такие определения безнадежными. Очень многие современные древесины (в первую очередь из древесных пород умеренных широт) описаны с такой подробностью и характеризуются таким четким набором признаков, что определение их до рода, а иногда и до секции может быть произведено с высокой степенью вероятности. Безусловно, всегда существует опасность отождествить ископаемую древесину с одной из хорошо известных исследователю пород (преимущественно умеренных широт). Поэтому исследователю ископаемых древесин надо быть хорошо знакомым с литературой по систематической анатомии древесины и иметь в своем распоряжении значительную коллекцию препаратов современных древесин.

Всякое описание ископаемой древесины должно быть по возможности исчерпывающим, так как совершенно очевидно, что полнота описания является первым залогом правильности определения. Кроме того, полнота описания позволяет в дальнейшем критически пересмотреть определение автора и оценить достоверность его выводов. Если особенности структуры определенного образца позволяют отнести его с достаточным основанием к одному из существующих родов древесных растений, нет никаких оснований создавать новое «родовое наименование» с окончанием «xylon», или «-inium». Если исследователь считает, что он может назвать растение, которому принадлежит описанный им образец, он должен это сделать. Этой совершенно разумной практики придерживались многие палеоботаники, например Шенк, Шафер, Ритц и некоторые другие, обозначавшие исследованные им древесины как *Acer* sp., *Fraxinus* sp., *Betula* sp., *Pterocarpus santalinus* и т. д. Количество таких наименований довольно велико, и из 110 родовых названий 23 «рода» (т. е. около 20%) ископаемых древесин поименовано именно таким образом. Во многих случаях можно довести определение до секции рода или даже до вида (сопровождая в случаях сомнений секционные или видовые названия знаком «?»). По нашему мнению, нет необходимости в придумывании специальных видовых обозначений только для того, чтобы описываемое название имело бинарный вид и носило бы имя своего автора. Такое «видовое» название никакого реального смысла не имеет, так как в большинстве случаев строение древесины не дает оснований к отнесению того или иного растения к определенному виду. Желательно все же указывать при наименовании рода, что определение произведено по куску древесины, прибавляя слово «*lignum*» или «древесина».

Во многих случаях, однако, такой успешный результат определения достигнут быть не может. Плохо сохранившаяся структура или просто недостаток сведений о строении современных растений с аналогичным типом структуры могут заставить исследователя воздержаться от отнесения изучаемого им образца к определенному роду двудольных растений. В таких случаях многие авторы рекомендуют относить образец к «древесине двудольных» просто под этим наименованием или же используя уже существующее название *Dryoxylon*. Если при этом определению сопутствует детальное и достаточно грамотное описание, можно считать, что труд автора не пропал даром. Применение названий, данных прежними авторами, в большинстве случаев вряд ли может быть обосновано. Многие из них (например *Rhamnacinium* Феликса или *Dipterocarpoxyton* Холдена, но не Бергера) были выдвинуты авторами для указания, что эти древесины относятся к определенным семействам (в приведенных примерах к *Rhamnaceae* или к *Dipterocarpaceae*). Нужно заметить, что такая уверенность может возникнуть только в виде исключения.

Иногда по строению древесины можно указать на семейство, не установив предварительного рода. Это может иметь место только для древесины, относящейся к очень крупному семейству, древесина представителей которых плохо изучена (например бобовые), или к тем немногим семействам (например *Malaceae*), где отдельные роды плохо отличаются друг от друга. При этом, разумеется, условное обозначение, имеющее все же реальный ботанический смысл (принадлежность к определенному семейству или группе родов), может и должно быть применено. Но все основания к такому определению должны быть тщательно взвешены. Следует еще раз повторить, что неправильное наименование, подсказывающее определенные генетические связи, существование которых не обосновано, может принести только вред.

Глава седьмая

ИССЛЕДОВАНИЕ ДРЕВЕСИНЫ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ СИСТЕМАТИКИ И ФИЛОГЕНИИ

Систематическое значение признаков строения древесины

За последнее время вопросы систематической и эволюционной анатомии древесины все более привлекают внимание исследователей. Поэтому очень важно наметить некоторые основные положения сравнительной анатомии древесины.

Краеугольным камнем современной сравнительной анатомии древесины является факт относительной консервативности признаков ее строения, многократно констатированный многими исследователями на очень обширном материале. В то время как размер и даже соотношение элементов древесины под влиянием изменяющихся внешних условий варьируют в довольно широких пределах (и не только у различных индивидов одного вида, но и в разных годичных кольцах одного и того же растения), ее основные структурные признаки показывают значительное однообразие, не изменяясь заметно ни у различных растений, принадлежащих к одному ботаническому виду, ни в отдельных годичных кольцах, отделенных иногда друг от друга десятилетиями. В последнее время В. Е. Вихров (1952) выдвинул объяснение этого явления, связывая консервативность признаков строения древесины, с одной стороны, с мультифункциональностью тканей древесины ствола, а с другой — с условиями питания камбия, получающего эргастические вещества не в результате активного взаимодействия со средой (как, например, клетки мезофила листа), но в уже переработанном виде. Возможно, что именно эта особенность питания камбиальных клеток обуславливает относительную стойкость признаков строения древесины, их малую и медленную изменчивость. Во всяком случае в отличие от многих других признаков строения растительного организма большинство признаков строения древесины стойко сохраняет свои особенности и может быть в этом отношении сравниваемо с признаками строения цветка и плода, которые, как известно, и кладутся в основу систематики растений.

Дальнейшие углубленные исследования строения древесины значительного числа растений привели к констатации общности или даже тождества в структуре древесины у близких видов одного рода. Все или большинство видов многих, даже очень крупных родов показывают обычно один тип строения древесины, хотя различные виды этих родов могут характеризоваться совершенно различной экологией, расти в самых разнообразных почвенных, климатических и биоценологических условиях, а их ареалы могут быть разобщены друг от друга континентами и океанами.

Произведенными в последнее время рядом советских анатомов исследованиями строения древесины многих видов некоторых крупных родов древесных растений (дубы, ясени, ивы, тополи, грабы, лохи, ильмы, каркасы и некоторые другие) показано, что как некоторое общее правило близкие виды отдельных родов не различаются между собой по признакам структуры, а более далекие виды обычно отличаются только теми или иными второстепенными признаками. Причем эти различия в строении древесины могут совпадать с внутривидовыми подразделениями, установленными на основании признаков внешней морфологии, или же, напротив, не соответствовать им. Так, у грабов подразделение рода на два подрода — настоящих грабов (*Eucarpinus*) и дистегокарпусов (*Distegocarpus*) — вполне отчетливо выражено и в признаках строения древесины.¹ Строение древесины у кленовых хорошо соответствует разделению этого рода на секции, предложенному А. И. Поярковой. Такие же аналогии могут быть установлены и у дубов. Напротив, у ясеней, исследованных М. С. Гзырян (1950а), деление рода на две секции — *Fraxinus* и *Ornus*, основанное на таком важном признаке, как строение околоцветника (что даже дало основание некоторым систематикам выделять последнюю секцию в особый род *Ornus*), совершенно не находит своего отражения в признаках строения древесины.

В некоторых случаях отдельные виды рода имеют несколько иной тип строения, более или менее резко отличающийся от типа строения большинства видов рода. Так, в пределах рода *Fraxinus*, где большинство из исследованных видов характеризуется кольцесосудистостью, гомогенными лучами и крыловидной и сомкнутокрыловидной паренхимой, выделяется согдийский ясень (*F. sogdiana*), древесина которого рассеяннососудиста, лучи гетерогенны, а паренхима хотя и достаточно обильна, все же не образует значительных скоплений и должна быть отнесена к вазичентричному и метатрахеальному типам. Этот тип строения весьма схож со строением древесины близкого к ясеням рода *Fontanesia*, относящегося к тому же колену *Fraxineae* семейства маслинных, но ксилотомически отличающегося от ясеней очень скудным развитием древесной паренхимы.

Следует заметить, что у хвойных разнообразие признаков строения древесины у отдельных видов многих родов часто более значительно, чем у двудольных растений. Так, различные виды сосен отличаются между собой рядом признаков строения, кроме общих для всех видов — отсутствия паренхимы и тонкостенности клеток эпителия смоляных ходов. В обширном роде *Podocarpus* большинство видов характеризуется наличием на полях перекреста мелких окаймленных пор, часто считающихся диагностическим признаком для рода. Однако *P. spicatus* и *P. blumei* имеют крупные оконцевые поры. Такие же различия в основных диагностических признаках могут быть замечены в пределах рода *Dacrydium* и некоторых других. Возможно, что эта меньшая стабильность общеродовых признаков у хвойных связана не с особенностями в выделении родов у этой группы растений, но со значительно меньшим количеством родов хвойных по сравнению с двудольными.

Таксономические единицы высшего порядка — семейства и порядки — уже в значительно меньшей степени показывают общность признаков строения древесины. Безусловно, многие семейства, например березовые,

¹ Эти различия настолько отчетливы, что позволили Б. Тер-Абрамян, исследовавшей древесину грабов, высказать предположение о необходимости выделения дистегокарпусов в особый род — *Distegocarpus*.

лещинные, буковые, ильмовые, тутовые и даже такое обширное семейство, как бобовые, обнаруживают некоторые общие признаки. Однако количество их обычно невелико и анатомические характеристики семейств большей частью оказываются очень расплывчатыми. Для ряда семейств Dicotyledones составление таких характеристик почти неосуществимо, и в пределах семейства мы можем видеть столь значительный диапазон варьирования признаков, что почти все основные признаки строения древесины двудольных оказываются представленными у различных видов одного семейства. Таковы, например, семейства вересковых, маслиновых и многих других. При этом такие семейства не являют собой беспорядочный конгломерат родов и видов с самым различным типом строения. Большой частью крайние типы строения связаны между собой постепенными переходами, и тем самым строение древесины в пределах семейства всегда характеризуется некоторой общностью.

Некоторые закономерности эволюции растений

Современная систематика растений, какими бы методами она ни пользовалась — внешнеморфологическим анализом или микроскопическим исследованием микроспор (пыльцы), древесины, листа, хромосом, эмбриологических особенностей и т. д., — во всех случаях имеет целью вскрыть эволюционный процесс у изучаемых систематических групп. Однако эта задача — одна из наиболее сложных в современной биологии. Прежде всего, поскольку процесс эволюции протекает весьма медленно, в течение тысяч и миллионов лет, его экспериментальное воспроизведение очень затруднено или даже почти невозможно.

До последнего времени основным методом работы филогенетика оставался метод наблюдения и последующих логических построений, позволяющих реконструировать путь эволюционного процесса. Иногда микроскопические наблюдения, главным образом над особенностями клеточного деления, получение искусственно травмированных или измененных объектов и т. д. называют «экспериментальным методом» в систематике. Однако это очевидное заблуждение, ибо совершенно ясно, что по сути дела изучение любого признака современного или ископаемого растения под микроскопом ничем принципиально не отличается от изучения признака в лупу или простым глазом. Также и исследование искусственно вызванных уродств или поранений, в признаках которых хотят видеть возврат к более древним, предковым чертам, является наблюдением над современными растениями, и только путем более или менее безупречных умозаключений мы можем истолковать значение возникших новообразований.

Из познания пассивных методов наблюдения основным оружием филогенетики вовсе не вытекает, что эти методы несовершенны или не дают достоверных результатов. Имеется ряд блестящих примеров реконструкции путей эволюции той или иной группы растений или животных, подтвердившихся впоследствии палеонтологическими находками. Напомним, например, что основные черты архитектуры стебля псилофитовых были предсказаны Джеффри еще до того, как эта важнейшая группа наземных растений была обнаружена в толще девонских отложений Шотландии в состоянии, позволившем изучать особенности их строения. Но невозможность эксперимента и необходимость использования сложной цепи логических построений для получения решения делают работу филогенетика особенно затруднительной. Поэтому каждый необдуманный

вывод или предвзятое мнение могут привести к совершенно ошибочным результатам, и тот же Джеффри дал ряд примеров недостаточно обоснованных построений, отвергнутых дальнейшим поступательным движением науки.

В реконструкции эволюционного пути современных организмов большую роль должна играть палеонтология, описывающая исчезнувшие формы и тем самым собирающая, так сказать, «прямые доказательства» прошлого, предков современных растений и животных. Действительно, для многих групп животных мы имеем чрезвычайно богатый ископаемый материал, не только служащий целям геологической синхронизации отложений, но и в значительной мере раскрывающий эволюцию отдельных классов, порядков, семейств, родов и видов. Часто и этот материал оказывается недостаточным, но все же зоологи находятся в несравненно более выгодном положении, чем ботаники, располагающие по многим группам растений в высшей степени скудным и не всегда достоверно определенным материалом.¹ Поэтому в большинстве случаев для решения тех или иных вопросов филогении ныне живущих растений мы тщательно изучаем и сопоставляем все признаки организации современных растений, с тем чтобы на этом основании умозаключить об их возможном происхождении. В этом кропотливом сопоставлении всех признаков² современных растений, как достигших зрелости, так и молодых, признаки строения древесины играют весьма значительную роль.

Вопросам методологии филогенетических исследований посвящено довольно значительное количество сводок, монографий и специальных исследований. Среди них нужно назвать в первую очередь классическую работу А. Н. Северцова «Морфологические закономерности эволюции» (1931, последующие издания 1939 и 1949). Эта книга построена почти исключительно на зоологическом материале. Среди крупных ботанических работ, посвященных вопросам филогении, нужно указать на монографии А. Н. Криштофовича «Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы» (1946), А. Л. Тахтаджяна «Соотношения онтогенеза и филогенеза у высших растений» (1943) и «Морфологическая эволюция покрытосеменных» (1948), а также отдельные статьи этого автора (например 1945, 1946, 1947, 1950а, 1954), Б. М. Козо-Полянского (1937, 1947, 1950а, б) и некоторые другие. Специально вопросы эволюции древесины рассматриваются в монографии А. А. Яценко-Хмелевского (1948).

Основным методом филогенетических исследований остается старое правило «тройного параллелизма», выдвинутое в свое время Эрнстом Геккелем и заключающееся в критическом сопоставлении для каждого конкретного случая результатов палеонтологического, сравнительно-анатомического (или, шире, сравнительноморфологического) и сравнитель-

¹ На недостаточность ископаемого материала для суждения об эволюционном пути современных животных и растений впервые обратил внимание Ч. Дарвин. Причины, вызывающие эту «неполноту геологической летописи», были недавно исследованы И. А. Ефремовым (1951). Впрочем, количество описанных ископаемых растений и животных со времен Дарвина значительно увеличилось. Тем не менее мы до сих пор для большинства групп растений (и особенно для двудольных) имеем совершенно недостаточный материал.

² Понятие «признак» может быть сформулировано следующим образом (см., например, В. Громова, 1946): под признаком понимается всякая особенность, которой одна группа организмов может отличаться от другой — будь то размеры или пропорции органов или частей тела, число или форма каких-либо элементов, наличие или отсутствие чего-либо, какие-нибудь физиологические проявления.

ноэмбриологического исследований. Сплошь и рядом из-за недостаточности материала или других причин тройной параллелизм оказывается двойным или же вообще никакого параллелизма не получается и автор работает только в одной области, сопоставляя полученные им результаты с данными других исследователей, установившими те или иные закономерности в эволюционном превращении отдельных признаков, органов и т. д.

Исходной логической предпосылкой для этих исследований служит утверждение, что современный организм, несущий в себе наибольшее количество архаических признаков (т. е. признаков, встречающихся у заведомо более древних — все равно, современных или ископаемых — форм), менее подвинут по пути эволюции, чем другой организм (принадлежащий к другому виду, роду или семейству), у которого эти признаки или не отмечаются вовсе, или отмечаются в меньшем количестве, или же выражены менее отчетливо.

При расположении ныне живущих видов (или родов и т. д.) в определенной эволюционной последовательности надо учитывать, что в огромном большинстве случаев мы не имеем непосредственного ряда «предок — потомок», но лишь различные ветви, происходящие от одного, более или менее отдаленного общего предка и находящиеся на различных уровнях эволюционного развития. При этом у одного и того же вида уровень этого развития для различных признаков может быть различен.

Совершенно очевидно, что организм не составляет простую сумму признаков, все его части находятся в определенном единстве и взаимодействии. Тем не менее различие в темпе эволюционного развития отдельных групп признаков наблюдается весьма часто и у очень многих видов животных и растений. В советской ботанической литературе это явление принято обозначать «эволюционная разновозрастность (гетерохрония) признаков» (Тахтаджян, 1946). На наш взгляд, гетерохрония является неизбежным результатом всякой адаптивной эволюции. Только признавая независимое от внешней среды эволюционное развитие организмов как «развертывание» или «осуществление» потенций, заложенных еще у самых примитивных форм, т. е., стоя на идеалистических позициях (ологenez Д. Роза, аристогenez Осборна и т. д.), можно не видеть необходимости в гетерохронии. Рассматривая эволюцию как процесс постепенного приспособления к постоянно меняющейся внешней среде, мы не можем не ожидать, что в одних условиях будут быстрее изменяться и эволюировать одни органы и части организма, а в других условиях — другие. Тем самым неизбежно должна создаваться некоторая «разноуровненность» отдельных органов одного и того же вида.

Одним из важных обобщений в области теории эволюции, имеющем большое значение в работе филогенетика, является так называемый «закон необратимости эволюции», сформулированный Долло и поэтому часто называемый «законом Долло». Однако представление о необратимости эволюции было развито еще Ч. Дарвином.

Из положения необратимости эволюции вытекает, что невозможно рассчитывать на обратное развитие видов (или родов и т. д.) от более специализированных к менее специализированным. Следовательно, если в одной группе растений в целом будут установлены виды (или роды) с комплексом примитивных признаков, нет оснований рассматривать эту группу как возникшую из другой группы, все представители которой характеризуются комплексом признаков высокой специализации. Однако не следует абсолютизировать закон о необратимости эволюции

и придавать ему значение некоторой внутренней особенности организмов, автоматически препятствующей последним двигаться назад. Уже давно некоторые крупные советские биологи-эволюционисты показали, что этот закон относится к видам, а не к отдельным признакам, которые в случаях, если это вызывается соответствующими изменениями внешней среды, могут вновь (в пределах истории данного филетического ряда) возвращаться к той форме, в которой они существовали у более или менее отдаленных предков (Сушкин, 1915; Сергеев, 1935; Зенкевич, 1944; Громова, 1946, 1950). Так, Л. А. Зенкевич дает следующую формулировку закона необратимости, которая представляется нам вполне убедительной: 1) вид никогда не может вернуться к состоянию, раз осуществленному в ряду его предков. Эволюция вида необратима; 2) отдельные органы потомка могут притти к состоянию, напоминающему предковое, но никогда не тождественному ему; 3) отдельные признаки потомка могут притти к состоянию, сходственному с состоянием предка.

Эти ограничения весьма важны в том отношении, что они указывают на недопустимость филогенетических выводов на основании установления только одного или немногих признаков, принимаемых за примитивные. Указанные выше авторы пришли к своим выводам на основании зоологического материала, но и в ботанической филогении могут быть установлены подобные примеры обратного развития некоторых признаков.

Обратное возникновение признака в процессе эволюции возможно только тогда, когда более древние признаки, в силу изменившихся внешних условий, вновь почему-либо оказываются выгодными организму.

Но не все признаки организма равноценны. Появление некоторых из них представляет для организма значительный скачок вперед, имеет общее значение для целой группы растений и поднимает энергию их жизнедеятельности. Эти признаки наиболее стойки в процессе эволюции, и утеря их может иметь место только при переходе вида к определенным очень узким условиям существования. Такова, например, утеря сосудов водными покрытосеменными. Другие признаки организации растения возникают в результате приспособления к некоторым частным, локальным условиям среды. Среди этих признаков мы чаще можем встретить возврат к более древнему состоянию.

При современном уровне знаний такая классификация признаков весьма сложна и возможна только в каждой конкретной группе растений на основе очень детального и очень тщательного изучения еще морфологии и физиологии исследуемых организмов. В области ботаники такое изучение еще только начинается, в зоологической же литературе имеются примеры таких исследований. Так, В. Громова (1946) выделяет у рода *Equus* (как ископаемых, так и современных форм) 6 категорий признаков, различающихся по направленности их изменений в сравнении с аналогичными признаками ископаемых предков лошадей.

Одним из важнейших методов филогении является, как мы указывали, эмбриологический метод. Известно, что Ч. Дарвином, а вслед за ним И. Мюллером и Э. Геккелем была установлена закономерность, заключающаяся в том, что в зародышах или молодых особях отмечаются признаки (явления так называемой рекапитуляции), отсутствующие у этих же животных в зрелом состоянии, но находимые у форм, принимаемых за предков данного животного. Эти наблюдения позволили сформулировать общее правило, названное Геккелем «биогенетическим законом», по которому принималось, что «онтогенез есть повторение филогенеза»

и что, следовательно, изучая первые стадии развития какого-либо животного (или растения), возможно установить в нем признаки его предков и тем самым раскрыть пути эволюции, приведшие к возникновению того или иного вида. В дальнейшем «биогенетический закон» был предметом оживленных научных дискуссий, пока А. Н. Северцов не сформулировал свою теорию «филэмбриогенеза», принимаемую большинством материалистически мыслящих биологов. Согласно этой теории, эволюция животных происходит не суммированием наследственных индивидуальных вариаций взрослых организмов, но путем изменения всего хода эмбрионального развития. При этом чем на более ранней стадии развития изменяется данный орган, тем более общий характер носит это изменение. Напротив, изменения на более поздней стадии несут более специальный, узкий характер. Представления А. Н. Северцова и других советских ученых внесли существенные коррективы в понимание «биогенетического закона», так как стало очевидно, что не во всех случаях мы можем найти на ранних стадиях онтогенеза какого-либо организма предковые признаки, свидетельствующие о путях его эволюции. Эти признаки могут быть обнаружены в тех случаях, когда изменения возникают на конечных стадиях онтогенеза (анаболии по А. Н. Северцову). В тех же случаях, когда эволюционные изменения возникают на ранних стадиях онтогенеза (архаллаксисы), картина онтогенеза, естественно, не повторяет ранние этапы филогенеза.

Приложение «биогенетического закона» к растительным организмам представляет значительные трудности в связи с некоторыми специфическими особенностями развития растений в отличие от животных. Разработка этого вопроса в основном является заслугой советских ученых Б. М. Козо-Полянского (1937) и А. Л. Тахтаджяна (1943, 1948), показавших приложимость общих теоретических положений, выработанных А. Н. Северцовым и его предшественниками, и к растительным объектам. Мы не будем здесь останавливаться на деталях тех особенностей в развитии растений, которые обуславливают у них особые формы рекапитуляций. Примеры, непосредственно относящиеся к анатомии древесины, нами будут приведены несколько ниже.

Одним из обобщений эволюционного учения, играющим определенную роль при филогенетических исследованиях растений, является «закон консервативных органов или частей», разработанный Э. Джеффри (Jeffrey, 1917). Согласно этому закону, некоторые органы растения, такие, как корень, основания листьев, ножки и оси шишек голосеменных, как правило, характеризуются более древними признаками, чем аналогичные признаки в других частях растения. Однако, как показала практика многих исследователей (и в том числе самого Джеффри), отнесение признаков к примитивным только потому, что они встречаются в корне или оси шишки, в некоторых случаях приводит к ошибочным выводам. Ниже, на примере древесины хвойных нами показано, что критерием «консервативных органов» можно пользоваться только с большой осторожностью, всегда сопоставляя заключения, сделанные на этом основании, с данными, полученными другими путями.

Столь же осторожно можно пользоваться и другим методом, разработанным тем же Джеффри, — методом изучения пораженных или травмированных органов растения. По мнению этого ученого, структуры, возникающие в травмированных (в результате главным образом механического воздействия) участках, несут обычно анцестральные признаки, по которым в какой-то степени можно восстановить филетические связи изучаемого растения. Однако появление примитивных признаков при

поранениях представляет собой скорее исключение, а интерпретация новообразований как древних структур, свойственных предкам данного вида, может привести к совершенно необоснованным выводам.

Мы наметили в самых общих чертах основные закономерности, управляющие филогенезом растений (и животных). Из нашего изложения, как нам представляется, вытекает вывод, что познание эволюционного пути любой группы растений является весьма сложной задачей, требующей от исследователя максимального внимания и величайшей осторожности в выводах. Тем не менее исследования эти в высшей степени перспективны.

Принципы организации оси высших растений

Чтобы иметь возможность оценить филогенетическое значение тех или иных особенностей строения древесины того или иного растения и на этом основании прийти к определенным выводам о его сравнительной эволюционной подвинутости, исследователь должен иметь представление о том, какие признаки в данном случае можно рассматривать как примитивные и какие — как специализированные. Из этого вытекает необходимость в составлении перечней или «кодексов» признаков с их соответствующей оценкой. В последнее время (Ильин, 1950) были высказаны сомнения в целесообразности создания таких «кодексов». Эти сомнения вряд ли оправданы, так как факт существования различий в эволюционной подвинутости отдельных признаков совершенно очевиден. Предположения об опасности формального применения этих «кодексов» не могут относиться к существу дела — целесообразности их составления, так как формально, талмудически, можно подойти к чему угодно.

Применение таких сравнительных перечней признаков в зоопалеонтологии и сравнительной анатомии животных имеет почти столетнюю давность и является самым обычным приемом исследователя.

Творческое, не формальное применение таких «кодексов» требует от исследователя отчетливого представления о путях структурной эволюции древесины в пределах всей группы наземных растений (теломофитов). Эта эволюция в настоящее время нам известна только в общих чертах и отдельные ее этапы далеко не ясны. Ниже, в трех последних разделах настоящей главы, мы сделали попытку изложить в более или менее систематизированном виде известные факты об эволюции древесины у теломофитов. Однако предпосылкой к этому изложению должно явиться краткое рассмотрение основных понятий архитектуры оси этой группы растений.

Совокупность флоэмы и ксилемы в сравнительной анатомии высших растений принято обозначать термином «стела». В основном различают два типа стел: протостелы,¹ в которых сердцевина отсутствует, и сифоностелы, в которых внутри более или менее мощного слоя проводящих тканей лежит сердцевина.

Протостелы могут быть сравнительно правильных очертаний (цилиндрические стелы), и в таком случае они обозначаются как гаплостелы, или же могут иметь более или менее вытянутые радиальные выступы (актиностелы, или звездчатые стелы). Дальнейшее расчленение актино-

¹ Иногда их называют «моностелами», но название это не очень удачно, ибо не оттеняет основного признака протостелы — отсутствие сердцевин. В обозначениях различных типов стел существует значительная путаница. Поэтому желательно придерживаться даваемой здесь терминологии, принятой большинством советских ученых.

стел приводит к созданию очень разнообразных, иногда весьма причудливых структур, свойственных многим плаунам, в которых ксилема разбита на отдельные пластинки, иногда на поперечном сечении сложной конфигурации и часто более или менее параллельные друг другу. Такой тип протостелы носит название «плектостелы».

Способ образования сердцевины в сифоностеле до сих пор еще не вполне ясен. Некоторые авторы склонны думать, что возникновение сердцевины связано с превращением самих внутренних элементов ксилемы (трахеид) в паренхиму. С этой точки зрения сердцевина стелярна (интрастелярна) по своей природе. Другие же исследователи, и в первую очередь Э. Джеффри, полагают, что сердцевина возникла путем внедрения коровых тканей в центральную часть гаплостелы. В этом случае клетки сердцевины эволюционно никак не связаны с клетками ксилемы (экстрастелярны) и гомологичны клеткам основной ткани коры. Есть основания полагать, что в процессе эволюции имели место оба пути возникновения сердцевины. Для плауновидных и некоторых примитивных папоротников имеются веские основания принять интрастелярное образование сердцевины. Возможно, что у высших папоротников и остальных *Pteropsida* сердцевина возникла экстрастелярно. Вопрос этот, не лишенный значения для многих филогенетических построений, требует новых исследований как современных плауновых и папоротников, так и ископаемого материала. У некоторых ископаемых и современных папоротников наблюдается смешанная сердцевина, т. е. сердцевина, в которой встречаются отдельные трахеальные клетки. Однако это еще не говорит в пользу интрастелярного происхождения сердцевины, так как трахеальные элементы могли частично сохраниться и при внедрении коровых тканей в центральные участки гаплостелы. В обоих случаях превращение трахеальных элементов в паренхимные происходило на первых стадиях их онтогенеза таким образом, что в некоторых из элементов не развивались процессы утолщения клеточных оболочек и отмирания протопласта и они оставались до конца жизни растения тонкостенными (и, вероятно, с живым содержанием).

Эволюция различных типов стел определяется, по мнению многих современных морфологов и анатомов (Bower, 1935; Тахтаджян, 1948; Раздорский, 1949), необходимостью появления живых клеток в толще мертвых проводящих элементов. Безусловно, в гаплостелических структурах, лишенных сердцевинных лучей (эти структуры в геологической истории организмов появляются позже сердцевины), в центре оси создается масса мертвых клеток. Однако, с точки зрения современных представлений о механизме поднятия воды в растениях, не вполне ясно, в чем заключается физиологический смысл живых клеток в толще ксилемы или древесины. Напомним, что для большинства ископаемых и современных низших наземных растений характерны мощные скопления паренхимных тканей во внешней коре, которые и осуществляют функции отложения запасных веществ. Гаплостелические структуры встречаются весьма редко. Они отмечены у некоторых родов псилофитовых и даже в этой примитивнейшей группе у некоторых родов (например *Asteroxylon*) сменяются активностелой. Кроме того, гаплостела свойственна некоторым *Lycopside* и папоротникам (в том числе и современным). Для огромного большинства остальных наземных растений характерны те или иные дериваты гаплостелы. Более специализированные протостелические структуры (т. е. со стелой, лишенной сердцевины) встречаются у ликописид, тмезопсид и папоротников. Клинолистные (*Sphenopsida*) напротив, насколько нам известно, обладают только сифоностелическими структу-

рами. Во всех типах, где отмечены те или иные разновидности протостелы, встречаются, однако, и сифоностелы. Особого разнообразия протостелические структуры достигли у папоротников. Именно в этой группе наблюдаются очень сложные очертания массивов проводящих элементов, которые получили название «актиностелы» и «плектостелы» и в котором достигаются соотношения между проводящими путями и основной тканью, повидимому, необходимые для нормального отправления жизненных функций стебля.

Возникновение сифоностелы, повидимому, надо представлять себе как модификацию гаплостелы, так как все остальные типы протостел (особенно плектостелы) являются специализированными структурами, мало способными к дальнейшим превращениям. Действительно, наблюдения за историей развития некоторых современных папоротников, характеризующихся наличием во взрослых стеблях сифоностел, показывают наличие гаплостел в молодых побегах. За исключением псилофитовых, среди остальных типов (филумов) высших растений (мы, как и выше, исключаем отсюда Bryopsida)¹ наряду с тем или иным типом протостел встречаются также и представители с сифоностелическими структурами. При этом имеющиеся данные говорят о том, что сифоностелы у каждого из этих типов возникли независимо друг от друга. Эти сведения наряду с данными о строении репродуктивных органов приводят современных фитофилогенетиков к мысли о независимом происхождении всех типов высших растений от псилофитовых (Тахтаджян, 1950).

В сифоностелах флоэма может быть расположена или только снаружки от ксилемы (эктофлойная сифоностела) или же и снаружки и вовнутри от ксилемы (амфифлойная сифоностела). Ксилема может дифференцироваться из прокамбия в центростремительном направлении, т. е. вновь возникающие элементы будут откладываться от периферии к центру. В этих случаях образуется «экзархная» ксилема. Ксилема может также откладываться в центробежном направлении, так что каждый последующий элемент возникает в направлении от центра к периферии. Такая ксилема носит название «эндархной». Наконец, элементы ксилемы могут возникать одновременно и центробежно и центростремительно: получающаяся при этом ксилема носит название «мезархной». Различия эти довольно существенны. Все покрытосеменные имеют в стеблях эндархную ксилему; напротив, ось плауновидных обычно экзархна; мезархная ксилема характерна для папоротников и редка в других группах. У голосеменных кордаитовые имеют экзархную ксилему, в то время как ксилема хвойных эндархна, корень покрытосеменных всегда экзархен, и именно это обстоятельство побудило Э. Джеффри рассматривать корень как носитель примитивных типов структур. Однако можно думать, что сохранение центростремительного направления формирования элементов ксилемы корня связано с некоторыми его биологическими особенностями, а вовсе не с его общей примитивностью, не понятной для такого физиологически активного органа. Во всяком случае строение древесины корней двудольных (еще до сих пор очень плохо изученное) во многих случаях показывает те же признаки специализации, что и строение древесины ствол.

¹ В данном случае мы исключаем из рассмотрения моховидные (Bryopsida), так как эта обширная группа имела свой специфический тип развития проводящей системы, приведший к почти полной потере способности образовывать настоящие трахеальные элементы.

Во всех сифоностелах, при развитии боковых придатков оси — листьев или веток, возникают отверстия, которыми сердцевина стебля связывается с сердцевинной боковых придатков. Эти отверстия — лакуны («прорывы», «бреши», или «щели») могут быть связаны только с ветками или же с ветками и листьями. У *Lycopsidea* листовые лакуны отсутствуют, у *Pteropsida* (т. е. папоротников, голосеменных и покрытосеменных) встречаются и те и другие. Рассеченность сифоностелы отверстиями может стать настолько значительной, что стела будет напоминать редкую сеть. Такие типы сифоностелы носят название «диктиостелы или эвстелы». Дальнейшее расчленение сифоностелы в процессе эволюции приводит к созданию стеблей с отдельными проводящими пучками, как, например, у однодольных. Эти стелы носят название «атактостелы».¹

Структурная эволюция ксилемы и древесины низших групп теломофитов

Как мы указывали, историю наземной растительности большинство современных ботаников начинает с псилофитовых, ископаемых растений, найденных в различных местах земного шара (в том числе и в СССР) в отложениях силура и девона. Псилофитовые обнаруживают определенные связи с водорослями, вероятно бурыми, и, по мнению ряда филогенетиков, представляют собой тех первых насельников суши, из которых развились впоследствии моховидные, плауновидные, псилотовые, клинолистные и папоротниковые — т. е. все типы (филумы) высших растений.

Находки псилофитовых растений сравнительно редки, но уже имеющийся в настоящее время материал показывает, что псилофитовые были представлены в довольно значительном морфологическом разнообразии, позволяющем выделить по крайней мере около 10 родов и несколько семейств. Анатомически все псилофитовые характеризуются наличием проводящих тканей: ксилемы и флоэмы. Поскольку у более древних — морских — растений ксилема и флоэма неизвестны (да, вероятно, и были излишни для растений более или менее постоянно погруженных в воду), то ксилема псилофитовых может рассматриваться как наиболее примитивное образование этого типа. Проводящие ткани псилофитовых были расположены в толще осевых органов в виде сплошного цилиндра (в большинстве случаев очень незначительного диаметра — 0.5 мм) более или менее округлых очертаний.

Псилофитовые анатомически изучены далеко не достаточно. В пределах типа псилофитовых (*Psilopsida*) наиболее примитивной группой можно считать семейство *Rhyniaceae*, известное нам главным образом из одного местонахождения среднего девона Шотландии (*Rhynia gwynne=vaughanii* и *R. major*). У этих растений стела представлена небольшим цилиндром в центре стебля (гаплостела). Диаметр стеблей составлял от 2 до 5 мм, диаметр стелы — 0.5—0.6 мм. Древесина, занимающая центральную часть стелы, насколько можно судить по остаткам довольно плохо сохранившихся стеблей, состояла только из кольчатых трахеид. У некоторых образцов все

¹ При этом в одном стебле получается как бы несколько стел. Некоторые авторы множественные стелы называют «полистелами». Однако полистелия может возникать в самых различных типах стел, на разных уровнях эволюционного развития и у различных групп растений; так, плектостелы папоротников тоже полистеличны. Поэтому термин этот не может иметь общего значения и от употребления его лучше отказаться.

трахеиды ксилемы одного диаметра, у других — центральные трахеиды несколько меньше, чем периферические. Для некоторых родов (семейств) мы не имеем никаких сведений об их анатомическом строении (например *Pseudosporochnus*), у других же участки, содержащие ксилему, не сохранились (или, может быть, эти растения вообще были лишены проводящих тканей). Более или менее детально строение ксилемы изучено у рода *Psilophyton* (сем. *Psilophytaceae*), где оно оказалось промежуточным между строением ксилемы у риний и у рода *Asteroxylon* (сем. *Asteroxylaceae*). Род *Asteroxylon* знаменует собой значительный шаг по пути структурной эволюции. Проводящие ткани у него собраны в виде хорошо выраженной мезархной актиностелы. Ксилема на поперечном срезе имеет вид 4—10-лучевой неправильной формы звезды (актиностела), а у некоторых видов даже разбита на несколько отдельных стел. Ксилема состоит из протоксилемы, расположенной в пределах лучей на некотором расстоянии от края каждого луча, в то время как остальная масса лучей состоит из метаксилемы. В протоксилеме некоторые трахеиды кольчатые, другие спиральные, в метаксилеме все трахеиды в основном несут спиральные утолщения. Однако у некоторых видов (со стелой, собранной в более или менее правильный круг и создающей, таким образом, некоторое подобие сердцевины, например у *A. elberfeldense*) наблюдается уже появление «лестничных» трахеид и даже некоторого количества трахеид с округлыми порами.

Появление лестничных трахеид и трахеид с округлыми порами («точечные трахеиды») является весьма важным этапом в структурной эволюции наземных растений. У псилофитовых ксилема возникает как водопроводящая ткань. У нас нет прямых доказательств физиологической роли ксилемы псилофитовых, но анатомический анализ достаточно убедительно показывает, что функционально эта ткань связана с водопроведением. Безусловно, проведение воды через живые клетки, наполненные протоплазмой, очень затруднено, и такое «водное ложе» у наземных растений, подвергающихся значительному иссушению, неизбежно привело бы к их гибели. Однако тонкостенные мертвые клетки, лишенные тургора, неминуемо были бы сплюснуты под давлением окружающей живой паренхимы. Отсюда необходимость в создании утолщений клеточной оболочки. Как мы знаем, и в онтогенезе современных покрытосеменных первые проводящие элементы протоксилемы — это кольчатые и спиральные трахеиды, вполне аналогичные первым трахеидам примитивных псилофитовых. В этом вполне уместно видеть одно из проявлений рекапитуляции. Однако то, что эти структуры были сохранены в первых стадиях онтогенеза высших теломофитов в течение сотен миллионов лет, указывает также и на их высокую целесообразность в определенных условиях среды. Действительно, давно было показано, что кольчатые и спиральные утолщения необходимы в молодых органах, энергично растущих в длину, так как при этом удлинение органа может происходить не только (и не столько) путем деления клеток, но и путем их вытягивания. Вряд ли эта функция (вытягивание) имела большое значение у псилофитовых, но во всяком случае можно предположить, что кольчатые и спиральные трахеиды ксилемы обуславливали значительную гибкость теломов и мезомов. Исследованиями ряда авторов (Ротерт, 1897; Александров, 1925; Александров и Абесадзе, 1927) установлено, что образование вторичных утолщений на стенках элементов ксилемы у высших растений связано с весьма сложными цитологическими явлениями. Нам не известно, имели ли место эти явления и у примитивных наземных растений, но

во всяком случае очевидно, что эти новообразования являют собой пример одного из важнейших ароморфозов (арогенозов) в эволюции наземной флоры.¹

Вторым этапом развития клеточной оболочки элементов ксилемы, происходившим у самых эволюированных псилофитовых, как мы говорили, является возникновение сплошного утолщения с отдельными утоньшенными местами — более или менее сильно вытянутыми порами. У *Asteroxylon* этот процесс только намечается. Значительно более отчетливо он выражен у *Schisopodium davidii* — загадочного растения из среднего девона Австралии, предположительно сближаемого с псилофитовыми. Ось этого растения актиностелична, но наряду с трахеидами с кольчатыми и лестничными утолщениями встречаются трахеиды со всеми типами сплошного утолщения — сильно вытянутые поры (лестничная поровость), округлые поры с округлым внутренним отверстием и округлые поры с щелевидным отверстием. Появление сплошной одревесневшей вторичной оболочки элементов ксилемы знаменуется возникновением у этой ткани новой функции — механической. Однако еще миллионы лет эта функция будет для древесины только второстепенной, и основную механическую нагрузку даже у огромных (относительно) стволов лепидодендронов, древовидных папоротников и некоторых других ископаемых растений будут нести коровые ткани, в основном паренхимные по своей природе. Только у хвойных и двудольных эта функция полностью перейдет к древесине, что тоже окажется немаловажным фактором в их победе в борьбе за существование.

Таким образом, основные структурные типы специализации ксилемы были намечены еще у псилофитовых. Эта группа, как мы говорили, рассматривается как исходная для всех типов (филумов) высших растений. Получив в наследство от своих предков эту организацию ксилемы, каждый из типов наземных растений развил ее в определенном направлении. При этом одни и те же удачные решения находились независимо друг от друга в разных группах, но все же каждый тип обладает свойственными ему особенностями в развитии древесины.

Тип моховидных (*Bryopsida*), если вместе с большинством современных филогенетиков признать его происхождение от псилофитовых, а не непосредственно от зеленых водорослей, являет собой пример регрессивной эволюции. Приспособившись к определенным узким условиям существования, моховидные полностью утратили способность к образованию ксилемы и флоэмы. Лишь в некоторых группах моховидных отмечены своеобразные водосодержащие или водопроводящие элементы — гидроиды, но происхождение их не связано с трахеальными элементами ксилофитовых: они возникли из паренхимных элементов.

Плауновидные (*Lycopsidea*) представляют собой особый тип эволюции наземных растений, характеризующийся отсутствием настоящих (теломных) листьев, которые у этой группы заменены так называемыми филлоидами, т. е. выростами на осевых частях. В филлоидах не имеется разветвленной проводящей системы (подобной жилкованию листьев покрыто-

¹ Исследования В. Г. Александровым процесса появления различных типов утолщений клеточной оболочки ксилемы, к сожалению, не получили продолжения ни в работах его учеников, ни у других исследователей. Между тем распространение этих исследований на более широкий круг объектов и особенно на современных представителей примитивных теломофитов (хвощей, плауновых, папоротников, цикадовых) представило бы огромный интерес и могло бы раскрыть ряд закономерностей эволюционного процесса, до сих пор еще далеко не ясных.

семенных), а имеющийся один, реже два, пучка не пересекает стелу. В отсутствие листовых лакун в стеле можно видеть признак, отличающий тип плауновидных от большинства других типов сифоностелических высших растений.

Наиболее примитивная группа среди плауновидных — это установленный А. Л. Тахтаджяном порядок *Baragwanathiales*. Этот порядок возник в силуре и включает несколько родов, относимых иногда к псилофитовым. Строение ксилемы у них очень примитивно, напоминающее ксилему примитивных псилофитовых. Проводящие пути собраны в актиностелу, трахеиды, насколько можно судить по имеющимся данным, исключительно кольчатые. От барагванатиевых произошли все четыре остальных порядка плауновидных, из которых один — лепидодендровые, достигшие своего максимального развития в карбоне, — представлен только ископаемыми формами, а три других включают как ископаемые, так и современные формы. Большинство плауновидных характеризуется протостелой, хотя у некоторых лепидодендровых имелась более или менее отчетливо выраженная сердцевина, а представители современного рода *Phylloglossum* имеют типичную сифоностелу. Почти для всех плауновидных характерна экзархная протоксилема. Важный признак в организации стебля плауновидных — появление камбия у некоторых ископаемых форм из порядка *Lepidodendrales*: *Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Bothrodendron* (повидимому, не у всех видов), *Lepidocarpus*. Камбий ископаемых плауновидных был способен откладывать довольно значительные массы древесины, всегда, тем не менее, значительно уступавшие в объеме огромным массам коровых тканей. Образование камбия не отличалось регулярностью, и во многих стволах древесины (вторичная) возникала только с одной стороны и отсутствовала с другой. У современных плауновидных (*Lycopodium*, *Selaginella*, *Phylloglossum*) камбий отсутствует. Аномальный вторичный рост, однако, отмечен у современного изозта (*Isoetes*). В толще древесины лепидодендровых наблюдаются одно- или многорядные лучи. Имеется ряд довольно убедительных данных о том, что эти лучи возникли путем превращения трахеид. Большинство плауновидных имеет в ксилеме и в древесине, кроме кольчатых и спиральных трахеид, также лестничные трахеиды, но у некоторых высокоорганизованных лепидодендровых (например *Sigillaria*) в самых внешних трахеидах древесины наблюдаются округлые окаймленные поры. Древесной паренхимы в древесине плауновидных нет, но в ксилеме отмечены отдельные тонкостенные клетки, возможно игравшие роль паренхимы. Наиболее интересна структурная особенность плауновидных — наличие у современного рода *Selaginella* настоящих сосудов. Большинство видов этого рода имеет в ксилеме лестничные трахеиды. Однако некоторые виды (*S. arisonica*, *S. rupicola* и др.), помимо трахеид, несут в ксилеме настоящие сосуды, причем ксилема может состоять из сосудов и лестничных трахеид или только из сосудов. Сосуды селлагинелл — с простыми перфорациями, расположенными на косых или поперечных стенках.

Обширная группа плауновидных, берущая свое начало с силура и достигшая расцвета в карбоне и перми, в настоящее время представлена только немногими травянистыми формами, занимающими в экономике природы весьма скромное место. В этой группе были найдены некоторые очень удачные структурные приспособления — возникновение сердцевин, появление более или менее длительно действовавшего камбия, сердцевинных лучей и сосудов. Все это, однако, не оказало решающего влияния на судьбу этих растений и большинство из них вымерло, оставив

только редуцированных потомков. В структурной эволюции плауновидных надо отметить появление сердцевинных лучей. Это образование возникнет впоследствии, независимо от плауновидных, во многих других растительных формах, но впервые появление сердцевинных лучей констатировано у *Bothrodendron mundum* из верхнего девона. У современных плауновидных сердцевинные лучи исчезли, но все же первое появление элементов, связанных с третьей функцией древесины — отложением запасных веществ, — должно быть связано именно с Lycopsida.

Третьей группой, выводимой непосредственно от псилофитовых, являются псилотовые (Tmesopsida) — небольшая группа из двух современных родов — *Psilotum* и *Tmesipteris*, распространенных в тропических и субтропических областях. Эту группу иногда непосредственно связывают с псилофитовыми, иногда относят к плауновидным, иногда к Sphenopsida, но, как показал А. Л. Тахтаджян (1941, 1950), наиболее естественно выделить ее в отдельный тип (филум).

В этом типе корневищеподобные ризомоиды у обоих родов протостелы и проводящие ткани собраны в виде экзархной актиностелы; наземные побеги у *Psilotum* также имеют протостелу, но у *Tmesipteris* наблюдается более или менее отчетливо выраженная сифоностела. Трахеиды у обоих родов лестничные, у *Psilotum*, кроме того, в центре массы ксилемы наблюдаются также толстостенные волокна с простыми порами. Это, по видимому, первое появление либриформа в структурной эволюции наземных растений. Хотя представители псилотовых не известны нам в ископаемом состоянии, тем не менее их общая примитивность безусловно указывает на значительную древность этого филума. Впрочем возможно, что возникновение волокон либриформа — явление более позднее в седой истории этой группы.

Четвертой группой, производной от псилофитовых, является тип клинолистниковых (Sphenopsida), включающий многие ископаемые формы и современные нам хвощи. В этой группе наблюдается значительное разнообразие структурных типов. У некоторых форм проводящие ткани собраны в актиностелу (например у *Sphenophyllum*), у других наблюдается типичная сифоностела (например у современного рода *Equisetum*). Листовые лакуны в стеле отсутствуют. У многих ископаемых форм наблюдалась деятельность камбия, приводившая к накоплению довольно значительных масс древесины до 6—10 см в диаметре. В некоторых родах в толще древесины наблюдаются удлиненные паренхимные клетки, обычно интерпретируемые как сердцевинные лучи. У большинства форм ксилема состоит из кольчатых, спиральных и лестничных трахеид, древесина (у форм с вторичным ростом) — из лестничных и точечных трахеид. Образование сосудов отмечено не было.

Последним и наиболее обширным типом наземных растений, происшедшим от псилофитовых, являются папоротниковидные (Pteropsida), к которым относятся папоротники, голосеменные и покрытосеменные.

Структурно самые примитивные из папоротников — первопапоротники, очень близкие к псилофитовым, находимые от среднего девона и до верхней перми. Центральный цилиндр многих из них гаплостеличен (*Botryopteris*), актиностеличен, плектостеличен (*Cladoxylon*) или даже сифоностеличен; вторичный рост отсутствует, ксилема часто мезархна, состоит из кольчатых, спиральных, лестничных и реже точечных (*Cladoxylon*) трахеид.

У Ophioglossinae в молодых стеблях наблюдается гаплостела, обычно в зрелых стеблях сменяющаяся более или менее сложными формами про-

тостелы и сифоностелы с мезархной ксилемой. Ксилема и древесина у *Ophioglossum* состоит из кольчатых, спиральных, лестничных и сетчатых трахеид. У *Botrychium* и *Helmintostachys* наблюдаются очень редкие в пределах класса папоротников округлые или овальные поры с хорошо выраженным торусом. Вторичный рост выражен в очень слабой форме у некоторых видов *Ophioglossum* и довольно активен у *Botrychium*.

Marattiinae весьма схожи по структуре с Ophioglossinae, но вторичный рост у них отсутствует (хотя, быть может, имеется в слабой форме у *Angiopteris*), а формы сифоностелы в зрелых стеблях часто весьма разнообразны. Сифоностелы преимущественно амфифлойные, ксилема мезархна. Точечные трахеиды отсутствуют.

Настоящие папоротники (Leptofilices) показывают исключительное разнообразие форм стелы от простых гапlostел до очень сложных диктио- и плектостел. Вторичный рост отсутствует. Ксилема преимущественно мезархна, состоит из лестничных трахеид. У представителей рода *Pteridium* отмечены настоящие сосуды. Перфорации этих сосудов лестничные, располагающиеся на поперечных стенках, обычно отходящих под острым углом к оси сосуда. Число перекладин достигает 60, у перфораций наблюдаются остаточные окаймления. Угол наклона поперечной стенки сосуда, несущей перфорации, варьирует от острого до почти прямого, но в большинстве случаев перфорации кажутся расположенными на продольных стенках.

Обширная группа папоротников, довольно богато представленная как в современной флоре (и по количеству занятых площадей и по обилию семейств, родов и видов), так и в ископаемом состоянии, являет собой весьма своеобразный этап в структурной эволюции теломофитов. Принципы организации системы проводящих путей, обнаруженные в этой группе, оказались достаточно удачными, чтобы обеспечить ей не только пышное развитие в предшествующие геологические эпохи (особенно в карбоне), но и позволить сохраниться в четвертичное время не в виде отдельных редких растений на узкоспециализированных субстратах, но в виде более или менее чистых сообществ на относительно значительных площадях почти во всех ботанических зонах земного шара. К этим структурным признакам надо отнести прежде всего тип организации проводящих путей в виде более или менее сложных актино- и плектостел, реже в виде рассеченных сифоностел, при которых проводящие пути находились в тесном контакте с живыми элементами коры. Второй характерный признак проводящей системы папоротников — лестничная поровость трахеид ксилемы, обеспечивающая достаточно высокую водопроводимость стеблей. Несмотря на это, организация водопроводящей системы папоротников оказалась недостаточно совершенной. Лестничная поровость трахеид, повидимому, снижает механическую прочность ксилемы. Кроме того, отсутствие вторичного роста не позволяло образовывать достаточно мощного опорного аппарата для фотосинтезирующих органов. Эти недостатки в проводящей системе вместе с другими особенностями строения папоротников привели к возникновению новых растительных форм, у которых те же физиологические задачи решались иными путями. Такой группой, возникшей еще в девоне от каких-то очень древних и примитивных папоротников (повидимому разноспоровых), явились голосеменные. У этих последних основные структурные принципы построения водопроводящей системы оказались совершенно иными.

Некоторые филогенетики относят возникновение голосеменных непосредственно к псилофитовым. Однако между анатомическим строением

этих последних и голосеменных лежит все же большой разрыв, в настоящее время никак не заполненный палеонтологическим материалом. Поэтому гораздо более естественно, не постулируя существование каких-то гипотетических растений, связывать появление голосеменных с эволюцией одной из примитивных групп класса *Filicinae*.

Наиболее примитивной группой голосеменных являются семенные папоротники (*Cycadofilicales*). В пределах этой группы ископаемых растений (карбон-пермь, реже триас) *Heterangium* и некоторые другие роды характеризуются наименее специализированной древесиной, хотя вторичный рост у них выражен хорошо. Центральный цилиндр у *Heterangium* представлен протостелой с мезархной ксилемой. Обычно трахеиды в центральной части ксилемы несут окаймленные поры, в протоксилеме трахеиды со спиральными утолщениями, а центробежные трахеиды лестничные или спиральные. Все трахеиды древесины имеют окаймленные поры. В роде *Medullosa* проводящие ткани сгруппированы в три стелы, каждая из которых имеет свой камбиальный слой. Ксилема мезархная, в протоксилеме имеется некоторое количество сетчатых и лестничных трахеид, большинство же трахеид ксилемы и все трахеиды древесины несут окаймленные поры. В древесине поры более или менее строго приурочены к радиальным стенкам трахеид — признак, который иногда встречается и у папоротников. Строение древесины представителей семейства *Medullosaceae* очень сходно со строением древесины многих папоротников, от которых их отличают, однако, многие другие черты организации и в первую очередь наличие семезачатка. Это образование кладет грань между папоротниками и высшими наземными — «семенными» — растениями. Более подвинутый род *Calymmatotheca* характеризуется уже мезархной сифоностелой и активно работающим камбием. Как и у предыдущих родов семенных папоротников, трахеиды ксилемы у него спиральные, лестничные и точечные, трахеиды древесины несут только окаймленные поры, расположенные в несколько рядов и напоминающие поры трахеид кордаитовых и араукарий (араукариоидная поровость). Остальные роды семенных папоротников дошли до нас главным образом в отпечатках листьев или в виде плохо сохранившихся остатков стеблей, и судить о их структуре довольно трудно.

В целом семенные папоротники, напоминающие по ряду признаков организации своих проводящих тканей папоротники, все же отличаются от этих последних некоторыми важными признаками, которые получают свое дальнейшее развитие в связанных филогенетически с ними остальных группах высших наземных растений. В первую очередь — это появление постоянно действующего камбия и решительное преобладание точечных трахеид над лестничными. Как мы видели выше, у большинства представителей папоротников эти признаки отсутствуют.

От семенных папоротников современные филогенетики выводят все остальные группы семенных растений. Среди этих групп в первую очередь рассмотрим цикадовые (*Cycadales*), составляющие вместе с беннеттитовыми подкласс *Phyllosperrminae*. Цикадовые характеризуются эндархной сифоностелой у взрослых растений, но проростки у них часто имеют мезархную ксилему. Общий объем древесины у этих растений еще чрезвычайно мал, например у *Dioon edule* при диаметре в 20 см ширина зоны ксилемы и древесины составляет всего 5 мм. Исключением является, повидимому, только *Dioon spinolosum*, у которого при диаметре стебля в 33 см ширина зоны ксилемы и древесины составляет 10 см. У многих современных цикадовых (виды рода *Dioon*) кольца прироста хорошо

выражены, но они образуются не каждый год, а через 10, 20 и более лет под влиянием различных воздействий — плодоношения или смены кроны. У других цикадовых (*Zamia*, *Stangeria*) кольца прироста вообще не выражены. Ряд представителей этой группы (*Cycas*, *Macrozamia* и некоторые *Encephalartos*) характеризуется тем, что деятельность камбия продолжается относительно короткое время и дальнейшее утолщение стебля вызывается новыми последовательными камбиальными кольцами, возникающими в коре.

В проростках ксилема имеет спиральные и лестничные трахеиды, у зрелых же растений в ксилеме присутствуют в основном только лестничные трахеиды. Древесина у большинства родов состоит из трахеид с округлыми окаймленными порами, но у *Zamia* и *Stangeria* трахеиды лестничные. У родов с точечными трахеидами округлые поры расположены в 2—5 рядов. Иногда наблюдаются вторичные спиральные утолщения. Крассулы короткого (араукариевого) типа наблюдаются как в трахеидах ксилемы, так и в трахеидах древесины. Сердцевинные лучи часто довольно широкие (трех-четырёхрядные, у некоторых видов, например *Cycas media*, даже до семирядных). Довольно обычна очень тонкостенная паренхима, часто соприкасающаяся с лучами.

Близкой к цикадовым группой являются беннеттитовые, отсутствующие в современной флоре, но довольно обычные в ископаемом состоянии (отчасти триас, главным образом юра и мел). Проводящая система этих растений представляет собой в зрелых стволах эндархную сифоностелу; молодые побеги или проростки не были найдены и строение их неизвестно. Сердцевина у них значительно развита, древесина слабо, и большая часть ствола представлена мощной корой. Кольца прироста у большинства форм (родов) не выражены, кроме *Cycadeoidea genseyana*, у которой ширина полосы древесины достигает 8 см и кольца прироста выражены вполне отчетливо. Высказанные предположения о наличии у этого рода поликамбиальности, повидимому, лишены оснований, и надо думать, что у этого растения имелся более или менее продолжительно работающих камбий. Трахеиды протоксилемы у беннеттитовых в основном спиральные, в ксилеме и в древесине встречаются исключительно (например *Cycadeoidea wielandii*) или преимущественно (*C. micromela*, *C. painei*, *C. dartonii*) лестничные трахеиды. У этих последних родов отмечены более или менее редкие окаймленные поры, главным образом на радиальных стенках. В ксилеме и в древесине обильные одно- реже дву- и трёхрядные лучи; типические клетки паренхимы сомнительны.

Цикадовые и беннеттитовые по строению своих репродуктивных органов и по некоторым другим признакам безусловно более специализированы, чем первоппоротники. Однако наличие лестничных трахеид является признаком примитивности, и в этом отношении некоторые цикадовые и особенно беннеттитовые стоят на более низкой ступени структурной эволюции. Как мы видим, на всем пути эволюции наземных растений намечается определенный ряд последовательных превращений утолщений клеточной оболочки от кольчатых к спиральным, от последних к лестничным или, реже, сетчатым и от лестничных к образованию более или менее округлых окаймленных пор. Эта последовательность вполне отчетливо прослеживается как в филогенезе (начиная от примитивнейших псилофитовых), так и в онтогенезе тех форм, которые в зрелой древесине несут окаймленные поры. При этом наличие тех или иных типов утолщений оболочек трахеид обычно очень хорошо увязывается со строением органов спороношения и другими признаками, закономерно изменяющи-

мися в филогенезе. Само по себе сочетание примитивного типа строения оболочек трахейд со специализированными признаками строения репродуктивных органов и организации стелы не является в какой-либо степени удивительной — это проявление гетерохронии, со случаями которой нам придется столкнуться много раз при описании структурной эволюции древесины хвойных и двудольных. Но для того чтобы обосновать происхождение беннеттитовых и цикадовых от первопапоротников, надо или предложить их отчленение от неизвестных нам представителей этой группы, имевших в ксилеме и древесине лестничные трахеиды, или же допустить их развитие путем возникновения новых форм на ранних стадиях онтогенеза каких-то первопапоротников; причем некоторые черты строения молодых растений предковых форм могли сохраниться в зрелых стеблях потомков (напомним, что в первообразовавшейся древесине первопапоротников преобладают лестничные трахеиды). Такой путь филогенеза, как показали исследования А. Н. Северцова и А. Л. Тахтаджяна, вообще говоря, довольно обычен как у животных, так и у растений. Впрочем, первое предположение кажется более вероятным, особенно если учесть относительную редкость находок остатков первопапоротников и, кроме того, весьма большую вероятность, что многие остатки стволов, лишенные репродуктивных органов и определяемые (отчасти именно по наличию лестничных трахейд) как стволы папоротников, на самом деле могут оказаться стволами *Cuscadofilices*.

От какой-то группы семенных папоротников (может быть семейства *Calamopityaceae*) предполагается возникновение подкласса *Stachyospermatae*, в который входят кордаитовые, гинкговые и хвойные. В этом подклассе наиболее примитивной группой являются кордаитовые. Эти растения, дошедшие до наших дней только в ископаемом состоянии, представляли собой довольно крупные деревья, шире всего распространенные в карбоне, но обнаруживаемые в виде отдельных находок на протяжении от девона до триаса. Кордаитовые росли в густых насаждениях, повидимому значительно схожих с современными хвойными лесами.

Диаметр стволов кордаитовых достигал 1 м, но у большинства родов основную массу ствола составляла мощная сердцевина и широкая кора, в то время как древесина была развита относительно слабо. Однако это, повидимому, не было общим явлением, так как имеются некоторые образцы, более или менее бесспорно относящиеся к кордаитовым, показывающие довольно мощно развитую древесину. Тип стелы в зрелых стволах — сифоностела, причем у родов *Mesoxylon*, *Pityx*, *Callixylon*, *Poroxyton* и некоторых других ксилема экзархна и можно наблюдать более или менее значительное развитие центростремительной (как иногда говорят «центропетальной») ксилемы. У рода *Cordaites*, повидимому, вся ксилема эндархна и в этом отношении сходна с древесиной хвойных.

Древесина большинства кордаитовых (особенно из карбона) лишена колец прироста, но у некоторых образцов (преимущественно из перми и триаса) отмечаются вполне отчетливые кольца прироста (например у *Coenoxylon*). У большинства кордаитовых трахеиды протоксилемы имеют спиральные утолщения, метаксилема состоит из лестничных трахейд, а древесина из трахейд с окаймленными порами. Поровость кордаитовых многорядная, т. е. поры расположены в 2, 3 или даже 5 рядов в очередном порядке и настолько сближены, что обычно имеют шестиугольное очертание (так называемая араукариоидная поровость). Пores преимущественно на радиальных стенках, но в самых наружных трахеидах иногда встречаются поры на тангентальных стенках. Сердцевин-

ные лучи обычно узкие, однорядные, однако некоторые роды (например *Pitys*) имеют многорядные лучи. Достоверной паренхимы не обнаружено.

Весьма сжатый очерк последовательных этапов эволюции водопроводящего комплекса низших групп теломофитов, данный на предшествующих страницах, должен привести нас к некоторым общим выводам. Прежде всего надо отметить, что основные направления эволюции утолщений вторичной клеточной оболочки водопроводящих элементов намечаются очень рано, на самых первых этапах развития наземной флоры. Уже в группе псилофитовых мы находим кольчатые, спиральные, сетчатые, лестничные и точечные трахеиды, т. е. по сути дела все то разнообразие вторичных утолщений трахеальных элементов, которое мы наблюдаем сейчас во всех группах теломофитов. Безусловно, группа псилофитовых в эпоху ее расцвета в конце силура и в начале девона могла быть представлена значительно большим разнообразием форм, чем то, которое нам известно в настоящее время, и включала растения различной степени эволюционной подвижности. Но факт наличия у девонских растений самых разнообразных типов утолщений вторичной оболочки трахеальных элементов представляется бесспорным.

Не все типы утолщений клеточной оболочки, намеченные в группе псилофитовых, были одинаково использованы их потомками. В обширной группе папоротников, современных и ископаемых, лестничные трахеиды занимают преобладающее место, они характеризуют всех известных нам представителей *Tmesopsida*, современных и большинство ископаемых *Lycopsidea* и *Sphenopsida*, а также два порядка голосеменных — беннеттитовых и отчасти цикадовых. Наличие у псилофитовых точечных трахеид делает невероятным предположение, что в этих группах растений эволюция «еще не дошла» до создания этого типа структуры клеточной оболочки. Надо думать, что лестничные трахеиды представляли в физиологическом отношении определенные преимущества и в этих группах растений вполне соответствовали своему назначению. У нас имеется очень мало экспериментальных данных о физиологических преимуществах тех или иных типов строения, даже в отношении таких легко поддающихся количественному учету функций, как водопроведение или механическая опора. Но кажется ясным, что если точечные трахеиды являют собой шаг вперед в смысле повышения механической прочности ксилемы или древесины, то как приспособление для проведения воды лестничная трахеида имеет хотя бы то неоспоримое преимущество, что общая сумма утонченных участков вторичной оболочки у нее больше, чем у точечной трахеиды.

Из этого явствует, что нет никаких оснований усматривать в структурной эволюции теломофитов какие-либо «тенденции» в развитии, неуклонно приводящие к созданию определенных типов строения, вне зависимости от условий существования растений. Можно полагать, что все потенциальные возможности развития трахеальных элементов, отмеченные еще у псилофитовых, в разных группах получают различное развитие в связи со специфическими требованиями этих групп к внешней среде. Нет сомнения, что некоторые комбинации признаков представляют собой значительное повышение уровня организации и дают группе, в которой они возникли, новые и важные преимущества в борьбе за существование. Но повидимому, для того чтобы эти преимущества могли быть реализованы, требуется определенное сочетание ряда новых признаков, обеспечивающих победу в борьбе за завоевание новых пространств. Так, появление сосудов взамен трахеид — один из важнейших ароморфозов в развитии назем-

ной растительности. Однако возникновение этой структуры каждый раз в совершенно независимом порядке происходит в эволюции теломофитов по крайней мере четыре раза — у селлагинель (*Lycopsida*), орляка (*Pteridium*), оболочкосеменных (*Chlamydosperminae*) и, наконец, у покрытосеменных. Если отсутствие генетической связи между сосудами эфедры, гнетума и вельвичии и сосудами покрытосеменных и может вызывать еще некоторые сомнения (как мы увидим в дальнейшем, совершенно необоснованные), то вряд ли кто-нибудь решится устанавливать генетические связи между селлагинелями, орляком и покрытосеменными. Здесь совершенно очевидно, что эти структуры возникают вновь. При этом не видно, чтобы наличие сосудов — тех структур, которым наряду с другими признаками справедливо приписывают основное значение в победе покрытосеменных в кайнозойе — оказало бы какое-либо влияние на судьбы селлагинелл, орляка или гнетовых. То же замечание может быть сделано и в отношении окаймленных пор с торусом у *Botrychium* и *Helmintostachys*. Как мы увидим ниже, появление окаймленных пор с торусом в эволюции хвойных сыграло очень большую роль. Высокая физиологическая целесообразность этой структуры очевидна, но тем не менее ни *Botrychium*, ни *Helminthostachys* в результате приобретения ими этого признака не получили каких-либо значительных преимуществ, вроде тех, которые очевидны, например, у сосновых и которые позволили этим последним занять громадные площади в Евразии и Северной Америке. Следовательно, нельзя представлять себе прогрессивную эволюцию, возникающую в результате лишь отдельных приспособлений, какими бы значительными они ни были. Только совокупность морфологических и функциональных приспособлений создает прогресс.

Из всего сказанного большое значение для конкретной работы филогенетика имеют два положения, неучет которых всегда может привести к плачевным результатам. Во-первых, близкие (или даже в какой-то мере тождественные) структуры могут возникать совершенно независимо друг от друга. Это то, что в нашей литературе получило название «признаки уровня». «Родство» в очень редких случаях может быть выведено на основании отдельных признаков, и только комплекс различных признаков может с достоверностью указать на генетическую связь. Во-вторых, нельзя ограничиваться формальным анализом признаков, не учитывая их значения в выполнении тех или иных физиологических функций растительного организма. Данный физиологический анализ во многих случаях может быть сделан только на основании более или менее остроумных соображений, которые иногда оказываются глубоко ошибочными. Но очень часто мы для структур, находящихся в ископаемом состоянии, имеем аналогии у ныне живущих растений, физиологическое исследование которых может дать многое для понимания физиологии вымерших растений. Конечно, не всегда можно быть уверенным, что аналогии в структуре между ископаемыми и современными формами соответствуют таким же аналогиям в выполняемых физиологических функциях, но в общем это предположение в большинстве случаев вполне вероятно.

Выше мы очертили структурную эволюцию ксилемы и древесины в основных типах наземных растений. Та классификация теломофитов, которой мы при этом следовали, предложена выдающимся советским ботаником А. Л. Тахтаджяном (1950б) и является итогом огромной работы, проделанной несколькими поколениями систематиков, морфологов, анатомов и палеонтологов. Эта классификация в настоящее время является единственной, соответствующей всему накопленному в палеонтологии

и сравнительной морфологии материалу, и выдвинутые против нее возражения до сих пор не поколебали ее основных позиций. Вполне возможно, что новые открытия заставят пересмотреть отдельные ее положения, но на сегодняшний день эта классификация представляется наиболее отвечающей современному уровню науки.

Структурная эволюция древесины хвойных, гинкговых и оболочкосеменных (*Chlamydosperminae*)

Филогенез хвойных и особенно генетические взаимоотношения отдельных семейств являются по сей день предметом дискуссий. Поэтому целесообразно сначала рассмотреть данные сравнительной анатомии древесины, а уже затем сопоставить их с различными классификациями порядка *Coniferales*, предлагаемыми теми или иными авторами.

Среди голосеменных ближе всего к хвойным по структуре древесины стоят кордаитовые. Строение древесины араукариевых и кордаитовых настолько сходно, что во многих случаях зрелая древесина этих двух групп растений не может быть разграничена, и палеонтологи вынуждены пользоваться одним термином *Dadoxylon* Endlicher или *Araucaryoxylon* Kraus для обозначения древесин, характеризующихся так называемым араукариоидным типом расположения пор. Иногда рекомендуется даже древесины этого типа, находимые в палеозойских отложениях, относить к кордаитовым (*Cordaioxylon* Schenk), а находимые в мезозойских отложениях — к араукариевым. Но это предложение вряд ли может быть обосновано, так как некоторые палеозойские находки ветвей и шишек безусловно относятся к араукариевым (например *Araucarites delafondii* в красном лежне), а с другой стороны, в нижних слоях мезозоя отмечены последние, более или менее достоверные кордаитовые (например *Dadoxylon chaneyi* из нижнего триаса Аризоны в США). Это отсутствие различий, впрочем, в основном относится к зрелой древесине, так как сердцевина у араукариевых относительно слабо развита, ксилема эндархна и, кроме того, в метаксилеме араукариевых нет (или они редки) тех последовательных переходов от лестничных утолщений к округлым окаймленным порам, которые характерны для всех низших голосеменных (и других примитивных групп теломофитов), имеющих в ксилеме или древесине округлые окаймленные поры. У араукариевых, как и у других представителей *Coniferales*, округлые окаймленные поры возникают местами уже в самых начальных участках метаксилемы.

Между типическими палеозойскими кордаитовыми и мезозойскими древесидами, относящимися к араукариевым, имеются некоторые количественные отличия, если и не являющиеся достаточным основанием для различения одних от других, то представляющие значительный интерес для познания эволюции этих групп растений. Произведенный недавно Э. Буро (Bougeau, 1949) подсчет показал, что у 50 ископаемых «видов» *Dadoxylon* поровость распределяется так, как это показано в табл. 18. Таким образом, все бесспорно кордаитовые древесины палеозоя (первая группа табл. 18) во всех случаях имеют некоторое количество трахеид с тремя рядами окаймленных пор и вместе с тем трахеиды как с одно-, так и с пятирядным расположением окаймленных пор. Во второй группе трехрядная поровость отсутствует у половины видов. Наконец, в мезозойских *Dadoxyla* однорядная поровость встречается почти у всех видов, трехрядная только у четверти, а пятирядной нет вовсе.

ТАБЛИЦА 18

Поровость трахеид видов *Dadoxylon*

[По Буро (Boureau, 1949)]

Группа древесины	Процент видов, имеющих на радиальных стенках трахеид окаймленные поры, собранные				
	в 1 ряд	в 2 ряда	в 3 ряда	в 4 ряда	в 5 рядов
Первая группа — с сердцевинной типа <i>Artisia</i> (кордаитовые)	37.5	75	100	75	37.5
Вторая группа — другие палеозойские <i>Dadoxyla</i>	64.0	80	56	24	12
Третья группа — мезозойские <i>Dadoxyla</i> (<i>Araucarioxylon</i> Kraus)	91.75	58	25	8	—

У современных араукариевых, не помещенных в табл. 18, так как Э. Буро, повидимому, не нашел удобным сравнивать ископаемые «виды» (т. е. скорее отдельные куски или группы кусков древесины) с современными видами, в отличие от ископаемых мезозойских *Dadoxyla*, однорядная поровость относительно редка и преобладает двух- и трехрядная поровость.

Своим типом поровости араукариевые, приближаясь к кордаитовым, довольно отчетливо различаются от остальных хвойных. Однако есть основания полагать, что эти отличия не относятся только к расположению пор, но связаны с более глубокой разницей в развитии и структуре самих окаймленных пор. Исследования В. Г. Александрова и К. Ю. Абесадзе (1927) показали, что окаймленные поры в древесине эльдарской сосны (*Pinus eldarica*) образуются двумя путями. Первый, ведущий к образованию однорядной поровости, проявляется в непосредственном слиянии полос спирального утолщения, возникающих на самых ранних стадиях развития трахеиды. Возникающие в результате этого процесса окаймленные поры несут хорошо развитый торус. Второй путь начинается с появления перемычек между отдельными полосами спирального утолщения и приводит к образованию по крайней мере двух рядов окаймленных пор. Трахеиды такого типа — с двумя и более рядами окаймленных пор, напоминающие трахеиды араукариевых (и кордаитовых), очень редки в проростках эльдарской сосны и не были отмечены В. Г. Александровым и К. Ю. Абесадзе в проростках двух других исследованных ими видов сосен — *P. strobus* и *P. kochiana*. Так как *P. eldarica* обычно рассматривается как реликтовая сосна, сравнительно более древняя, чем *P. kochiana* (древность эта, впрочем, в масштабе геологической истории хвойных довольно относительна), то наличие араукариоидной поровости в ее проростках и отсутствие поровости этого типа в проростках *P. kochiana* и *P. strobus* могут быть расценены как вполне закономерное явление выпадения в онтогенезе более подвинутых видов древних стадий, еще сохранившихся у более реликтовых форм. Эта закономерность отмечалась неоднократно для самых различных признаков как у животных, так и у растений.

Из данных В. Г. Александрова и К. Ю. Абесадзе вытекает, что между араукариевой поровостью и поровостью других семейств хвойных существуют более глубокие различия, чем только различия в расположении пор; именно поры араукариевых закладываются иным модусом, при-

чем модусом, сходным с образованием пор не только низших голосеменных, но и покрытосеменных.¹ При этом в порах араукариоидного типа в большинстве случаев не образуется торуса или торус остается в зачаточном состоянии. Это последнее отличие особенно существенно. В торусе окаймленной поры большинства хвойных мы имеем весьма важное приспособление, в значительной мере определившее столь широкое распространение этой обширной группы растений. Возможность выключения той или иной части водопроводящей системы путем сдвига торуса (даже если это выключение и является необратимым) представляется очень существенным приобретением. Насколько нам известно, за исключением араукарий, все хвойные характеризуются этим приспособлением, и этот признак — одна из важнейших черт их анатомической характеристики. В таком случае можно было бы полагать, что если в строении репродуктивного аппарата хвойных грань, отделившая их от кордаитовых, возникла у араукариевых (или же у представителей довольно плохо известного семейства *Voltziaceae*, представленного только ископаемыми формами, в некоторых признаках, сходных с современными араукариевыми²), то в строении проводящих путей эта грань легла уже позднее между араукариевыми и, скорее всего, *Podocarpaceae* и сосновыми. В этом отношении надо отметить, что араукариевые стоят ближе к кордаитовым и по относительно мощно развитой у них сердцевине, более отчетливо выраженной, чем у остальных хвойных.

Было бы в высшей степени важно установить особенности в развитии окаймленных пор у араукариевых,³ ногоплодниковых (особенно видов *Dacridium*, у которых иногда встречаются поры в расположении, напоминающем араукариевые), сосновых и других семейств хвойных, а также современных цикадовых. Имеющиеся у нас сейчас данные настолько скудны и отрывочны, что высказанные выше соображения не более чем догадка, которую соответствующие исследования могли бы превратить в уверенность.

Возвращаясь к изложению данных о структурной эволюции хвойных, укажем, что процесс обеднения трахеид порами, отмеченный Э. Буро в приведенной выше табл. 18, по мнению А. В. Ярмоленко (1933), имеет и определенное физиологическое значение. Прежде всего, количество пор уменьшается в средней части трахеид, причем в этом процессе наблюдается известная последовательность: в ископаемых древесинах юры и триаса в средней части трахеид окаймленные поры встречаются уже группами по три-четыре поры или даже одиночно, а у меловых, третичных и современных форм средние части трахеид имеют поры в двух рядах, одиночные или даже поры в этих участках вообще отсутствуют. Концентрация пор у концов трахеид безусловно связана с тем, что для проведения вертикального тока воды наибольшее значение имеет поровость именно концов, которыми соприкасаются трахеиды одного вертикального ряда. Поэтому уменьшение количества пор (или даже их исчезновение) в средней части

¹ Образование окаймленных пор сосудов покрытосеменных, также лиственных торуса, напоминающее образование «араукариевых» пор у проростков *P. eldarica*, было описано В. Г. Александровым в более ранней работе (1925).

² Например *Lebachia*, имеющей некоторое сходство с *Araucaria excelsa*.

³ В своей монографии о древесине араукариевых Д. Пуль (Pool, 1929), совершенно обходя молчанием вопрос о торусе (и не изображая его на своих рисунках), главное отличие поровости *Araucariaceae* от поровости остальных хвойных видит также не в расположении пор, а в наличии у араукарий и агатисов «пектинового колечка», соединяющего две соседние поры. Исследование этого автора было проведено только на зрелом материале и поэтому его выводы недостаточно определены.

трахеид значительно не отражается на водопроводимости (особенно если учесть, что общая масса древесины у хвойных, по сравнению с кордаитами, намного возрастает). При этом одновременно сильно возрастает и механическая прочность трахеид, так как обилие пор должно ослабить прочность оболочек трахеид.¹ Это должно быть поставлено в связь с тем, что у хвойных объем древесины значительно превышает объем коры, и если у кордаитовых механическая функция ствола все еще в некоторой мере выполнялась корой, то у хвойных эта функция уже исключительно падает на долю древесины. Особенно значительное усиление механической функции трахеид возникает при появлении годичной слоистости у хвойных, с достоверностью отмечаемой начиная с юры. Образование годичных слоев связано с довольно резкой дифференциацией ранних трахеид, несущих обильные поры и в основном приспособленных к проведению воды, и поздних трахеид, почти лишенных пор и выполняющих главным образом механические функции. Эти различия не у всех современных и ископаемых хвойных выражены с одинаковой отчетливостью, но в общем они всегда имеют место у древесин с годичными кольцами. Таким образом, постепенное усиление механических функций древесины является одним из направлений структурной эволюции хвойных.

Определенный интерес с эволюционной точки зрения представляют крассулы. Как правило, крассулы спорадически встречаются в древесине большинства современных хвойных (особенно сосновых и таксодиевых), кроме араукариевых, где они в зрелой древесине отсутствуют. Наличие красул в оси шишек, а также иногда и в метаксилеме араукариевых привело (вместе с некоторыми другими соображениями, о которых речь будет ниже) Джеффри к утверждению о происхождении араукариевых от сосновых, в связи с тем, что он рассматривал ось шишки как орган, в котором сохраняются предковые признаки. Однако впоследствии Сифтон нашел крассулы в черешках у цикадовых. Так как представить себе происхождение этих последних от сосновых по меньшей мере затруднительно, аргументация Джеффри потеряла свое значение, тем более что Сифтон доказал, что крассулы у цикадовых и араукариевых одного типа, отличающегося от типа красул сосновых и таксодиевых. Более того, было установлено, что крассулы типа *Cycas* и *Araucaria* встречаются также в древесине репродуктивной оси *Pinus resinosa* и в участках метаксилемы корня *P. strobus*, т. е. в тех самых участках, которые школой Джеффри рассматриваются как хранилище анцестральных признаков. Данные Сифтона были использованы поэтому уже как доказательство обратного положения: происхождения сосновых от араукариевых. Хотя, как мы увидим ниже, последнее предположение несравненно более обоснованно, чем точка зрения Джеффри, все же непонятно, почему, присутствуя в метаксилеме араукариевых, крассулы исчезли в их зрелой древесине, с тем чтобы в несколько измененном виде вновь появиться в зрелой древесине сосновых и таксодиевых. Предположение же, что они существовали у гипотетических предков араукариевых (так как совершенно очевидно, что несовременные араукариевые дали начало сосновым) и оттуда перекочевали к *Pinaceae*, во-первых, не подтверждается палеонтологическими данными, а во-вторых, все же кажется натяжкой. Скорее всего надо думать, что эти образования, роль которых в цитофизиологии трахеид еще не ясна,

¹ Однако механические свойства древесины каури (*Agathis australis*) с довольно типичным араукариоидным расположением пор не отличаются сколько-нибудь заметно от механических свойств древесины других хвойных.

имеют какое-то приспособительное значение и возникают (или сохраняются) только там, где они нужны.

Очень важным в структурной эволюции хвойных является факт наличия паренхимы. Э. Джеффри выдвинул теорию, по которой появление паренхимы начинается у хвойных только в юре, в связи с наступлением на всем ареале, занимаемом в эту эпоху хвойными, чередования теплого и холодного времени года и вызванной этим необходимостью в дополнительных (к сердцевинным лучам) тканях для отложения запасных веществ. Теория эта в общем согласуется с имеющимися палеонтологическими данными. Правда, у современных цикадовых (растущих, кстати сказать, в местностях, где нет различий между теплым и холодным временами года), как мы видели, паренхима имеется, но нет данных полагать, что она у них не возникла уже в более позднее время, так как у семенных папоротников и беннеттитовых древесная паренхима достоверно не констатирована. Во всяком случае у кордаитовых древесная паренхима не обнаружена. Р. Торри (Torrey, 1921) в свое время предложила различать ископаемые древесины с араукариоидной поровостью на основании отсутствия или наличия в них паренхимы, называя первые *Dadoxylon*, а вторые *Araucarioxylon*. В связи с тем, что современные араукариевые лишены паренхимы или она в них очень редка, предложение это кажется мало логичным. А. В. Ярмоленко (1933) предпочел обозначать ископаемые древесины с араукариоидной поровостью и наличием древесной паренхимы как *Protoaraucarioxylon*, предполагая, что отсутствие паренхимы в древесине современных араукариевых является следствием ее утери.

По наличию паренхимы, как известно, хвойные могут быть разделены на две группы: более или менее богатые ею (многие представители семейств *Podocarpaceae*, *Taxodiaceae*, *Cephalotaxaceae* и *Cupressaceae*) и бедные паренхимой или даже лишенные ее (*Araucariaceae*, *Taxaceae*, *Sciadopityaceae* и *Pinaceae*). Возможной интерпретацией значения наличия или отсутствия паренхимы мы займемся несколько ниже, сейчас же отметим, что для семейства сосновых присутствие древесной паренхимы в какой-то мере коррелировано с наличием смоляных ходов и в трибе *Pineae*, где все виды более или менее константно характеризуются наличием смоляных ходов, древесная паренхима почти полностью отсутствует. Р. Торри описала из юрских отложений Текзаса древесину с септированными трахеидами, названную ею *Telephragmoxylon*. По мнению этого автора, указанная древесина (с поровостью араукариоидного типа) показывает первые стадии возникновения паренхимы. Однако трудно предположить, что септация трахеид в зрелой древесине является промежуточной стадией между образованием обычных трахеид и древесной паренхимы. Скорее надо думать, что древесная паренхима возникает в результате превращений, претерпеваемых камбием, и в зрелой древесине появляется уже в окончательном виде. Поэтому, если наблюдения Р. Торри были верны, а не являлись лишь вольной интерпретацией наблюдаемой в микроскоп картины во славу теорий Джеффри (к школе которого принадлежит этот автор), то перегородчатость трахеид в этих древесинах осторожнее рассматривать как особый тип структурной специализации.

Сердцевинные лучи хвойных по сравнению с кордаитовыми, как и остальные признаки древесины, претерпели ряд изменений. Многорядные лучи, встречающиеся у некоторых кордаитовых, в древесине хвойных совершенно исчезли, и у этих последних максимальная рядность лучей не превышает двух рядов клеток. Зато высота лучей несколько увеличивается. Однако наиболее основным новообразованием в эволюции лучей

хвойных надо считать появление пор на горизонтальных и тангентальных стенках клеток лучей. У кордаитовых радиальные стенки клеток лучей снабжены многочисленными ячеисто расположенными окаймленными порами, в то время как горизонтальные и тангентальные стенки, повидимому, были совершенно лишены пор. Такая структура заставляет предполагать, что горизонтальный ток по лучам у кордаитовых если не отсутствовал вовсе, то во всяком случае был сильно затруднен. Уже у древесины типа *Araucarioxylon* и *Protoaraucarioxylon* количество пор на полях перекреста значительно уменьшается, а горизонтальные и тангентальные стенки остаются лишенными пор. Поры на полях перекреста у этих древесин довольно крупные и без окаймлений.

Отсутствие поровости на горизонтальных и тангентальных стенках клеток лучей характеризует современных представителей семейств *Araucariaceae*, *Podocarpaceae*, отчасти и *Taxaceae*, а для *Pinaceae* и некоторых представителей других семейств, напротив, характерна относительно обильная поровость на этих стенках. Однако надо учесть, что эта поровость у разных видов может быть совершенно различного типа. У многих *Pinaceae* на этих стенках развиваются настоящие поры, вполне подобные порам клеток древесной паренхимы и лучей и двудольных, у многих же *Cupressaceae*, *Taxodiaceae* и отчасти *Podocarpaceae* на этих стенках возникают ложные поры, связанные с местными утолщениями первичной оболочки. Вполне возможно, что функционально ложные поры аналогичны настоящим порам некоторых сосен и пихт, но происхождение их совершенно различно.

Как уже было отмечено, поры на полях перекреста у хвойных показывают значительное разнообразие. У кордаитовых эти поры не имеют ясной аналогии с порами современных хвойных, что, впрочем, скорее можно объяснить плохой сохранностью этих структур в ископаемом состоянии. Все же естественнее связывать поры кордаитовых с купрессоидной поровостью, которая характерна для таких ныне живущих форм, как *Cupressaceae* (за исключением туи), *Araucariaceae*, виды *Podocarpus*, *Taxus*, некоторые *Taxodiaceae* и многие *Pinaceae*.

Лучевые трахеиды, характеризующие некоторые *Pinaceae* и вид *Chamaecyparis* (сем. *Cupressaceae*), являющиеся, безусловно, новообразованием, возникшим в пределах порядка Coniferales, потому что у кордаитовых, как и у других голосеменных, эти структуры ни разу не были отмечены. Таким же новообразованием надо признать и спиральные утолщения, характеризующие тиссовые и некоторые другие хвойные. Функциональное значение лучевых трахеид как горизонтального пути для водных растворов более или менее очевидно. Менее понятна роль спиральных утолщений. Скорее в них можно видеть приспособление для ускорения проведения воды, току которой они, может быть, придают вращательное направление, но в этом отношении мы пока находимся в области весьма шатких гипотез.

Таковы основные факты, имеющиеся в нашем распоряжении для того, чтобы наметить хотя бы в общих чертах путь структурной эволюции хвойных. Для этой группы, очень богато и разнообразно представленной в ископаемом состоянии и связанной несомненными и многочисленными признаками с геологически более древней группой кордаитовых, вопрос о ее происхождении представляется более ясным, чем для многих других групп наземных растений. Нет основания сомневаться в том, что хвойные произошли от кордаитовых, и на этот счет в литературе в последнее время царит единодушие. Однако проблема наиболее примитивного се-

мейства среди ныне живущих хвойных долгое время была предметом дискуссий, причем основные аргументы в пользу той или иной точки зрения как раз в основном черпались из данных строения вегетативных органов, в частности древесины. Поводом к этой дискуссии послужила точка зрения Джеффри, которой мы вкратце касались выше. По этому автору, наиболее древней группой хвойных является семейство сосновых, от которого произошли все остальные, в том числе и араукариевые. При этом характерная для араукариевых поровость, свойственная также и кордаитовым, рассматривалась как возврат к более древнему признаку. Основанием для этой точки зрения служили, во-первых, отсутствие в зрелой древесине араукариевых крассул, обычных в древесине сосновых, и присутствие этих образований в тех частях растений, которые Джеффри принимались за консервативные (ось шишек, метаксилема), и, во-вторых, присутствие у проростков араукариевых в молодой древесине одиночных пор, принимавшихся за поры, аналогичные порам сосновых. Кроме того, в этом же плане большое значение школой Джеффри придавалось возникновению паренхимы. Отсутствие паренхимы рассматривалось как безусловно анцестральный признак, так как считалось установленным, что паренхима возникла в эволюционной истории хвойных относительно поздно: в юре, когда эта группа обнаруживала уже значительное разнообразие (может быть большее, чем сейчас). Поскольку в древесине сосновых паренхима очень скудна, а у видов сосен вообще отсутствует, во время как у араукариевых паренхима встречается все в тех же «консервативных» частях (в репродуктивной оси), которые играют такую значительную роль во всех филогенетических построениях школы Джеффри, и отсутствует в зрелой древесине, это также рассматривалось как доказательство примитивности сосновых и вторичности араукариевых.

Противники Э. Джеффри, среди которых надо назвать в первую очередь А. М. Алексеева (1930), Бэйли (Bailey, 1933) и А. В. Ярмоленко (1933),¹ утверждали, что близкое сходство араукариевых и кордаитовых не может быть случайным, а указывает на тесные генетические связи. Значительная часть аргументации Джеффри (в частности по вопросу крассул) была опровергнута дальнейшими исследованиями. Но, несмотря на многочисленные доводы, приведенные противниками Джеффри, упорство, с которым он отстаивал свои позиции, и его авторитет были так велики, что до самого последнего времени (Arnold, 1948, и др.) обе точки зрения излагались или как имеющие равные права на существование или даже взгляды Джеффри принимались без всяких оговорок.

Нам представляется, что хотя этот вопрос требует еще дальнейших исследований, все же имеющийся в настоящее время материал никак не может быть согласован с признанием сосновых исходной группой для всех хвойных.

Связи между араукариевыми и кордаитовыми настолько очевидны (и не только в признаке расположения пор, но и почти во всех остальных признаках строения древесины, в свое время сбрасываемых Джеффри со счета главным образом потому, что многие из этих признаков были выявлены уже после того, как его теория была сформулирована), что отрывать эти две группы растений нельзя без значительной натяжки. Напротив, можно считать, что, приобретя в процессе эволюции более новый, совершенный тип репродуктивного аппарата (что, если так можно выразиться, и превратило араукариевые в хвойные), по строению древе-

¹ Основная литература по дискуссии приведена в этих работах.

сины араукариевые остались еще кордаитовыми. В этом отношении, надо думать, очень большую роль играло возникновение нового типа окаймленной поры, приведшее к созданию «хвойной» поры с торусом в отличие от «араукариевой» (даже, может быть, «кордаитовой») поры без торуса. Мы уже говорили о том, что в структурной эволюции хвойных здесь, вероятно, лежит грань между кордаитами и хвойными. Разумеется, нет никаких оснований предполагать, что все ныне живущие хвойные произошли от современных араукарий и агатисов. Надо думать, что те 190 или 200 миллионов лет, которые, по предположениям исторической геологии, истекли с начала мезозоя, оказали влияние и на араукариевые. За это время они могли приобрести некоторые новые признаки или утратить кое-какие из старых. Но основной тип строения древесины, выработанный их предками еще в конце палеозоя, сохранился у них, повидимому, без значительных изменений. Этим, возможно, и объясняются приуроченность большинства видов указанного семейства к «континенту реликтов» — Австралии и относительно ничтожные площади, ими занимаемые.

В том, что происхождение большинства остальных типов хвойных уходит в далекое прошлое — вероятно, в юрское время — мы имеем многочисленные палеонтологические доказательства. Табл. 18, составленная французским палеонтологом Э. Буро, отчетливо показывает процесс обеднения стенок трахеид порами. Наиболее близкие к нам по времени *Dadoxyla* (т. е. все же еще имеющие араукариоидную поровость) уже имеют в среднем меньшее количество пор, чем современные араукариевые. Из этого интересного факта Э. Буро делает совершенно необоснованный вывод о том, что эти последние возникли как вторичные формы от хвойных с однорядной поровостью. Присоединяясь тем самым к взглядам Джеффри, Э. Буро ссылается на теорию Госсена о «сверхэволюции», научная и философская несостоятельность которой совершенно очевидна. Конечно, современные араукариевые произошли не от тех более специализированных мезозойских хвойных, древесина которых под общим названием *Dadoxylon* или *Araucarioxylon* иногда попадает под микроскоп палеонтолога, а от более древних форм, описываемых под теми же названиями, но имеющими меньшее количество трахеид с однорядной поровостью. Скудость палеонтологического материала, ни в коей мере не сравнимого с действительным распределением растительности на земле в ту или иную эпоху, не может позволить на основании ненахождения той или иной формы постулировать ее отсутствие в прошлом, особенно когда речь идет о такой относительно немногочисленной группе, как араукариевые. В том, что большинство современных хвойных, характеризующихся однорядной поровостью, произошло от форм трахеид с многорядной поровостью, нет никаких сомнений и без данных Э. Буро. Его таблица только иллюстрирует этот процесс, совершенно не давая ничего для тезиса о вторичном происхождении араукариевых, которых процесс утери многочисленных пор коснулся только в меньшей степени. Возможно, что некоторые специфические условия среды не дали этой группе достаточного стимула для дальнейших превращений, и они донесли до наших дней те черты, которые их ближайшими родичами были утеряны уже в начале мезозоя. Из этого известно, что нет никаких оснований полагать, что все ископаемые древесины типа *Dadoxylon* (*Araucarioxylon*) являются остатками предков араукариевых. Именно это предположение привело А. В. Ярмоленко к созданию названия *Protoarucarioxylon* для древесин с араукариоидной поровостью и древесной паренхимой исходя из совершенно неоправданной предпосылки, что эти древесины принадлежат предкам

араукариевых, ныне якобы утерявших древесную паренхиму. Это последнее утверждение, впрочем, основано на факте наличия в оси шишек араукарий древесной паренхимы. В связи с этим необходимо остановиться и на вопросе о значении «учения о консервативных органах», выдвинутого Джеффри. В том, что не все органы растения одинаково пластичны и что некоторые его части изменяются быстрее под воздействием внешней среды, нет никаких сомнений. Безусловно, генеративные органы, функционирующие у большинства растений только в течение некоторого и преимущественно наиболее благоприятного времени года, меньше подвержены изменениям, чем, скажем, листовая пластинка. Однако эта большая или меньшая консервативность всегда функциональна, т. е. обуславливается меньшей или большей независимостью органа или ткани от среды. Выше мы указывали на идею В. Е. Вихрова о связи между условиями питания камбия и относительной консервативностью признаков строения древесины. В этой же плоскости лежит и объяснение явлений ретенций, т. е. появление предковых черт на первых стадиях развития органа или ткани, впоследствии сменяющихся новыми, эволюционно более подвинутыми признаками. Поэтому вполне закономерно установление таких «консервативных» частей растения, но при этом необходима значительная осторожность в выводах и тщательный анализ каждого отдельного случая. Очень легко впасть в ошибку, признав ту или иную ткань за носительницу предковых черт на том основании, что в ней, например, найдена паренхима, которую исследователь считает, по иным соображениям, древним, анцестральным признаком, а затем доказывать, что паренхима является анцестральным признаком, так как она встречается в этой «консервативной» ткани. Примерно таков был ход мысли Джеффри, приведший его к утверждению о консервативности ксилемы и древесины репродуктивных осей и корней. Заключение о консервативности органа может быть сделано только при условии, если древность признаков, находимых в этих органах, совершенно бесспорна, подтверждена палеонтологически. Но и в этих случаях надо взвесить все возможности обратного развития признаков, вероятности возникновения под влиянием тех или иных специфических условий работы органа аналогичных структур, совершенно генетически не связанных со сходными архаическими признаками, и т. д.

Все сказанное приводит нас к выводу, что нахождение паренхимы в осях репродуктивных органов современных араукарий, где она могла возникнуть совершенно независимо для удовлетворения определенных физиологических потребностей, само по себе доказывает, что ныне живущие *Araucariaceae* произошли от предков, снабженных паренхимой. В таком процессе не было бы ничего неожиданного и невероятного, но его допущение только на этом основании недостаточно убедительно.

От предков современных араукариевых возникли формы с кордаитовой (араукариоидной) поровостью, более редуцированной, чем поровость *Araucaria* или *Agathis*. На этом этапе можно предполагать возникновение нового типа хвойных, давших начало современным *Podocarpaceae* и связанных с ними семействами *Cephalotaxaceae* и *Taxaceae*. В пользу этого говорит расположение пор у трахеид *Dacrydium*, сохранившее некоторые кордаитовые черты. Дальнейшая редукция пор привела к образованию предков современных сосновых и кипарисовых. При этом отсутствие паренхимы у *Pinus* и близких родов не должно говорить ни об их глубокой древности (возникновение до появления паренхимы у хвойных), ни об их недавнем происхождении (возникновение в результате редукции па-

ренхимы). Есть все основания полагать, что появление в древесине некоторых сосновых (*Pinus*, *Picea*, *Larix* и *Pseudotsuga*) постоянно присутствующего смолоносного аппарата в виде вертикальных и горизонтальных смоляных ходов сделало излишним развитие у них паренхимы, которая или редуцировалась, если она присутствовала у их предков, или же вовсе не развилась. Дело в том, что древесная паренхима у хвойных не столько играет роль магазина запасных веществ, сколько служит для образования смолы. С этой точки зрения смолоносный аппарат, составленный из смоляных ходов, представляется несравненно более совершенным. Роль смолы как защиты ствола против всякого рода поражений весьма велика, и в смолоносной системе древесины сосна и близкие роды приобрели мощный защитный аппарат, позволяющий им успешно конкурировать с другими видами хвойных. О большей приспособленности к современным условиям указанной группы родов сосновых свидетельствует не только богатство ее видами, но и занимаемые ею громадные площади. С этой точки зрения наиболее примитивной группой в семействе сосновых будут роды, обладающие древесной паренхимой и характеризующиеся только случайным образованием смоляных ходов, т. е. низкой реакцией на поражение (*Abies* и *Keteleeria*).

Мы не ставим себе целью дать здесь полную картину филогенеза хвойных в свете данных об эволюции их древесины прежде всего потому, что эта задача требует еще новых исследований. Большинство опубликованных в этом направлении работ оперировало с весьма ограниченным количеством признаков, причем один из них обычно тем или иным автором признавался важнейшим. Так, Джеффри основное внимание фиксировал на крассулах и на наличии паренхимы, другие основное значение придавали типу поровости. Между тем не исследовано еще эволюционное значение пор на полях перекреста, очень плохо изучены особенности онтогенеза как древесины в целом, так и слагающих ее элементов. Здесь нам хотелось бы только напомнить некоторые основные факты и указать на возможные пути решения задачи. Из существующих схем филогении хвойных с точки зрения анатомии древесины наибольший интерес представляют схемы А. В. Ярмоленко (1933) и А. Л. Тахтаджяна (1950). Возможно, однако, что новые работы потребуют их пересмотра.

В заключение нужно еще указать на два семейства, очень мало изученных. Семейство *Voltziaceae* известно нам только в ископаемом состоянии, по остаткам листьев и репродуктивных органов. Нет достоверных данных об отнесении к этому семейству хотя бы некоторых из многочисленных остатков древесины, синхронных остаткам представителей *Voltziaceae*. Как мы указывали, общий облик этих растений был близок к араукариевым, вследствие чего вполне вероятно, что среди многочисленных *Dadoxyla* и *Araucariaxyla* по крайней мере часть относится к *Voltziaceae*. Однако только совместные находки генеративных органов и древесины смогут решить этот вопрос. Другим семейством, положение которого в системе голосеменных остается до сих пор совершенно загадочным, является группа (семейство?) *Pentoxyleae*, описанная в 1948 г. Б. Сахни (Sahni) по ископаемым остаткам, найденным в средне- и нижнеюрских отложениях Индии. Приближаясь по строению зрелой древесины к кордаитово-араукариевому типу, стволы этих растений отличаются совершенно необычным типом расположения древесины. Протоксилема у них мезархна, но главная особенность заключается в том, что центральная часть стебля у них занята пятью, реже шестью, пучками, состоящими каждый из зоны ксилемы, окруженной более или менее значительной

зоной древесины. Пучки эти характеризуются эксцентрическим ростом, причем камбий работает более энергично на стороне, обращенной к центру стебля. Строение аналогичного типа неизвестно ни у ископаемых, ни у ныне живущих растений. По своим вегетативным и репродуктивным органам эта группа, вероятно относясь к хвойным, тем не менее не может быть причислена ни к одному из известных семейств.

Строение древесины *Ginkgo* должно было быть описано ранее хвойных, так как этот род является представителем очень древнего порядка, скорее всего связанного или непосредственно с семенными папоротниками, или же с гипотетическими предками кордаитовых. Однако особенности в организации водопроводящего комплекса этого растения делают более удобным рассмотрение его после *Coniferales*.

Как известно, порядок *Ginkgoales* в современной форме представлен монотипным родом *Ginkgo*, остатки которого в ископаемом состоянии известны с лейаса. Другие роды, более или менее достоверно относимые к гинкговым, встречаются в девоне, но уже довольно обильны в перми. Ископаемые древесины представителей этого порядка пока неизвестны. Репродуктивная система гинкговых весьма примитивна и близка к микроспорангиям и семезачаткам семенных папоротников. При этом строение древесины гинкговых весьма подвинутого типа и очень близко к строению древесины современных хвойных. Проводящий цилиндр стебля представляет эндархную сифоностелу. В протоксилеме отмечаются спиральные трахеиды, в количестве (в радиальном направлении) от 1 до 10, непосредственно переходящие в трахеиды с окаймленными порами. Зрелая древесина состоит из трахеид с окаймленными порами, расположенными в один или два ряда, но не в очередном расположении, как у кордаитов или у араукариевых, а в супротивном. Поры несут большей частью хорошо выраженный торус. Последние трахеиды каждого годичного слоя имеют поры на тангентальных стенках, в то время как у ранних трахеид поры преимущественно расположены на радиальных стенках. Такое распределение пор, как известно, характеризует большинство современных хвойных и отсутствует у древесины палеозойских голосеменных. Красулы довольно обычны в древесине, но их нет в ксилеме. В некоторых случаях пор так много, что красулы незаметны или отсутствуют. Иногда встречаются трабекулы. Таким образом, трахеиды гинкговых вполне сходны с трахеидами современных хвойных и не имеют аналогий с трахеидами кордаитовых, цикадовых или семенных папоротников. Напротив, сердцевинные лучи у гинкговых сохранили аналогии с сердцевинными лучами кордаитовых. Поровость клеток лучей как на горизонтальных, так и на тангентальных стенках, повидимому, совершенно отсутствует; лучи очень низкие, часто однослойные, редко (главным образом на коротких побегах — брахиобластах) высотой до 10 клеток и более, почти всегда однородные, редко двурядные. Поровость на полях перекреста скорее купресовидного типа. Древесная паренхима и смоляные ходы отсутствуют.

Древесина гинкговых представляет собой пример очень любопытного параллельного развития. Устройство репродуктивного аппарата этих растений, повидимому, исключает всякую возможность предположить их непосредственную связь с хвойными. В таком случае, надо думать, вся организация их древесины, настолько напоминающая древесину некоторых родов *Coniferales*, что их иногда трудно отличить под микроскопом, возникла совершенно независимо и в своей эволюции проделала тот же путь, что и древесина хвойных. Однако для хвойных нам известны этапы этого пути, заполняющие разрыв между их древесиной и древесиной

семенных папоротников, в то время как гинкговые предстают перед нами сейчас (в лице их единственно ныне живущего представителя *Ginkgo biloba*) в совершеннейшем отрыве (в части структуры водопроводных тканей) от своих предполагаемых предков.

Последней группой, относимой большинством современных систематиков к голосеменным, являются роды *Ephedra*, *Welwitschia* и *Gnetum*. В наиболее современных системах (Тахтаджян, 1950) они рассматриваются как особый подкласс *Chlamydosperminae* (оболочкосеменные), разделяющийся на три порядка: *Ephedrales*, *Welwitschiales* и *Gnetales*, каждый из которых включает одно семейство с одним родом. Более старые авторы иногда рассматривали их как один порядок *Gnetales* с тремя семействами (Chamberlain, 1941).

Положение *Chlamydosperminae* в системе наземных растений до сих пор еще является предметом дискуссий. Некоторые филогенетики связывают с ними происхождение покрытосеменных, другие вообще помещают их в класс *Angiospermae*, наконец третьи разделяют оболочкосеменные на две группы, относя эфедру к голосеменным, а гнетум и вельвичию к покрытосеменным. Эти различия во взглядах на положение *Chlamydosperminae* в системе заставляют с особым вниманием отнестись к данным анатомии их древесины, тем более что эти последние интерпретировались не всегда достаточно точно.

У всех представителей подкласса проводящие ткани стебля собраны в эндархную сифоностелу, хотя в проростках эфедры можно найти следы экзархной организации ксилемы. У эфедры ксилема вполне напоминает ксилему хвойных и состоит в основном из кольчатых, спиральных, сетчатых и точечных трахеид. В древесине трахеиды несут крупные окаймленные поры, с хорошо выраженным торусом, большей частью в однорядном расположении, но иногда двурядном, в очередном расположении (араукариоидного типа). Трехрядное расположение отмечено только у немногих видов (например, *Ephedra monostachya*). Поры встречаются как на радиальных, так и на тангентальных стенках и обычно отделены друг от друга красулами. Помимо красул в трахеидах встречаются также и трабекулы, изредка наблюдаются третичные спиральные утолщения и довольно часто штриховатость, напоминающая штриховатость в трахеидах некоторых сосновых. Кроме трахеид, в древесине встречаются сосуды. У некоторых видов сосуды приурочены только к узлам и отсутствуют или очень редки в междоузлиях, у других сосуды составляют непременную принадлежность древесины. Диаметры сосудов очень варьируют. В ранней древесине они обычно крупнее, чем диаметры трахеид, в поздней — более или менее равны им. Поры у сосудов того же типа, что и у трахеид, хотя часто несколько крупнее, с хорошо выраженным торусом. Расположение пор на стенках сосудов также очередное, поры собраны в два, реже в три ряда. Красулы и трабекулы встречаются и у сосудов, так же как и спиральные утолщения. Перфорации своеобразного (эфедроидного) типа, не имеющего аналогии среди других типов перфораций наземных растений. В каждом членике сосудов имеется некоторое количество (большей частью 8—12) более или менее строго округлых перфораций, по размеру не отличающихся от близлежащих окаймленных пор и возникших, повидимому, путем растворения пленки поры с торусом. В некоторых случаях наблюдается слияние отдельных круглых перфораций в одну крупную, часто сохраняющую неправильные очертания.

Сердцевинные лучи в ксилеме однорядные, но в древесине главным образом многорядные (четырёх- и пятирядные, иногда до семирядных).

Многорядные лучи возникают из однорядных как в результате слияния однорядных лучей, так и путем радиальных делений клеток луча и превращений в клетки лучей прилегающих трахеид. Клетки лучей неправильной формы, большей частью лежащие, иногда квадратные или стоячие, но стоячие или квадратные клетки не образуют отдельных слоев, и в распределении клеток различных типов какой-либо правильности не обнаруживается. В составе лучей иногда наблюдаются трахеиды. Оболочки клеток лучей большей частью сильно утолщенные, обильно пористые во всех направлениях; поры мелкие, простые. Древесная паренхима иногда довольно обильная, диффузная или собрана в полосы. У древесной паренхимы тяжи часто составлены всего из двух клеток, поры простые, по размерам и общему облику тяжи древесной паренхимы напоминают трахеиды. Эфедры — большей частью небольшие кустарники, у многих видов (*Ephedra trifurca*) количество годовых слоев достигает 40.

У гнетумов ксилема, как и у эфедры, состоит из кольчатых, спиральных, сетчатых и точечных трахеид, среди которых попадаются, однако, и сосуды, т. е. клеточные элементы, подобные трахеидам, но у которых часть окаймленных пор потеряла пленку и торус и превратилась в перфорации. В древесине трахеиды с более или менее крупными окаймленными порами с торусом, главным образом в однорядном расположении, хотя у некоторых видов (например у *Gnetum paniculatum*) в узлах встречаются трахеиды с двурядным расположением пор. Крассулы в трахеидах древесины стволов не встречаются, но отмечены в корнях *G. gnemon*; трабекулы не обнаружены. Сосуды у многих видов (например у *G. molluscense*) с простой круглой перфорацией, значительно превышающей размеры окаймленных пор, у других, особенно в узлах (*G. paniculatum* и реже *G. africanum*), встречаются сосуды с эфедроидной перфорацией, причем диаметр отдельных перфораций равен или только несколько превышает диаметр окаймленных пор.

Виды гнетума, распространенные в тропической зоне обоих полушарий, представлены главным образом лианами, реже деревьями или кустарниками. Большинство лиан характеризуется аномальным ростом, в частности появлением второго и третьего камбиальных колец. Повидимому, с этим же связаны и широкие сердцевинные лучи, характерные для многих гнетумов. В ксилеме лучи преимущественно однорядные, но в древесине уже закладываются широкие лучи, в основном состоящие из сильно вытянутых в радиальном направлении клеток; некоторые клетки лучей с одревесневшими оболочками, другие — с целлюлозными, в составе лучей иногда попадаются отдельные трахеальные клетки (так же, как это имеет место у *Ephedra*). Древесная паренхима того же типа, что и у эфедры, в молодой древесине клетки древесной паренхимы часто собраны в радиальные цепочки, в зрелой древесине это правильное расположение обычно нарушается.

Анатомия древесины вельвичии исследована довольно плохо. Однако известно, что ксилема здесь состоит из кольчатых, спиральных, сетчатых и точечных трахеид; в древесине трахеиды имеют один или два ряда крупных окаймленных пор, как будто снабженных торусом. В молодой древесине встречаются сосуды, несущие одиночные более или менее мелкие, округлые перфорации, только незначительно отличающиеся размером от окаймленных пор и, повидимому, генетически с ним связанные.

Анализ всех материалов по анатомии древесины оболочкосеменных, имеющих в настоящее время в литературе, прежде всего показывает, что эта группа представляет собой одно целое и отдельные ряды связаны

между собой непосредственными генетическими связями. У всех представителей подкласса имеются такие признаки, как особый тип перфораций, не имеющий аналогий среди теломофитов, явным образом обязанный своим возникновением окаймленным порам типа окаймленных пор хвойных; наличие крассул — образований, которые встречаются только в одной ветви развития голосеменных и никогда не были отмечены у покрытосеменных, несмотря на исключительное разнообразие строения древесины в предках этого класса; наличие трахеид с крупными окаймленными порами, снабженными торусом. Эти признаки отчетливее всего выражены в древесине видов эфедры, но у гнетумов и у вельвичий встречаются в ксилеме, а в молодой древесине спорадически и в некоторых участках стебля (например в узлах). Эволюция водопроводящего комплекса тканей в подклассе *Chlamydosperminae*, очевидно, шла от типа эфедры к типу гнетумов, и для сравнительной анатомии не возникает сомнений в том, что и гнетумы и вельвичия являются лишь последующими этапами развития типа структуры, представленного у современных нам видов эфедры. Поэтому предлагаемое некоторыми филогенетиками (Козо-Полянский, 1947) разделение группы оболочкосеменных на две части, из которых одна — класс *Ephedrinae* относится к субфилуму *Gymnospermae*, а другая — семейство *Gnetaceae* s. str. — включается в порядок *Santalales* класса двудольных, с анатомической точки зрения не выдерживает критики. Древесина видов порядка *Santalales*, в основном характерного для двудольных типа, и никаких связей с теми особенностями, которые свойственны древесине гнетовых в узком смысле слова, здесь не обнаруживается.

Однако если вопрос о единстве подкласса *Chlamydosperminae* отчетливо устанавливается из данных сравнительной анатомии, то вопрос о происхождении подкласса и его месте в системе оказывается более сложным. Отнесение гнетовых к покрытосеменным (Lignier et Tison, 1911; Lignier, 1912; George, 1931) не вяжется с нашими современными представлениями о ходе эволюции древесины двудольных. Во всяком случае нет никаких оснований ни выводить из древесины типа эфедры все разнообразие древесины двудольных, ни, тем более, рассматривать древесину этого типа как производную от какой-либо из известных нам древесин *Dicotyledones*. Древесина *Chlamydosperminae* представляет собой особый тип развития водопроводящего комплекса. Наличие в ней сосудов никак не может служить основанием для установления связей оболочкосеменных с двудольными, так как образование сосудов отмечается у таких различных типов наземных растений, как селлагинеллы, относящиеся к плауновидным, и орляки, принадлежащие к папоротникам. Это, однако, вовсе не заставляет усматривать их связь с покрытосеменными. К сожалению, палеонтология, играющая такую значительную роль в эволюционной анатомии древесины многих групп наземных растений, здесь не дает нам никаких указаний, так как достоверные фоссилии этой группы исключительно редки и немногие имеющиеся остатки, с уверенностью относимые к *Chlamydosperminae*, принадлежат к поздним отложениям (например семена *Gnetum* из плиоцена Голландии). В этом отсутствии достоверных находок ископаемых оболочкосеменных некоторые морфологи (Chamberlain, 1941) хотят видеть доказательство их относительно недавнего происхождения и в связи с этим невозможность установить происхождение от них покрытосеменных, достоверно известных нам из гораздо более ранних отложений. Вряд ли отсутствие в настоящее время ископаемых остатков можно рассматривать как позитивное доказательство, но все же следует заметить, что древесина оболочкосеменных (или во всяком случае

эфедры) настолько характерна, что трудно ошибиться в определении ископаемых древесин этого рода или спутать их с другими растениями.

А. Л. Тахтаджян на основании главным образом анализа данных морфологии репродуктивных органов выводит *Chlamydosperminae* из беннеттитовых. Другие морфологи склонны связывать их происхождение с кордаитовыми. Окончательное решение этого вопроса в настоящее время весьма затруднительно. Можно допустить, что последующим этапом развития лестничных трахеид беннеттитовых было возникновение точечных трахеид обочечкосеменных, давших в свою очередь начало своеобразным сосудам этой группы. В таком случае надо предположить независимое возникновение у них торуса (как это имело место у *Botrychium* и *Helminthostachys*) и кракул. Но не исключена возможность их связи и с какой-либо нам ныне не известной группой, может быть близкой к кордаитовым. В этом отношении любопытным, но в достаточной мере и неясным представляется вопрос об окаймленной поре с торусом. Как мы видели, это образование, повидимому, отсутствовало у кордаитовых, так же как и у части араукариевых. Зато пора с торусом присутствует у остальных хвойных, гинкговых и гнетовых. Можно предположить, что эволюция трахеид кордаитовых привела к структурам, способным к образованию торуса (скорее к последовательностям цитологических явлений образования вторичной оболочки). Эта возможность не была реализована ни у кордаитовых, ни у большинства араукариевых, но проявилась у двух групп, связанных с кордаитовыми: у высших хвойных и гинкговых. При этом можно допустить и связь предков эфедры с этой же группой. Мы указывали выше, насколько процесс онтогенетического развития трахеид с окаймленными порами, снабженными торусом, плохо исследован даже для хвойных. Тем менее материалов у нас для гнетовых. Поэтому решение этих вопросов в значительной мере дело будущих исследований.¹

Структурная эволюция древесины двудольных

Происхождение покрытосеменных до сих пор остается предметом самых оживленных дискуссий, в которых высказываются разнообразные, большей частью кардинально противоположные друг другу точки зрения. Анатомия древесины должна сыграть в решении этого вопроса немалую роль. Но именно это обстоятельство требует особенно осторожного подхода при попытке установления путей эволюции древесины в классе покрытосеменных. Для последних мы не знаем палеонтологически зафиксированных предков, связь которых с ныне живущими растениями была бы столь очевидна, как, например, связь палеозойских кордаитовых с мезо-

¹ В связи с этим интересно упомянуть, что так называемая реакция Меуле (ярко-красная окраска одревесневших оболочек под влиянием обработки хлором и аммиаком), дающая положительные результаты с древесиной почти всех покрытосеменных (в том числе и гомоксиларных) и отрицательные с древесиной хвойных, также удается для древесины гнетовых. Этот факт иногда приводится как доказательство непосредственной генетической связи гнетовых с *Angiospermae*. Но все же надо учитывать, что и у хвойных наблюдаются положительные результаты с реакцией Меуле: некоторые виды *Podocarpus* (*P. amara*) дают при этой обработке красную окраску древесины. Из этого некоторыми авторами делались выводы о связи гнетовых с семействами *Podocarpaceae* (или даже непосредственно с видом *P. amarus*). Можно думать, что для таких заключений нет достаточных оснований. Однако весьма любопытно, что некоторые саговники и селaginелловые также дают положительную реакцию Меуле. Вопрос этот, имеющий обширную литературу, выходит за рамки нашей книги. Многие данные о химизме древесины в связи с вопросом филогенеза наземных растений собраны в работе С. М. Манской (1948).

зойскими хвойными. Вопросам эволюционной анатомии древесины двудольных посвящена огромная литература. Исторический обзор этой литературы дан в работах А. А. Яценко-Хмелевского (1946, 1948). Отсутствие у покрытосеменных четкой, однозначно интерпретируемой палеонтологической истории вместе с исключительным разнообразием в их морфологии привело к существованию самых различных взглядов на их происхождение и дальнейшую эволюцию. Имеются сторонники как монофилетического, так и полифилетического происхождения этого класса. Самые разнообразные типы покрытосеменных рассматривались как исходные для всей группы в целом или для ее отделов. Также дискуссионным является и вопрос об их ближайших предках, которые устанавливаются одними авторами среди известных нам вымерших форм, в то время как другие исследователи постулируют существование каких-то гипотетических растений, остатки которых не обнаружены. Этот разнородный во взглядах безусловно затрудняет исследования и в области сравнительной анатомии *Angiospermae*. Анатом здесь не может базироваться в своих выводах на каких-либо бесспорных положениях, разработанных представителями других отраслей ботаники. Очевидно, нельзя, например, доказывать примитивность лестничной перфорации тем, что она встречается у магнолиевых, а затем утверждать, что магнолиевые примитивны и потому, что перфорация у них лестничная. Здесь, при работе с древесиной покрытосеменных, такая логическая ошибка становится особенно опасной. Следовательно, сравнительная анатомия в этих вопросах должна решать задачи на основе своего материала — сопоставления данных о структуре древесины покрытосеменных (главным образом двудольных) со структурой древесины представителей заведомо более примитивных групп растений. Если это единственный путь, то это одновременно и очень тяжелый путь, так как много факторов могут привести здесь к ошибкам. Всегда возможны случаи параллельного развития, аналогичных структур, гетерохронии, о которых мы уже говорили выше и которые могут иногда совершенно дезориентировать исследователя.

Наиболее характерным признаком строения древесины огромного большинства покрытосеменных является наличие сосудов. Отсутствие их у многих *Cactaceae*, *Aldrovanda* (*Droseraceae*), *Cuscutaceae* и некоторых других объясняется их утратой в результате общего упрощения и редукции водопроводящих тканей, в связи с приспособлением к специфическим условиям водного образа жизни, паразитного существования или появления особых приспособлений для удерживания воды (например суккулентность у кактусовых). Однако среди двудольных имеются растения, условия существования которых заметно не отличаются от условий существования большинства других древесных видов этого класса и отсутствие сосудов в которых не может быть объяснено процессами редукции. Это так называемые «гомоксиляры», к которым в настоящее время относятся 10 родов из семейств *Trochodendraceae* (*Trochodendron*), *Tetracentraceae* (*Tetracentron*), *Winteraceae* (*Drimys*, *Exospermum*, *Zygogynum*, *Belliolium* и *Pseudowintera*), *Amborellaceae* (*Amborella*) и *Chloranthaceae* (*Sarcandra*). Своеобразное строение древесины некоторых из этих растений [отсутствие сосудов у других стало известно относительно недавно; так, для амбореллы это было установлено И. Бэйли и Б. Свами (Bailey and Swamy) только в 1948 г.] давно обратило на себя внимание исследователей. Еще ван Тигем (Van Tieghem, 1900) дал им название «гомоксиляры», в отличие от всех остальных двудольных, названных этим автором «гетероксилярами».

Строение древесины большинства гомоксиларов известно довольно хорошо. В наиболее крупном семействе — *Winteraceae* — трахеиды главным образом с крупными округлыми окаймленными порами, с отверстиями без торуса, расположенными преимущественно на радиальных стенках, обычно в два или три ряда. У некоторых видов *Bubbia* и *Drimys* в поздней древесине поры у трахеид иногда несколько вытянуты или более или менее отчетливо лестничные. Трахеиды очень длинные, 4—6 мм. Лучи обычно двух типов рядности: широкие, до 10 клеток в ширину (у *Pseudowintera* до 20 клеток), и однорядные — лучи резко гетерогенные, смешанно-палисадные, с длинными окончаниями. Однорядные лучи составлены из стоячих клеток; многорядные лучи с однорядными окончаниями, составленными из стоячих клеток; многорядные участки часто в основном из квадратных клеток (*Drimys*), иногда преимущественно на лежащих (*Bubbia*); в некоторых случаях наблюдаются краевые клетки. Крупные клетки, содержащие масло, отмечены у *Zygogynum*. Поры между трахеидами и лучами такие же, как поры между трахеидами. Паренхима более или менее скудная, диффузная (некоторые виды *Drimys* и *Zygogynum*), у других видов довольно обильная, метатрахеальная в однорядных тангентальных полосах и терминальная. Тяжи составлены из 8—10 низких клеток.

У *Trochodendron* (единственный вид *T. aralioides* из Японии и Тайваня) трахеиды довольно отчетливо дифференцированы на толстостенные трахеиды поздней древесины с округлыми окаймленными порами без торуса и щелевидными внутренними отверстиями, иногда выходящими за пределы окаймления, и тонкостенные трахеиды ранней древесины с лестничной поровостью. Лучи также двух типов рядности — широкие (до двенадцатирядных) и однорядные, гетерогенные. Широкие лучи с однорядными окончаниями из стоячих клеток; многорядные участки из отчетливо лежащих клеток, поры клеток лучей с трахеидами обычно округлые, супротивные, в поздней древесине иногда несколько вытянутые. Древесная паренхима встречается только в поздней древесине, диффузная и скудно-метатрахеальная — в коротких тангентальных полосах. Древесина *Tetracentron* (*T. sinense*) напоминает древесину *Trochodendron*, но отличается от нее более узкими лучами, постепенным переходом от ранней древесины к поздней и, главное, наличием двух типов трахеид: кроме трахеид обычного для гомоксиларов типа, у тетрацентрона встречаются еще трахеиды, которые можно отнести к типу сосудистых трахеид. Они расположены продольными тяжами, значительно короче обычных трахеид (в среднем около 0.5 мм, в то время как трахеиды тетрацентрона достигают 4.5 мм) и имеют многочисленные округлые окаймленные поры в очередном расположении. Сходство этих элементов с сосудами весьма значительно, различие состоит лишь в том, что сосудистые трахеиды лишены перфораций. Сосудистые трахеиды приурочены главным образом к середине междоузлий и в некоторых участках стебля иногда отсутствуют.

Вопрос о том, является ли бессосудистость у гомоксиларных древесных растений первичной или она возникла в результате редукции (как полагали некоторые анатомы, например Джеффри) является основным в сравнительной анатомии покрытосеменных. В настоящее время почти все авторы считают, что гомоксиларные двудольные в своей древесине сохранили предковые черты, свойственные тем, ныне вымершим растениям, эволюция которых привела к появлению покрытосеменных. Основаниями к этому заключению являются следующие факты сравнитель-

ной анатомии высших растений. Во-первых, нет сомнения в том, что в процессе эволюции наземных растений формы, лишённые сосудов, возникли ранее форм с сосудами. Весь изложенный выше материал несомненно подтверждает это заключение. Предположение, что сосуды исчезли из древесины гомоксиляров в результате редукции, должно быть обосновано анатомически, установлением наличия сосудов в онтогенезе древесины или в каких-либо частях растения, которые в той или иной степени можно рассматривать как сохранившие предковые черты (корень, лист, узел, цветочная ось, травмированные участки), и, кроме того, физиологически, так как растение должно терять ту или иную структуру под воздействием каких-либо факторов внешней среды. Однако тщательное анатомическое исследование оси некоторых видов гомоксиляров, и в том числе травмированных участков, не обнаружило никаких следов сосудов, т. е. клеток с перфорированными оболочками. Экология этих растений также совершенно не подтверждает допущения об утрате гомоксилярами сосудов в результате каких-либо приспособительных процессов. Поэтому эта гипотеза должна быть оставлена. Во-вторых, также несомненно, что трахеиды являются более примитивной формой проводящего и механического элемента, чем волокно либриформа, так как огромное большинство древних ископаемых растений имеет древесину, составленную из трахеид различных типов. Поэтому отсутствие волокон либриформа и присутствие в древесине гомоксиляров только трахеид также является доказательством примитивности этих растений. Гомоксилярные двудольные имеют очень длинные трахеальные элементы, достигающие иногда 6 мм, но в среднем длиной 4.0—4.5 мм. Специальными исследованиями, как мы на это уже указывали, было установлено, что многие ископаемые *Lycopsida* (*Sigillaria*, *Lepidodendron* и др.) и *Sphenopsida* (*Calamites*, *Sphenophyllum* и др.) имеют трахеиды более длинные, чем трахеиды кордаитовых, беннеттитовых и цикадовых, а длина последних в свою очередь превышает длину трахеид хвойных, гинкговых и двудольных. Это укорочение длины элементов связано с уменьшением длины камбиальных клеток. Разумеется, это заключение могло быть сделано только на современных растениях и распространение его на ископаемые формы является некоторой интерполяцией. В пределах каждой из групп длина трахеид, так же как и длина других трахеальных элементов древесины, значительно варьирует и вряд ли может быть положена в основу филогенетических соображений при решении частных вопросов эволюции семейств и родов. Тем не менее тот факт, что бессосудистые древесины двудольных имеют наиболее длинные трахеальные элементы во всем этом классе [отличия здесь весьма резкие, так как у остальных двудольных длина элементов очень редко превышает 2 мм (табл. 3), приближаясь по этому признаку к заведомо более примитивным низшим голосеменным], не может быть рассматриваем как случайность.

Для исследователя, стоящего на точке зрения монофилетического происхождения покрытосеменных, из признания гомоксиляров примитивной группой двудольных с неизбежностью вытекает заключение о том, что и признаки строения их древесины отличаются наибольшей — для класса двудольных — примитивностью. Это, разумеется, не означает, что можно из семейств *Winteraceae*, *Tetracentraceae*, *Trochodendraceae*, *Amborellaceae* или *Chloranthaceae* вывести все разнообразие форм *Angiospermae*. Представители этих семейств — прежде всего растения современной флоры и, следовательно, имеют за собой весьма длительную историю. Поэтому

утверждение, что строение древесины гомоксиларов наиболее примитивно у покрытосеменных, надо понимать только в том смысле, что этот тип структуры является исходным, что он в свое время характеризовал какие-то растения, у которых впервые возникли те признаки организации цветка и семени, которые и сделали их покрытосеменными. В пределах этой гипотетической группы растений должны были возникнуть первые растения с сосудами, дальнейшая эволюция которых привела к возникновению всех остальных покрытосеменных. Но некоторые потомки этих первых бессосудистых двудольных, эволюируя далее в признаках цветка, плода, листьев и т. д., сохранили в неприкосновенности примитивное, первичное строение своей древесины (что, вероятно, ограничило возможности завоевания ими больших площадей и приурочило к тем ограниченным ареалам, которые они занимают в настоящее время). Такова довольно грубая и, надо думать, очень суммарная схема эволюции водопроводящего комплекса древесины Angiospermae. Можно надеяться, что последующие открытия ископаемых растений в толщах земной коры и каких-либо «живых фоссилий», сохранившихся где-нибудь в ничтожном количестве индивидов, дополнят ее недостающими деталями. Эта точка зрения имеет и важное палеонтологическое подтверждение. В 1932 г. Б. Сахни описал из юрских отложений Индии ископаемую древесину, лишенную сосудов, но резко отличающуюся рядом признаков от хвойных и кордаитовых. По многим признакам эта древесина сходна с древесиной ныне живущих гомоксиларов, что побудило этого ученого дать ей наименование *Homoxylo* (*H. rajmahalense*). Вскоре после работы Б. Сахни А. В. Ярмоленко (1939) описал еще две древесины этого типа, одну из алт-альба (нижний мел) Свердловской области под названием *H. uralense*, другую из лейаса (нижняя юра) Южно-Казахстанской области Казахской ССР (на берегу р. Угам) под названием *H. ugamicum*. Все три древесины, достаточно сходные между собой по некоторым основным признакам, для того чтобы оправдать отнесение их к одному формальному роду, несколько отличаются от описанной выше структуры современных гомоксиларов.

Наиболее молодое из этих деревьев — *H. uralense* — характеризуется отсутствием колец прироста, в то время как у более древних — *H. rajmahalense* и *H. ugamicum* — присутствуют ясные кольца. В соответствии с этим два последних «вида» имеют дифференцированные ранние и поздние трахеиды, а у *H. uralense* встречаются трахеиды разного диаметра, расположенные без особого порядка. У всех видов лучи не более, чем трехрядные, причем у *H. rajmahalense* поры между трахеидами и клетками лучей мелкие, а у *H. uralense* крупные; у *H. ugamicum* эти поры из-за плохой сохранности материала вообще неразличимы. Этот же вид характеризуется отсутствием древесной паренхимы, а два других обладают диффузной паренхимой. У обоих наших видов поры трахеид расположены и на радиальных и на тангентальных стенках, индийский же вид имеет поры у трахеид только на радиальных стенках. Наиболее древний вид — *H. ugamicum* — характеризуется лестничными трахеидами и только некоторые поры менее вытянуты, сплюснуто-эллиптической формы; два других вида имеют трахеиды с сомкнутыми округлыми и лестничными порами, а также с переходными типами пор.

Описанная структура повидимому ближе всего подходит к структуре двудольных гомоксиларов. Однако она имеет и много общих признаков с древесиной беннеттитовых, от которых эти виды отличаются главным образом размером древесины, более мощным (особенно у об-

разца, описанного из Индии), чем это когда-либо было отмечено для беннеттитовых, у которых, как мы указывали, сердцевина и кора всегда преобладают над относительно очень слабо развитой древесиной.

Конечно, поскольку описанные выше «виды» представляют собой, по сути дела, куски древесины, без связанных с этим находками органов плодоношения или даже листьев, не может быть твердой уверенности в том, что они относятся именно к примитивным покрытосеменным, а не к подвинутым беннеттитовым. Но то, что эти находки свидетельствуют нам о каких-то растениях, являвшихся промежуточным звеном между покрытосеменными и низшими *Gymnospermae*, скорее всего типа беннеттитовых, с точки зрения сравнительной анатомии в высшей степени вероятно. Все же мы настолько мало знакомы еще со строением и внешней морфологией большинства ископаемых групп растений, что эта точка зрения может быть высказана только предположительно. Однако среди голосеменных намечаются как будто две основные линии развития: структурная эволюция древесины происходила, с одной стороны, по линии образования округлых окаймленных пор, приобретших у высших хвойных такой совершенный физиологический аппарат, как торус, с другой — по линии развития лестничной поровости, превратившейся где-то уже в пределах класса покрытосеменных в лестничную перфорацию сосудов. К первой группе относятся кордаитовые, хвойные и гинкговые, ко второй — беннеттитовые, цикадовые и покрытосеменные. Возможно, впрочем, что для такого обобщения еще слишком мало материала. В частности, положение гнетовых в этой схеме, как мы об этом говорили, далеко еще не ясно.

Взгляд на происхождение покрытосеменных от каких-то голосеменных растений, близких к беннеттитовым, подтверждается не только данными сравнительной анатомии древесины, но и изучением других признаков организации этих двух групп растений (Тахтаджян, 1950). Это совпадение аргументов из различных областей морфологии является веским доказательством в пользу развиваемой здесь точки зрения.

Мы говорили выше о существовании теории о поли- и дифилетическом происхождении покрытосеменных. Авторы, развивавшие эти представления, выводили различные группы *Angiospermae* от двух или более групп предков — гнетовых, цикадовых, семенных папоротников, ликопсид и т. д. По этому поводу надо заметить, что с точки зрения анатомии, класс покрытосеменных, несмотря на все его разнообразие, представляет все же определенную целостную группу, в которой самые различные типы легко генетически увязываются между собой. Среди всего класса нельзя установить несколько основных естественных групп, которые отличались бы между собой и признаками строения древесины. Напротив, в каждом из крупных подразделений *Angiospermae* мы обычно видим различные типы строения древесины, хорошо выводимые один из другого и создающие впечатление единого эволюционного пути (точнее, единого направления эволюции) для древесины в пределах всего класса в целом. Поэтому полифилетическая точка зрения вряд ли может быть поддерживаемая в настоящее время.

Итак, признав на основе имеющегося в сравнительной анатомии материала тип древесины гомотексиларных двудольных за исходный для всего класса покрытосеменных, необходимо обратиться к рассмотрению вопроса о том, как и где возникли первые сосуды и какими признаками характеризовались наиболее примитивные типы этих клеточных образований. Этот вопрос — также один из основных в сравнительной

анатомии двудольных, и на разрешение его было в свое время потрачено много труда.

Естественно предположить, что первые сосуды покрытосеменных в какой-то мере должны были напоминать те трахеиды гомоксиларных двудольных, из которых они по всем данным возникли. Эти трахеиды, особенно в весенней части колец прироста, в основном характеризуются наличием лестничной поровости, причем у многих видов, в том числе и ископаемых, эта лестничная поровость обильнее всего выражена на концах трахеид, там, где интенсивность тока воды должна быть наибольшей. Поэтому вполне закономерно предположить, что именно лестничная перфорация, наиболее тесно связанная с лестничной поровостью трахеид, является примитивным типом перфорации сосудов. Это положение в настоящее время хорошо обосновывается рядом соображений. Во-первых, все семейства двудольных, близкие по строению цветка и другим признакам к гомоксиларным семействам (и относящиеся, как и эти последние, к порядку магнолиевых), имеют у всех или у большинства своих представителей лестничные перфорации. Во-вторых, в онтогенезе древесины очень многих родов почти всех семейств покрытосеменных лестничная перфорация предшествует простой даже тогда, когда простые перфорации являются в зрелой древесине единственным способом сообщения члеников сосудов между собой. Далее, существует довольно отчетливая корреляция между наличием у древесных растений сосудов с лестничными перфорациями и длиной их волокнистых элементов, причем у сосудов с простыми перфорациями волокна в среднем короче. Сами членики сосудов, несущие лестничные перфорации, в среднем значительно короче сосудов с простыми перфорациями.¹ Сосуды с лестничными перфорациями довольно часто имеют на своих стенках лестничную межсосудистую поровость, сходную с поровостью трахеид гомоксиларов, в то время как такая межсосудистая поровость весьма редка у сосудов с простыми перфорациями. Также и угловатые очертания просветов сосудов, напоминающие очертания трахеид бессосудистых двудольных, свойственны почти исключительно сосудам с лестничной перфорацией, а сосуды с простыми перфорациями большей частью имеют округлые очертания на поперечном срезе. Наконец, в древесинах с лестничными перфорациями волокнистые элементы представлены в основном волокнистыми трахеидами с хорошо выраженными окаймленными порами или же, во всяком случае, имеющими различное окаймление; сосуды же с простыми перфорациями большей частью ассоциированы с волокнами либриформа. Поскольку у гомоксиларов основная масса древесины состоит из трахеид и волокна либриформа в ней отсутствуют, естественно наличие волокон либриформа рассматривать как признак более продвинутого состояния (к чему, впрочем, есть и некоторые другие основания, о чем речь будет идти ниже). При оценке этих аргументов надо учесть, что в пользу примитивности простой перфорации (такая точка зрения в свое время высказывалась Джеффри), собственно говоря, нет никаких доказательств, кроме как в достаточной степени сомнительных соображений о происхождении покрытосеменных от оболочкосеменных.

¹ Эти различия в размерах и встречаемости отдельных признаков у сосудов с простыми и лестничными перфорациями, как и некоторые другие, приводимые ниже, можно было бы иллюстрировать цифрами. Из экономии места мы не приводим здесь этого материала, отсылая читателей, интересующихся точными данными, к монографии А. А. Яценко-Хмелевского (1948) и к курсу анатомии растений М. Ф. Раздорского (1949), где приведены соответствующие таблицы.

При изложении доводов в пользу признания лестничной перфорационной пластинки наиболее примитивным для двудольных приспособлением для сообщения члеников сосудов между собой, мы привели ряд данных о корреляциях между присутствием лестничных перфораций и некоторыми другими признаками строения древесины, которые по аналогии с бессосудистыми двудольными можно считать примитивными. Этот метод корреляций был разработан школой Бэйли. В том, что касается примитивности лестничной перфорации, приведенные данные представляются достаточно убедительными. Однако надо учесть, что эти корреляции указывают только на общее направление процесса специализации древесины, так как присутствие одного признака в древесине (или даже у одного типа клеточного элемента, например сосуда) не обязательно сопряжено с другими определенными признаками. В связи с этим все устанавливаемые корреляционные зависимости являются только статистическими, говорящими о вероятных связях, но не об обязательном сосуществовании тех или иных признаков. Поэтому к некоторым устанавливаемым таким путем закономерностям необходимо подходить с большой осторожностью. Эта осторожность тем более необходима при пользовании данными североамериканских филогенетиков школы Бэйли, так как многие их выводы, как это ни странно, получены на основании весьма скудных данных (сотни, а иногда и десятки видов), значительно уступающих возможностям, представляемым американскими коллекциями древесины.

Лестничная перфорация представляет собой достаточно несовершенное образование, и надо думать, что проведение воды сосудом с простой перфорацией осуществляется с большей эффективностью. К сожалению, прямых доказательств этого превосходства сосудов с простой перфорацией до сих пор не получено. Однако нельзя считать первым типом перфораций сосуда двудольных лестничную перфорационную пластинку только потому, что она представляет собой менее совершенный тип перфорации. Развитие какого-либо признака вовсе не обязательно идет постепенно от менее совершенной формы к более совершенной. У селлагинеллы сразу возникли сосуды с простыми перфорациями, повидимому без того, чтобы им предшествовали сосуды с лестничными перфорациями. При этом исходным типом клеточных элементов здесь также были лестничные трахеиды, и этот тип поровости (лестничной) сохранился и на оболочках сосудов селлагинелл. Поэтому можно предполагать, что лестничные перфорации первых сосудистых двудольных отвечали тем требованиям, которые эти растения предъявляли к проведению воды. То, что мы знаем о их экологии, скорее согласуется с указанным мнением, так как это растения преимущественно влажных местобитаний. Но дальнейшая эволюция в сторону большей ксероморфности — завоевание более засушливых субстратов — неизбежно должна была привести к созданию более совершенных структур для проведения воды. Такой структурой явилась простая перфорация. Такова гипотетическая схема побудительных причин эволюции сосудов двудольных, хорошо согласующаяся с сравнительноморфологическим анализом.

В возникновении сосудов у двудольных надо отметить одну особенность, имеющую большое значение для сравнительноанатомических исследований древесины. У этих растений (так же, вероятно, как и у других) сосуды возникали не путем изменения ранних стадий онтогенеза, а путем изменений конечных его стадий. Иначе говоря, сосуды возникают сначала в древесине, в то время как в ксилеме еще сохраняются

примитивные структуры — трахеиды. Постепенно, в процессе эволюции сосуды начинают появляться и в метаксилеме и, наконец, в протоксилеме, причем довольно долго (в филогенетическом смысле) в метаксилеме и в протоксилеме сохраняются сосуды более примитивных типов, чем в древесине. Эволюция по типу анаболии, как это показал А. П. Северцов, является тем случаем, при котором сохраняет свое значение принцип рекапитуляции. Это обстоятельство весьма важно. Оно показывает правомерность истолкования структур, наблюдаемых на ранних стадиях онтогенеза древесины для познаний стадий ее филогенеза.

К сожалению, онтогенез сосудов у двудольных изучен очень плохо. Имеющиеся в литературе данные в большинстве своем очень разрознены, а истолкованию их мешает значительная путаница в терминологии. До сих пор еще многие авторы для трахеальных элементов метаксилемы и протоксилемы употребляют термин «сосуд», вне зависимости от того, имеются ли у этих элементов перфорации или нет. При этом в некоторых случаях даже говорят о «сосудах» в протоксилеме хвойных, где нет никаких сосудов. Само исследование трахеальных элементов протоксилемы представляет значительные технические трудности и требует специальной методики (нагнетание туши), кратко описанной нами в главе второй. Работы в этом направлении весьма желательны и могли бы привести к очень интересным и важным обобщениям.

Вполне естественно предположить, что те признаки, которые свойственны трахеидам гомоксиларов, в тех случаях когда они встречаются у сосудов, свидетельствуют об их относительной примитивности. К числу этих признаков относятся: значительная длина, малое поперечное сечение, угловатость поперечного сечения, тонкостенность, постоянная толщина оболочки на поперечном сечении и отсутствие или очень слабое развитие поперечных стенок. Выше мы пользовались некоторыми из этих признаков при разборе доказательств примитивности лестничной перфорации. Однако этими же признаками (вместе с другими данными, полученными главным образом из изучения онтогенеза) можно оценить и другие признаки организации сосудов.

Возникновение лестничной перфорации из лестничной поровости мыслится как процесс растворения пленки каждой из сильно вытянутых пор, расположенных на концах будущего членика сосуда. Этот процесс растворения происходит в онтогенезе очень быстро, но тем не менее его отдельные стадии можно наблюдать при исследовании достаточно большого материала. У некоторых древесин каждая отдельная перфорация, слагающая лестничную перфорационную пластинку, имеет окаймление, подобное окаймлению сильно вытянутых пор лестничной поровости. Поскольку такие «окаймленные перфорации» ближе всего напоминают лестничные поры, из которых они образовались, есть основание рассматривать их как более примитивные образования, чем перфорации, лишенные окаймления. Это положение подтверждается и сравнением длины члеников сосудов, имеющих окаймленные перфорации, с длиной члеников с неокаямленными перфорациями. Длина члеников первого типа значительно больше длины члеников второго типа, что, как мы говорили выше, также является известным доказательством примитивности окаймленной перфорации.

В онтогенезе сосудов утолщения их стенок, как показал В. Г. Александров для сосудов шелковицы и инжира, возникают как дериваты лестничной поровости. Это обстоятельство вместе с тем фактом, что лестничная поровость обычно ассоциирована с лестничной перфорацией и

очень редко встречается в сосудах с простыми перфорациями, привело к убеждению, что лестничная поровость является наиболее примитивной. Как и в прочих случаях, это утверждение находится, кроме того, в соответствии со средней длиной члеников, большей у сосудов с лестничной поровостью. Этот последний тип поровости очень часто даже в одном членике сосуда переходит в супротивную поровость (такой тип поровости часто обозначается как «переходный») и почти никогда в очередную. На этом основании устанавливается следующий филогенетический ряд: лестничная поровость — переходная поровость — супротивная поровость — очередная поровость, соответствующий различным типам эволюционного процесса в древесине и совпадающий (на основании тех данных школы Бэйли, о которых мы говорили выше) с постепенным укорочением члеников сосудов. Такую же, хотя, повидимому, и несколько менее очевидную, последовательность можно установить и для количества перекладин в лестничной перфорационной пластинке. Пластинки с большим количеством перекладин, как правило, ассоциированы с более длинными члениками, несущими всю совокупность признаков примитивности организации сосудов. В распределении сосудов в толще слоев прироста (в древесине умеренных широт) также можно наметить определенные линии специализации. Диффузное (рассеянное) распределение просветов сосудов, которое соответствует распределению просветов в древесинах, снабженных члениками сосудов с лестничными перфорационными пластинками, и в молодой древесине всех родов двудольных, рассматривается как наиболее примитивное. Более специализированным можно считать организованное распределение сосудов, собранных в цепочки, группы и т. д. Наконец, наиболее специализированной нужно считать группировку просветов в определенный рисунок, из которых наиболее обычной является кольцесосудистость. Однако, как мы видели выше, этот последний тип группировки просветов свойствен относительно немногим семействам, причем только тем их представителям, которые растут в умеренной зоне северного полушария. Поэтому его скорее можно считать одной из боковых ветвей специализации.

Таким образом, приведенные данные дают нам тот «кодекс» признаков в специализации сосудов древесины двудольных, который в какой-то мере позволяет оценить филогенетическое положение любого древесного растения на основании исследования его древесины. Два вопроса встают при пользовании отдельными пунктами этого «кодекса».¹ Во-первых, возможно ли предположить в тех или иных группах растений обратное развитие признаков организации сосудов, которые были ими утеряны в процессе эволюции, поскольку такое обратное развитие большинства отдельных признаков, вообще говоря, может иметь место в эволюции живых организмов? Во-вторых, надо ли предположить, что для достижения определенного подвинутого типа структуры необходимо прохождение предками данного растения всех промежуточных стадий или возможно возникновение более подвинутых типов от более примитивных, минуя промежуточные стадии? Например, допустимо возникновение форм с сосудами с простой перфорацией от форм с сосудами с лестничными перфорационными пластинками, имеющими много перекладин, минуя формы с лестничными перфорациями с небольшим числом перекладин. Естественно, что от ответа на эти два вопроса в значительной мере

¹ «Кодекс» в целом будет приведен нами после рассмотрения возможных путей структурной эволюции всех элементов древесины двудольных.

зависит возможность пользования «кодексом признаков примитивности» при исследованиях в области эволюционной анатомии покрытосеменных.

Относительно первого вопроса можно сказать, что у нас нет никаких данных, которые позволили бы думать, что более совершенная форма сосудов у растений, раз возникнув, могла бы исчезнуть и замениться вновь менее совершенной. Собственно говоря, и трудно предположить, какие условия внешней среды (в основном определяющие собой эволюцию) могли бы привести к такому результату. Поэтому, по крайней мере в отношении эволюции сосудов, можно предполагать, что возникающие изменения необратимы. Напротив, нет оснований отвечать положительно на второй вопрос. Хотя для большинства древесины мы фактически в данных онтогенеза или сравнительной анатомии имеем много доказательств постепенных переходов от одного типа организации сосуда к другому, все же во многих случаях вполне возможно представить себе и более резкие превращения, ускоряющие темп филогенеза и сразу создающие более совершенные структуры.

Появление сосудов в древесине знаменует собой начавшуюся дифференциацию ее элементов на водопроводящие и механические, которая до сих пор в эволюции древесины телофилов отсутствовала, если не принимать во внимание механические волокна в ксилеме *Psilotum*. Разнообразие волокнистых элементов двудольных ясно показывает, что различные типы их произошли от какого-то исходного типа; причем, так как все типы волокнистых элементов связаны между собой переходами, есть все основания полагать, что существовал всего один исходный тип. Применяя к этим элементам те же принципы, которые были применены для установления эволюции сосудов, можно заключить, что наиболее примитивным типом волокна сосудистых двудольных должна была быть трахеида, несущая лестничную поровость. Однако до сих пор в древесине двудольных, снабженных сосудами трахеид, такого типа не обнаружено. Это очень любопытный факт, попытки истолковать который делались неоднократно. Как мы видели, у всех гомоксиларов, кроме самого древнего из известных нам (*Homoxylon ugamicum*) наряду с лестничными имеются и трахеиды с округлыми окаймленными порами; причем последние преобладают. Таким образом, надо думать, что формы, имеющие в древесине и сосуды и лестничные трахеиды, или до сих пор не обнаружены или же вообще отсутствовали. В этом последнем случае есть основание предполагать, что при возникновении сосудов лестничные трахеиды камбием уже не образуются и целиком заменяются сосудами с лестничными перфорационными пластинками, в то время как трахеиды несут только округлые окаймленные поры с хорошо заметными окаймлениями, подобные трахеидам поздней древесины гомоксиларов. Этот тип трахеид, следовательно, и должен быть признан наиболее примитивным. Действительно, соответствующие сопоставления показывают, что этот тип трахеид чаще всего бывает связан с теми признаками организации сосудов, которые нами были признаны за примитивные. Этот же путь умозаключений позволяет нам сделать вывод, что дальнейшая эволюция трахеид должна привести к волокнистым трахеидам с плохо выраженным окаймлением пор, а от этих последних к волокнам либриформа, в которых окаймление уже совершенно исчезло или различимо только при очень больших увеличениях с имерсионными системами. Эти предположения хорошо согласуются с постепенным уменьшением длины волокон от волокнистых трахеид к волокнам либриформа, а также с приуроченностью волокон либриформа у большинства видов, где они

встречаются, к признакам высокой организации сосудов. Изучение типа пор волокон широко практиковалось последнее время французским анатомом филогенетиком Лемелем. Однако он сопоставлял волокна примитивных двудольных с волокнами цикадовых, что, надо думать, лишено особого значения, так как округлые окаймленные поры *Cycadaceae* никак не могут быть поставлены в непосредственную генетическую связь с окаймленными порами трахеид двудольных. В лучшем случае — это параллельные линии развития.

Такой путь эволюции волокнистых элементов физиологически вполне естествен. Если у гомоксиляров каждая трахеида несла и функции водопроведения и функции опоры,¹ то с появлением сосудов функция водопроведения для трахеид стала уже второстепенной. То преимущество, которое могло получить древесное растение в результате возникновения в древесине толстостенных клеточных элементов, почти лишенных пор и придающих ей высокую прочность, совершенно очевидно. Путь от трахеиды с крупными окаймленными порами до волокна либриформа — это, так сказать, основной путь специализации волокнистых элементов. В процессе эволюции в различных группах появились сосудистые трахеиды, перегородчатые волокна со спиральными утолщениями и т. д., функции которых до сих пор еще недостаточно ясны.

Эволюция трахеальной системы двудольных, по современным воззрениям, представляет собой довольно законченную картину, хорошо согласованную в своих отдельных частях. Несколько менее ясна картина эволюции паренхимы в древесине. Обращаясь вновь к ИСХОДНОЙ, по нашим представлениям, структуре гомоксиляров, мы находим у современных гомоксиляров палисадно-гетерогенные лучи с длинными окончаниями, а также диффузную и терминальную паренхиму, а у ископаемых — диффузную паренхиму, отсутствие паренхимы у *Homoxylon ugamicum* (палеонтологически наиболее древний вид) и гетерогенные лучи. Можно предположить, что эти структуры уже проделали некоторую эволюцию (особенно у современных форм), но все же нет оснований думать, что у этих безусловно древних растений могли быть признаки особо высокой организации. Таким образом, с самого начала можно считать, что палисадно-гетерогенные лучи с длинными окончаниями являются наиболее примитивным типом лучей. Сопоставление различных типов лучей с теми признаками организации трахеальной системы, которые на основе вышеприведенных соображений могут рассматриваться как примитивные, привело одного из учеников И. Бэйли — Крибса — к тем же выводам. Было установлено, что у древесины, где сосуды имеют только лестничные перфорации, гомогенные лучи вовсе не встречаются, причем большинство лучей (около 80%) — палисадно-гетерогенные с длинными окончаниями, а остальные или гетерогенные с короткими окончаниями или однорядно-гетерогенные.

По мере специализации сосудов процент родов, у которых встречаются палисадно-гетерогенные лучи с длинными окончаниями, постепенно падает. Среди родов, у которых сосуды имеют простые перфорации и на боковых и на поперечных стенках, только у 3.5% имеются палисадно-гетерогенные лучи с длинными окончаниями, а у родов с сосудами с простыми перфорациями только на поперечных стенках, лучей такого типа

¹ Некоторое разделение функций у гомоксиляров, как и у хвойных, осуществлялось между ранними широкополостными трахеидами и поздними узкополостными толстостенными трахеидами. Но это разделение функций было еще далеко не полным.

нет вовсе. Соответственно у родов с примитивными сосудами Крибс совсем не встретил гомогенных лучей, но из родов с высоко специализированными сосудами 80% характеризуются гомогенными лучами всех типов. Сопоставляя тип лучей в древесине с длиной члеников сосудов, этот автор пришел к тем же выводам, показав, что длина члеников сосудов у древесины с гомогенными лучами меньше, чем в древесине с гетерогенными лучами. Эти работы Крибса (выполненные в отличие от первых работ школы Бэйли, посвященных эволюции трахеальной системы, на довольно большом материале — древесине 750 родов) безусловно показали наличие каких-то закономерностей. Однако физиологическая интерпретация этих «направлений специализации» пока еще далеко не ясна.¹ Казалось бы, что гетерогенные лучи, в которых сосуществуют клетки двух типов, несущие различные физиологические функции — отложения веществ и их передвижения в радиальном направлении — представляют собой более совершенный физиологический аппарат, чем гомогенные лучи, сложенные из клеток одного типа. А. А. Яценко-Хмелевский (1948) высказал предположение, что развитие гомогенных лучей связано с прогрессивным развитием паренхимы (о чем будет речь несколько ниже), собирающейся вокруг сосудов и тем самым берущей на себя функции стоячих клеток лучей. Такое направление эволюции паренхимы соответствовало бы общему направлению эволюции древесины двудольных, в котором происходит строгое разделение функций между отдельными элементами — возникновение унифункциональных элементов (например волокон либриформа с исключительно механической функцией и сосудов с исключительно водопрводящей функцией), в отличие от полифункциональных элементов низших теломофитов или даже хвойных, где, например, обе функции, и механическая и водопрводящая, сосредоточены у одного элемента — трахеиды. Это объяснение не лишено правдоподобия, и действительно, во многих случаях мы видим, что гомогенные лучи в древесине ассоциированы с паратрахеальной паренхимой. Однако нередко также и случаи, когда совершенно гомогенные лучи встречаются одновременно с диффузной или с метатрахеальной паренхимой (например у некоторых видов груш, особенно из группы *Pyrus syriaca*). В таких случаях объяснение происхождения гомогенности лучей, приведенное выше, совершенно неприменимо. Следовательно, в настоящее время мы можем только констатировать наличие определенной коррелятивной связи между признаками специализации сосудов и строением лучей без объяснения этой связи.

Остальные признаки организации лучей, и особенно их рядность, никаких закономерных изменений, связанных со специализацией древесины, не обнаруживают и значительно варьируют не только у близких родов, но даже и у видов одного и того же рода. В некоторых семействах или родах мы наблюдаем в процессе прогрессивной специализации древесины переход от широких лучей к узким (например у кленов или в семействе ивовых). В других группах (например в порядке букоцветных), напротив, специализация идет в направлении увеличения рядности лучей. Наконец, имеются группы растений, в которых проходит процесс элиминации лучей.

¹ Для американской школы анатомов-филогенетиков характерно, что ее представители даже не задавались подобного рода вопросами. «Структурная специализация» древесины, повидимому, мыслится ими как самодовлеющий процесс, протекающий в силу каких-то внутренних закономерностей.

Отметим, что, по имеющимся данным, возникновение гомогенных лучей происходит в онтогенезе путем анаболии, т. е. гомогенные лучи появляются как надставка онтогенеза, в то время как его первые стадии еще сохраняют гетерогенные лучи. Напротив, процессы исчезновения лучей и, повидимому, изменения их рядности происходят путем изменения самых начальных стадий онтогенеза, и в этих случаях исследование ксилемы не может дать нам указаний на предшествующее эволюционное состояние. Вопрос этот, впрочем, как и все вопросы, связанные с изучением онтогенеза древесины, исследован еще очень мало.

Древесная паренхима у гомоксиляров, в тех случаях когда она не отсутствовала вовсе (как у *Homoxylop ugaticum*), была диффузная и терминальная, что также можно рассматривать как аргумент в пользу примитивности этих типов в распределении паренхимы. Как и в отношении сердцевинных лучей, сопоставление типов в распределении древесной паренхимы с признаками специализации трахеальной системы, произведенное тем же Криссом, в общем подтвердило эти предположения. Было установлено, что около 90% родов, характеризующихся сосудами с лестничными перфорационными пластинками с большим количеством перекладин, имеют одновременно и диффузную паренхиму различных типов, а вазикентричной паренхимы у этих родов вообще нет. Между тем 70% родов с сосудами с простыми перфорациями имеют обильную вазикентричную паренхиму и ни у одного из исследованных родов с древесиной этого типа скудной диффузной паренхимы не найдено. Такие же соответствия были установлены и между типом распределения паренхимы и длиной члеников сосудов: они оказались длиннее всего в древесине с диффузной паренхимой и короче всего (в среднем) у родов, в древесине которых встречается обильная вазикентричная паренхима. На основании этих данных Крисс, так же как и для лучей, построил некоторую последовательность типов распределения паренхимы, соответствующую, по его мнению, единодушно разделяемому всеми американскими анатомами-филогенетиками, определенной эволюционной последовательности,

Однако в случае древесной паренхимы, еще более чем в случае лучей, надо признать, что эта последовательность, установленная Криссом, имеет искусственный характер и зависит от исследованного материала. Так, по Криссу, терминальная паренхима является более поздним образованием, чем диффузная, и возникает путем редукции «узкой метатрахеальной» паренхимы. Такой путь возникновения терминальной паренхимы вполне возможен, но очень трудно допустить, что у ныне существующих гомоксиляров терминальная паренхима является результатом длительной истории и многих последовательных превращений. Это во всяком случае противоречило бы самому принципу сопоставления типа распределения паренхимы с признаками специализации трахеальной системы и, кроме того, не находило бы себе никакого подтверждения в данных онтогенеза древесины (например *Trochodendron araliense*). Поэтому совершенно прав А. Л. Тахтаджян, когда он не соглашается в этом отношении с Криссом и выдвигает положение, что терминальная паренхима является одним из примитивных типов распределения древесной паренхимы. Вполне вероятно, что терминальная паренхима могла возникать неоднократно и в результате процессов редукции, но безусловно это не единственный путь ее возникновения. Древесная паренхима вообще является наиболее активной тканью в древесине, и можно ожидать уже априори, что изменения ее будут более часты, чем изменения других элементов. Так, имеются основания полагать, что в эволюции рода *Ficus* широкая метатрахеаль-

ная паренхима, характерная для большинства видов этого рода (фикусный тип распределения паренхимы), возникла не из узкой метатрахеальной паренхимы, как это следовало бы по Кребсу, а из сомкнуто-крыловидного типа, свойственного некоторым видам *Ficus*, характеризующимся в остальных признаках строения древесины примитивной структурой. Таким образом, направления, намеченные Кребсом, представляют собой, по-видимому, только основные (может быть, наиболее обычные) пути специализации паренхимы, причем вполне возможны и иные частные линии развития (вероятно, впрочем, не затрагивающие основного хода от диффузной к агрегированной, все равно, апо- или паратрахеальной паренхиме).

Древесная паренхима, как известно, может быть представлена и в виде тяжелой и в виде веретеновидной паренхимы. Насколько эти различия имеют значение в общем процессе специализации древесины, совершенно не исследовано. Также весьма плохо изучен и онтогенез паренхимы, о котором мы имеем еще более скудные представления, чем об онтогенезе лучей.

Признаком специализации древесины считается также и ярусное расположение ее элементов. Основанием к этому является действительно высокая приуроченность этого признака к таким чертам специализации трахеальной системы, как простые перфорации, наличие значительной редукции окаймлений пор у волокон и т. д. Однако надо отметить, что этот признак более всего встречается в семействе бобовых, где древесина вообще высоко специализирована, что, может быть, привело к некоторому искусственному повышению корреляционных связей. Тем не менее, поскольку у древесины с примитивным типом сосудов и волокон этот признак не встречается, нет оснований не рассматривать его как указание на высокую специализацию древесины.

Приводим теперь в кратком виде «кодекс» признаков специализации древесины двудольных.

1. В процессе эволюции древесины длина камбиальных клеток уменьшается. Соответственно этому уменьшается и длина всех клеточных отделностей, составляющих древесину.

2. Наиболее примитивным типом элементов древесины покрытосеменных является трахеида. В процессе эволюции из трахеиды возникают, с одной стороны, сосуды, с другой — волокнистые трахеиды и, наконец, волокна либриформа. Этот последний ряд характеризуется постепенной потерей окаймления поры, приводящей к появлению форм с простыми (обычно щелевидно вытянутыми) порами (вторичные простые поры волокон либриформа).

3. Наиболее примитивный тип перфорации сосуда — лестничная перфорация с большим числом перекладин и более или менее отчетливым окаймлением каждой перфорации. Эволюция сосудов шла в направлении постепенного исчезновения окаймления и уменьшения числа перекладин. Простая перфорация сосуда является завершением этого процесса. Дальнейшая эволюция сосудов шла по направлению перемещения перфорации с боковой стенки сосуда на поперечную, и наиболее высший тип сосуда двудольных имеет вид полый трубки с отверстием, перпендикулярным его боковым стенкам.

4. В общем за некоторыми исключениями, связанными со специализацией (особенно у лиан), чем длиннее членик сосуда, тем менее специализирована древесина. Диаметр сосудов, напротив, в процессе эволюции увеличивается. Сосуды с тонкими стенками и угловатыми очертаниями

на поперечном срезе являются признаком примитивности. В распределении сосудов в толще годичного слоя также имеется определенная эволюционная направленность, — именно наиболее примитивной формой распределения является одиночное, наиболее специализированное — кольцососудистое.

5. Эволюция поровости на стенках сосудов идет от лестничной к супротивной и затем к очередной. Появление спиралей является боковой ветвью специализации, возникающей на разных уровнях.

6. Помимо основного ряда: волокнистая трахеида с хорошо выраженным окаймлением поры — волокнистая трахеида с плохо выраженным окаймлением — волокно либриформа, имеются боковые линии специализации — появление сосудистых и вазикентрических трахеид, возникающих на различных уровнях специализации. Появление перегородчатых волокон служит признаком специализации.

7. Ярусное расположение всех или хотя бы некоторых элементов древесины — признак высокой специализации.

8. Развитие лучей шло от палисадно-гетерогенного типа с длинными окаймлениями к другим типам гетерогенных лучей и уже затем к гомогенным лучам.

9. Развитие древесной паренхимы шло от терминального и диффузного типов к различным типам агрегированной паренхимы.

Нам кажется, что уже то обоснование «кодекса», которое мы дали выше, должно предостеречь от формального пользования им при филогенетических исследованиях. Прежде всего, только по отношению к трахеальной системе древесины вся сумма аргументации представляется достаточно убедительной, чтобы позволить наметить даже отдельные детали (этапы) эволюции этих элементов. В отношении паренхимы более или менее бесспорны только исходные структуры древесной паренхимы и лучей и общее направление специализации, в остальном схемы американских авторов явно упрощают проблему и в лучшем случае могут рассматриваться как отражающие отдельные частные случаи эволюции этих тканей.

Выше мы указывали по поводу эволюции сосудов, что нет оснований полагать, что в каждом филогенетическом ряду предков — потомков обязательно имели место все промежуточные стадии между исходным и конечным состояниями структуры. Надо подчеркнуть, что это верно и по отношению ко всем признакам специализации древесины. Кроме того, и это весьма существенно, наличие у одного из сравниваемых видов (или родов) примитивного типа структуры древесины вовсе не дает повода видеть в нем непосредственного предка другого вида (или рода) с более продвинутой структурой или даже предполагать между ними какие-либо родственные связи. Конечно, и такой вывод не исключается, но он должен быть мотивирован всем комплексом признаков организации растений. Анатомия древесины в этих случаях может всегда иметь негативное значение, т. е. ее данные не допускают выведения вида (или рода) с более примитивной структурой от вида (или рода) с более специализированной структурой. Большей частью сравнительная анатомия древесины решает вопросы уровня развития и только в редких случаях вопросы родства.

Мы сознательно, излагая вопросы эволюции древесины двудольных, не касались систематического положения тех растений, в которых были отмечены те или иные признаки ее строения, признаваемые нами за примитивные, или, напротив, относимые к признакам специализации. Это нам казалось желательным по соображениям, уже отмеченным выше: нам

хотелось показать, что представления о ходе эволюции древесины могут быть развиты независимо от тех взглядов, которые излагались систематиками и морфологами на основании анализа строения цветка и семян, географического распространения покрытосеменных, их находок в ископаемом состоянии и т. д.

Теперь, однако, необходимо хотя бы в общих чертах связать изложенные выше данные с существующими ныне системами цветковых растений. Как ясно из предшествующих страниц, с точки зрения сравнительной анатомии наиболее примитивным порядком надо признать тот, в пределах которого находятся гомоксиларные двудольные, т. е. порядок *Magpoliales*.¹ Тем самым сравнительная анатомия древесины подтверждает идеи сторонников «раналиевой» (или «эвантовой») теории происхождения покрытосеменных.

Оценивая с позиций анатомии древесины такую законченную «раналиевую» систему, как опубликованную в последнее время систему покрытосеменных А. Л. Тахтаджяна (1954), мы находим вполне удовлетворительное совпадение между данными этого автора и данными анатомии древесины.² К сожалению, до сих пор нет систематического изложения строения древесины двудольных в порядке филогенетического развития всей этой группы растений. Некоторая попытка в этом роде (ограниченная, однако, уже по замыслу только относительно небольшим кругом семейств) была сделана А. А. Яценко-Хмелевским в сводке «Древесины Кавказа» (1954), но более полный обзор является весьма желательным.

В области филогенетической анатомии древесины за последние полтора-два десятилетия было опубликовано довольно много работ, причем большинство из них принадлежит американцам — ученикам школы Бэйли или ученым, находящимся под влиянием идей этой школы. Не следует преуменьшать заслуг американских анатомов-филогенетиков — они много сделали в установлении тех или иных закономерностей в эволюции древесины. Но надо указать и на те серьезные недостатки в этих исследованиях, которые значительно снижают их ценность, тем более что эти недостатки в последних работах школы имеют тенденцию все усиливаться. К их числу следует в первую очередь отнести тот формально-описательный метод исследования, который характерен для большинства работ этого направления. Для установления «направлений специализации» («trends of specialization») в пределах той или иной группы растений обычно более или менее поверхностно просматривается обширная коллекция препаратов древесины и подсчитывается (примерно в рамках приведенного выше «кодекса») число «признаков специализации» и «признаков примитивности». Затем производятся соответствующие сопоставления (иногда в процентах) и делаются выводы о большей или меньшей

¹ В недавнее время Крауза (Croizat, 1947) связывал некоторые из гомоксиларов — *Trochodendraceae* и *Tetracentraceae*, но не *Winteraceae*, *Amborelaceae* и *Chloranthaceae* (о гомоксиларности двух последних семейств, впрочем, тогда не было еще известно), с гаммелидовыми и камнеломковыми. Эта точка зрения особого сочувствия у систематиков не встретила. Если бы она — что мало вероятно — подтвердилась, пришлось бы признать, что гомоксиларные двудольные дали начало двум ветвям развития и что сосудистые двудольные — дифилетического происхождения. Это усложнило бы, но не опровергло наши представления.

² Надо учесть, что А. Л. Тахтаджян является одним из немногих систематиков, положивших в основу построения своей системы не только данные морфологии цветка и плода, но и данные внутренней организации растений и в особенности анатомии древесины.

подвинутости того или иного семейства (или, реже, рода) по пути структурной специализации древесины. В некоторых работах эти сопоставления признаков строения древесины сопровождаются аналогичными сопоставлениями формы пыльцевых зерен. Склонность американцев к «мировым масштабам» и, повидимому, стремление к быстрому получению эффектных выводов, приводят сплошь и рядом к совершенно формальным работам, у которых даже нет преимущества накопления фактического материала, ибо описания даются в такой обобщенной форме, что составить по ним представление о структуре конкретных родов или видов растений совершенно невозможно. Эти недостатки присущи очень многим исследованиям и в том числе даже безусловно интересной во многих отношениях работе О. Типпо о древесине тутовых (Tippo, 1938), являющейся одной из основных работ американского эволюционного древесиноведения. За истекшие годы указанные тенденции, к сожалению, усилились, и печальным примером такого формального исследования может служить, например, недавняя работа Свами о древесине и пыльце *Santalaceae* (Swamy, 1949). В этих исследованиях «эволюции признаков» теряется часто, представление об эволюции растения, всегда происходящей в конкретной, внешней среде и этой средой обусловленной. Концепция «филиации признаков», рассматриваемых в отрыве от их физиологических функций, ненаучна и неминуемо заводит исследователя в тупик. Как известно (см. об этом в кратком «Очерке истории анатомии древесины» А. А. Яценко-Хмелевского), школа Бэйли выросла в жестокой борьбе со школой Джеффри, бывшего в свое время учителем Бэйли, но зашедшего в тупик в своих эволюционных построениях именно в связи с несколько формальным применением разработанных им принципов эволюционной анатомии.

Само по себе установление эволюционного уровня того или иного семейства на основании признаков строения древесины представляет определенный интерес. Однако в эволюционной анатомии древесины это только одна из задач и притом, может быть, не важнейшая. Дело в том, что тщательное изучение всех (или хотя бы большинства, из-за практической невозможности получения в настоящее время образцов древесины всех видов для большинства родов) видов каждого рода и всех родов семейства очень часто приводит к выявлению таких отличий в структуре древесины, которые очень важны для понимания эволюции этой ткани в пределах семейства и которые, как правило, остаются незамеченными при «галопирующем» методе некоторых молодых американских анатомов-древесиноведов. Некоторые примеры таких отличий мы уже привели при изложении результатов исследований советских анатомов в области систематической анатомии древесины. Сейчас эти результаты могут быть истолкованы и с точки зрения филогенеза древесины. Действительно, установление в пределах рода *Fraxinus* одного вида с набором признаков более примитивных, чем признаки строения древесины у основной массы видов, дает нам ключ к пониманию эволюции этого рода. Таких примеров уже сейчас можно привести довольно много, и нет сомнения, что при увеличении числа детальных исследований строения древесины в пределах родов и семейств количество их будет умножаться. Нам представляется, что этот путь — путь детального исследования многих видов наряду с исследованием древесины, постоянным учетом (по возможности сопровождающимся и экспериментом) физиологического, приспособительного значения эволюирующих структур — свободен от тех недостатков и упрощений, которые заводят в тупик некоторых представителей американской эволюционной анатомии древесины. Этим путем идут, в частности,

многие советские исследователи, среди которых можно назвать И. С. Михайловскую, работавшую с лимонником (1950), уже упомянутых С. А. Туманян, М. С. Гзырян и некоторых других, давших безусловно интересные работы.

В свете этих работ вырисовываются некоторые особенности эволюционного развития древесины у двудольных, которые, как нам кажется, заслуживают дальнейшей проверки и уточнения.

Прежде всего представляется несомненным, что эволюционное развитие древесины часто идет очень неравномерно: в одних случаях значительно опережая развитие репродуктивной системы, в других отставая от него. Так, уже у магнолий, цветки которых имеют весьма архаический тип строения (и которые очень близко стоят к гомоксиларным двудольным, в свое время даже относившихся к этому семейству), наблюдается развитие сосудов с простой перфорацией. Это не исключение, и можно указать на ряд семейств с примитивным строением цветка и относительно подвинутой древесиной. При этом, как правило, эта подвинутость не является общей для всего семейства и подвинутые роды в нем связаны рядом переходов с родами, имеющими примитивный тип структуры. С другой стороны, такое бесспорно далеко эволюировавшее семейство, как сложноцветные, имеет (у тропических древесных представителей) ряд черт древней организации древесины. И эти примеры могут быть умножены. Конечно, существуют гомогенные семейства, в которых все представители имеют если не однообразное строение древесины, то во всяком случае строение древесины примерно одного уровня специализации. Но, насколько можно судить по имеющимся пока материалам, такие семейства все же представляют меньшинство и, кроме того, нет уверенности, что более тщательные исследования не нарушат этого впечатления однообразия.

Указанные различия в темпе эволюции должны иметь свое объяснение, связанное с конкретной историей каждого рода, протекающей в конкретной физико-географической среде. Более того, конкретная история рода (и семейства) может быть раскрыта как раз и при помощи этих различий. Но работа в этом направлении — дело будущего.

Мы указывали, что при филогенетических исследованиях признаки примитивности в большинстве случаев (кроме достоверно констатированных случаев обратного развития признака) могут иметь негативное значение, т. е. доказывают невозможность выведения форм менее подвинутых (по любому признаку) от форм более подвинутых. Применяя это положение к данным сравнительной анатомии древесины, мы вынуждены во многих случаях, по мере исследования более обширного материала, постулировать все более древнее происхождение отдельных родов или семейств из-за нахождения в них отдельных форм с теми или иными примитивными признаками. Это приводит к мысли о том, что большинство семейств возникло очень давно и, главное, дифференцировка на отдельные семейства произошла или относительно очень быстро или же шла в чрезвычайно малочисленных популяциях, от которых не осталось никаких палеонтологически зафиксированных следов их существования. Данные палеонтологии, как мы говорили, находятся в полном соответствии с этим предположением. До сих пор рационального объяснения этому явлению не выдвинуто, так как обе приведенные выше гипотезы в основном носят умозрительный характер.¹ Решения этого вопроса скорее всего

¹ М. Г. Попов уже давно высказал мысль, что большинство современных семейств произошло в результате межсемейственных (или даже «межпорядковых») скрещиваний,

можно ждать со стороны генетики, палеонтологии и только отчасти со стороны эволюционной морфологии. Но конкретизация проблемы — проследивание «глубоких корней» отдельных родов, семейств и порядков — в этом аспекте тоже имеет очень большое значение, и здесь анатомическое исследование должно сыграть свою роль.

В заключение хотелось бы остановиться еще на одной особенности, имеющей место в процессе эволюции древесины. Выше мы несколько раз отмечали, что в эволюции хвойных и покрытосеменных преобразование древесины отставало от преобразования генеративных органов и в обеих этих обширных группах растений имеются некоторые, очень немногочисленные формы, характеризующиеся при признаках организации цветка и семени данной группы древесиной более архаического типа. Это отставание в развитии древесины от развития органов плодonoшения может быть констатировано и у многих родов древесных двудольных. Довольно часто в общей массе видов данного рода, стоящих на определенном уровне специализации древесины, мы находим один или два вида, имеющих более примитивную структуру. Кроме ясеней, уже приводившихся нами как пример, можно указать на обширный род *Ficus*, среди многих видов которого, характеризующихся одним типом структуры, имеются отдельные виды, несущие признаки низкой специализации древесины. Случаи ускорения эволюции древесины, напротив, встречаются как будто относительно редко, и когда мы имеем, как в примере магнолий, ряд видов с более подвинутым строением, а ряд видов со строением относительно примитивным, то обе группы видов находятся примерно в равном соотношении. Насколько эта закономерность для эволюции древесины в пределах родов двудольных имеет общее значение, в настоящее время сказать трудно, но позволительно высказать предположение, что, как общее правило, эволюция репродуктивной системы идет впереди эволюции древесины и в какой-то степени ее обуславливает. Преимущества, получаемые в той или иной группе растений в связи с возникновением новообразований в таких биологически важных органах, как генеративные, в большинстве случаев, вероятно, должны дать толчок к мощному развитию индивидов новой группы, которые выходят за пределы ареала исходной формы и заселяют новые местообитания. Возникающие при этом новые требования среды являются стимулом для эволюционных преобразований древесины.

Выявляемые различия в строении древесины отдельных видов одного и того же рода очень часто ставят перед анатомом вопрос о точности родовых границ, как они установлены по данным внешней морфологии растений. Надо отметить, что громадное количество описаний строения древесины, выполненное за последние 70—80 лет исследователями почти всех стран мира, в основном показало, что признаки строения древесины

имевших место в результате «древних гибридационных процессов». Это же утверждение было им повторено относительно недавно в его «Очерке растительности и флоры Карпат» (1948). Абсолютная бездоказательность этого утверждения и отсутствие даже попытки истолковать генетически, в чем же заключались эти «древние гибридационные процессы», повидимому, привели к тому, что точка зрения М. Г. Попова в нашей литературе до сих пор не являлась предметом обсуждения. Действительно, как бы ни заманчивым казалось такое объяснение, позволяющее себе представить внезапное возникновение самых разнообразных типов цветков, семени, плода, древесины из нескольких (двух?) исходных типов, оно все же представляется совершенно фантастичным. Вряд ли возможно допустить, что эти «древние процессы» протекали только в далеком прошлом в силу каких-то — не только неизвестных, но и невообразимых — условий, ныне отсутствующих.

совпадают с теми признаками цветка, семени, плода и листьев, которыми руководствуются систематики при выделении видов, секций, родов, триби семейств. Этот результат — не только торжество систематики и доказательство точности методов ее работы, но, как мы подчеркнули в самом начале настоящей главы, также и доказательство систематического значения признаков строения древесины.

Однако в тех все же нередких случаях, когда данные анатомии древесины расходятся в той или иной степени с данными внешней морфологии, положение анатома может быть несколько затруднительным. Встречаются в литературе примеры, когда данные анатомии убедительно говорят о невозможности принять деление, предложенное систематиком. В этих случаях пересмотр вопроса систематиком, как правило, приводит к убеждению в правоте анатома. Наконец, очень часто у систематиков существуют две или более различных точек зрения на то или иное таксономическое подразделение группы или на ее родовую или видовую самостоятельность. При этом анатомические аргументы могут сыграть решающую роль, даже если противоположная точка зрения, основанная исключительно на признаках внешней морфологии, казалась более убедительной. Но в тех случаях, когда данные анатомии не стоят ни в какой связи с данными внешней морфологии, лучше воздержаться от попыток на этом основании изменять существующую систематическую номенклатуру. Дело здесь не только в соображениях удобства определения растений, весьма затруднительного, при пользовании микроскопическими признаками зрелой древесины, но и в тех теоретических предпосылках, которые указывают на основное значение изменений в признаках репродуктивных органов в приспособительной эволюции покрытосеменных.

Глава восьмая

ИССЛЕДОВАНИЕ ЖИЗНЕННОСТИ И ПАТОЛОГИИ ДРЕВЕСИНЫ

Жизненность трахеальных элементов

Согласно общепринятым представлениям, древесина в зрелых стволах составлена в основном из мертвых трахеальных элементов, среди которых в большем или меньшем количестве расположены паренхимные клетки лучей и древесной паренхимы, остающиеся жизнедеятельными в течение более или менее длительного срока, измеряемого в некоторых случаях многими десятилетиями. Эти представления, в общем соответствующие наблюдаемым в природе фактам, все же требуют некоторых коррективов. Как известно, древесина образуется в результате деятельности камбиальных клеток, откладывающих в центростремительном направлении все элементы этой ткани. Инициальные клетки камбия отличаются повышенной жизненной активностью, и эта ткань сохраняет способность к делению в течение десятилетий, столетий или даже тысячелетий (как в случае секвоедендрона). Цитологические явления, происходящие в веретенообразных инициальных клетках камбия, известны нам только в общих чертах и характеризуются некоторым своеобразием, отличающим их от процессов деления клеток других растительных меристем.

Цитофизиологии камбия, представляющей значительный интерес, посвящено довольно много работ. В последние годы интересные данные в этом направлении были собраны для некоторых хвойных пород канадским исследователем М. Бэннен (Banman, 1951). Однако, поскольку эти вопросы выходят за пределы тем, рассматриваемых в настоящей книге, мы ограничимся здесь самыми общими данными, необходимыми для понимания процессов, происходящих в молодых клетках древесины. Прежде всего укажем, что в веретеновидных инициальных клетках наблюдаются два типа клеточных делений: деления в тангентальной плоскости, приводящие к отчленению от камбия будущих элементов древесины (и луба), и деления в радиальной плоскости, приводящие к увеличению окружности камбиального кольца. Деления в тангентальной плоскости у голосеменных и у двудольных, несмотря на некоторые черты отличия, в общем происходят по одному типу. Характерная особенность этих делений заключается в том, что во время митоза полярная ось каждой из фигур делений (профазы, метафазы и ранней телофазы) чаще всего не располагается под прямым углом к длинной оси клетки, а устанавливается косо или даже вдоль длинной оси клеток. В результате возникающая перегородка в большинстве случаев сечет материнскую клетку по диагонали, так что две вновь образующиеся клетки только немногим короче материнской.

Выше, в главе четвертой, мы указывали на наблюдающиеся в древесине хвойных и двудольных различия между длиной камбиальных клеток и дифференцировавшихся из них волокон. Эти различия весьма существенны и могут быть объяснены лишь последующим удлинением молодой, только вычлененной камбием клетки волокна. Относительно этого удлинения до сих пор в литературе продолжают споры. Наиболее распространенная теория о так называемом «скользящем росте», разработанная в основном школой Бэйли и вошедшая в многие учебники, утверждает, что удлинение молодых волокон происходит путем скольжения одной клетки вдоль другой. Другая точка зрения рассматривает оболочки молодых клеток как весьма пластическое, полужидкое вещество, способное к значительному вытягиванию. Эта теория «симпластического роста» веретеновидных клеток камбия разрабатывалась школой английского анатома Пристли в Лидском университете и поддерживается некоторыми голландскими и румынскими учеными. Однако относительно недавно индийский ботаник Г. Маджумдар (Majumdar, 1941) показал, что оба эти предполагаемые способа удлинения клеток для древесины мало вероятны и не подтверждаются наблюдениями. Г. Маджумдар утверждает, что во всяком случае для высокоорганизованных двудольных надо признать наличие «интрузивного роста» клеточной оболочки молодых волокон, возникающего в результате локализованного роста в отдельных участках оболочки на концах камбиальных клеток или молодых волокон. Этот вопрос, до сих пор мало привлекавший внимание советских исследователей, все же разработан еще далеко не достаточно, хотя можно думать, что теория «интрузивного роста» наиболее отвечает наблюдаемым фактам.

Вычлененные камбием молодые клетки древесины, составляющие вместе с молодыми клетками луба так называемую «камбиальную зону», некоторое (обычно весьма короткое) время остаются тонкостенными и с более или менее богатым протоплазменным содержимым. Эти клетки, как и веретеновидные инициальные клетки, иногда бывают сильно вакуолизированы и протоплазма в них преимущественно расположена по стенкам. Образование вторичной оболочки в молодых трахеальных элементах представляет собой довольно сложный процесс, до сих пор исследованный весьма отрывочно. Выше, рассматривая с эволюционной точки зрения последовательное развитие различных типов утолщений трахеальных элементов, мы указывали на исследования В. Г. Александрова и К. Ю. Абесадзе, установивших, что первым типом утолщения в онтогенезе клетки является спиральное. Отложение слоев вторичного утолщения происходит, по видимому, во всех случаях не равномерно, а спиралями. Насколько можно судить по имеющимся данным, эти отложения секретируются протоплазмой, располагающейся в только что образованных клетках древесины в виде спиральных тяжей, соответствующих возникающим спиральным утолщениям. Первичные оболочки трахеальных элементов, только что отделившихся от инициальных клеток камбия, уже бывают неравномерно утолщены и более тонкие места в них (обозначаемые обычно как «поровые поля») соответствуют месту возникновения будущих пор вторичной оболочки. Первые наблюдения в этом отношении, насколько нам известно, принадлежат Диппелю (Dippel, 1860). Они были расширены и углублены В. Г. Александровым, иллюстрировавшим процесс образования пористой стенки (на примере сосудов инжира и шелковицы) прекрасными рисунками. К сожалению, цитологические явления, происходящие при этом в трахеальных клетках, исследованы

Александровым весьма поверхностно. Вообще эта область — изучение формирования клеточных оболочек элементов древесины, — лежащая на грани между анатомией и цитологией, до сих пор избегалась анатомами и цитологами. Исследования в этом направлении требуют очень тщательной фиксации и обработки материала по всем правилам цитологической микротехники, почему обычно и не проводятся анатомами древесины, привыкшими к относительно грубой технике своих работ.

Насколько можно судить по имеющимся данным, особенно сложные явления, происходящие при образовании окаймленной поры с торусом. В. Г. Александров и К. Ю. Абесадзе, изучившие этот процесс, указывают, что при этом в протоплазме возникают округлые тельца, хорошо окрашивающиеся сафранином и названные ими поэтому «хроматиновыми тельцами». Эти хроматиновые тельца прикрепляются к возникающим полосам спирального утолщения, и вокруг них впоследствии возникает торус. По мере слияний полос утолщения хроматиновые тельца постепенно уменьшаются в размерах и в конечном итоге исчезают.

Процессы образования вторичной оболочки происходят, несмотря на свою сложность, обычно очень быстро. В проростках и молодых побегах, как мы уже говорили, этот процесс у элементов прото- и метаксилемы обрывается на определенных стадиях развития, и трахеиды или сосуды сохраняются в центральных участках оси растения с уже неизменяющимися утолщениями, показывающими различные этапы образования сплошной вторичной оболочки. Эти промежуточные стадии обычно лучше выражены в побегах с замедленным ростом, особенно на плодущих побегах — брахибластах. В зрелых стволах и ветках, в молодых элементах, отложенных камбием, образование вторичного утолщения происходит, повидимому, очень быстро, почему детали этого процесса обычно ускользают от внимания исследователей, не занимающихся специально изучением этого вопроса.

Процесс одревеснения вторичной оболочки не всегда совпадает по времени с ее отложением. Имеющиеся данные (Москалева, 1951б) показывают, что в первое время после образования вторичная оболочка не дает характерных реакций на одревеснение (например флороглюцин с соляной кислотой, окрашивающий одревесневшие оболочки в красный цвет). Во всяком случае у некоторых растений, например сосны, только что отложившиеся слои оболочки трахеальных элементов не дают реакции и на целлюлозу, но показывают характерные реакции на пектин.¹ Процесс превращения пектиновых оболочек в одревесневшие происходит очень быстро, так как обычно не удается заметить каких-либо переходов в окраске под действием флороглюцина или ее ослабления, и яркокрасные оболочки непосредственно соседствуют с вовсе неокрашенными оболочками. Тем не менее этот процесс одревеснения не обязательно происходит во всей клетке в целом. Так, В. Е. Москалева наблюдала, что в некоторых трахеидах молодых побегов сосны половина оболочки, обращенная к камбию, не окрашивалась от действия флороглюцина с соляной кислотой, в то время как другая половина приобретала от реактива красный цвет.

Образование вторичной оболочки трахеальных элементов происходит в результате активных внутриклеточных процессов, осуществляемых

¹ Например реакция Дево: срезы помещаются в раствор сернокислого железа, промываются сначала дистиллированной, а затем подкисленной (2-процентным раствором уксусной кислоты) водой и опускаются на короткий срок в железосинеродистый калий. Оболочки, содержащие пектины, окрашиваются при этом в синий цвет.

живой протоплазмой. Однако, как показывают некоторые данные, с завершением процесса отложения вторичной оболочки вовсе не наступает немедленная смерть трахеальной клетки. Относительно недавно Е. С. Цветкова (1948) провела интересные наблюдения в этом направлении. По ее данным, у сосны многие трахеиды последнего годичного кольца в течение нескольких месяцев остаются живыми и сохраняют плазменное содержимое (выявляемое в ее опытах окраской срезов 0.5-процентным раствором эозина, оставляющим оболочки бесцветными, но окрашивающим плазму и ядра в яркий розовый цвет). Подсчеты процента живых трахеид в формирующемся годичном слое сосны приведены в табл. 19.

ТАБЛИЦА 19

Процент живых трахеид в формирующемся годичном кольце сосны

(По Цветковой, 1948)

№ пробы	Дата взятия пробы (1943 г.)	Ширина годичного слоя		Ширина слоя с живыми трахеидами			Процент живых трахеид
		в мм	в числе трахеид (в радиальном ряду)	в мм	в числе трахеид (в радиальном ряду, считая от камбия)	в процентах от всей ширины слоя	
1	30 мая	1.32	30	0.90	20	68.1	59.0
2	20 июня	0.99	—	0.33	—	33.0	57.0
3	1 июля	1.92	50	0.79	20	41.11	55.0
4	25 июля	2.53	70	0.55	40	21.70	51.0
5	11 августа	3.11	80	0.82	40	26.30	44.0
6	8 сентября	3.54	110	0.91	50	25.70	43.0
7	1 октября	3.40	110	0.18	30	5.30	11.8

Примечание. Проба № 2 взята с другого дерева, чем все остальные пробы.

Данные табл. 19 показывают, что в среднем у сосны срок жизни одной трахеиды редко превышает два-три месяца, после чего трахеида отмирает. Наблюдения, произведенные в конце декабря (на Урале), показали наличие только единичных живых трахеид. Утолщение сплошных клеточных оболочек, уже приобретших свои основные черты (в смысле размера и числа пор), продолжается довольно долго, до одного месяца и более, после чего средняя толщина клеточных оболочек уже не изменяется.

Методика Е. С. Цветковой очень проста, что в некоторых отношениях является безусловным преимуществом, так как значительно расширяет круг объектов исследования. Однако более тонкие цитологические методы фиксации и окраски препаратов, возможно, увеличили бы число трахеид с неразрушенным плазменным содержимым. Во всяком случае, как об этом будет идти речь ниже, есть основания полагать, что встречаемость живых трахеид не ограничивается только последним (для данного года) годичным слоем.

Указания на наличие живых трахеид, волокон и даже сосудов встречаются также и в работах старых авторов. А. Фишер был, повидимому, первым, отметившим периодически накапливающийся и исчезающий крахмал в сосудах черешков подорожника. Эти наблюдения, сделанные в двух его работах (Fischer, 1882, 1885), безусловно заслуживают большого внимания, так как членики сосуда уже не представляют собой клетку

в строгом смысле слова и протоплазма в них должна вести в какой-то мере внеклеточное существование.¹ Более обстоятельные исследования в этом направлении провел Т. Ланге (Lange, 1891), который также пришел к выводу, что у многих растений в трахеальных элементах (как сосудах, так и трахеидах) протоплазма сохраняется живой очень длительное время. Фрицш в своей диссертации (Fritzche, 1910) указал, что трахеальные элементы древесины в среднем живут до 8 недель. Наконец, Лакон (Lakon, 1911) в древесине некоторых хвойных (*Picea abies*, *Pinus sylvestris* и *P. strobus*) отметил периодическое появление в окаймленных порах летом крахмала, переходящего зимой в капли масла. Эти превращения пластических веществ наблюдались в отдельных случаях еще до пятого годичного кольца. На основании своих данных Лакон пришел к выводу, что в окаймленных порах протоплазма, исчезающая в полости клетки, сохраняется особенно долго и способна накапливать и расходовать пластические вещества.

Отдельные указания на наличие крахмала, масла или иных пластических веществ в полостях трахеальных элементов делались различными авторами довольно часто. Более подробно на этом вопросе остановился бразильский анатом Ф. Миланец в своей работе, посвященной анатомии древесины *Calycophyllum spuceanum* (Milanez, 1936). У этого растения автор установил в волокнах наличие лейкопластов, активно накапливающих крахмал. Однако он не указывает, в каких годичных кольцах (считая от периферии) наблюдались эти образования.

К сожалению, эти наблюдения не были расширены и проверены, и упомянутая выше работа Е. С. Цветковой является в этом отношении удачным исключением. Между тем совершенно очевидно, что жизнедеятельность протопласта в трахеальных элементах представляет значительный интерес не только для понимания особенностей в образовании их вторичной оболочки, но и для решения многих других вопросов, связанных с физиологией древесных растений, — накоплением и расходом ими пластических веществ, их сравнительной засухо- и морозостойчивостью, уяснением особенностей в водопроведении и т. д. Дальнейшие работы в этом направлении весьма желательны.

Достоверные указания на наличие живых трахеальных элементов в более старой (чем 5—6 лет) древесине отсутствуют, и можно полагать, что в глубоких слоях (независимо от того, будет ли древесная порода заболонной, спелодревесной или ядровой) все трахеальные элементы представлены уже мертвыми клетками, лишенными живого протопласта. В этом отношении обычные наблюдения о скоплении в порах между сосудами и лучами или древесной паренхимой различного рода преимущественно буроокрашенных веществ не должны быть трактуемы как свидетельство жизнедеятельности сосудов. Эти вещества, появляющиеся в порах сосудов главным образом в связи с процессами ядрообразования и раневой реакции (см. об этом в следующих разделах настоящей главы), обязаны своим возникновением деятельности паренхимных тканей древесины.

Жизненность паренхимных элементов

Вычленение паренхимных элементов древесины камбием происходит двумя типами инициальных клеток: лучевые инициальные клетки образуют лучи, веретеновидные — клетки древесной паренхимы. Особенности

¹ На это обстоятельство, анализируя работу Фишера, В. Г. Александров обратил внимание еще в 1925 г.

происходящих при этом цитологических явлений известны нам хуже, чем особенности клеточных делений, приводящих к образованию трахеальных элементов. Имеющиеся данные, однако, указывают, что митозы в лучевых инициальных клетках близки по типу к митозам первичных меристем, состоящим из изодиаметрических клеток. Веретенновидные инициальные клетки, дающие начало клеткам тяжелой или веретенновидной древесной паренхимы, повидимому, делятся так же, как и клетки, образующие трахеальные элементы. Однако в их дальнейшей судьбе в большинстве случаев имеется резкое отличие, поскольку будущий паренхимный тяж или паренхимная клетка не испытывают тех значительных удлинений, которые характерны для клеток, превращающихся в древесное волокно. Как мы указывали, это соответствие длины тяжа древесной паренхимы длине камбиальных клеток достоверно констатировано для многих двудольных и может рассматриваться как некоторое общее правило. Знает ли это правило исключения, установить в настоящее время трудно. Во многих случаях веретенновидная паренхима по своим размерам также не превышает клетки камбия, но остается неясным, насколько это верно для всех древесных растений. Некоторые тяжи камерных кристаллоносных клеток, встречающиеся у тропических пород, длиной заметно превышают обычные тяжи древесной паренхимы и приближаются по этому признаку к волокнистым элементам. Это обстоятельство даже дало повод некоторым исследователям рассматривать такие кристаллоносные тяжи как особый элемент, связанный в своем происхождении с волокнами, а не с древесной паренхимой. Такое заключение в настоящее время не может считаться достаточно обоснованным, так как имеющиеся данные не позволяют утверждать, что отсутствие удлинения при вычлениении из камбия является необходимым признаком для клеток древесной паренхимы.

Отложение вторичной оболочки в клетках лучей и паренхимы ни на одном объекте не было прослежено с достаточной подробностью, но можно предположить, что в этом процессе между ними и трахеальными элементами имеются существенные различия, связанные с различиями в типах пор. Степень одревеснения оболочек, открываемая обычными в растительной микрохимии окрасками и реакциями, как правило, оказывается одинаковой у волокнистых элементов и клеток древесной паренхимы. Оболочки клеток лучей, напротив, часто даже при обычной окраске сафранином, показывают иную (большей частью желтоватую) окраску, отличающую их от оболочек продольно вытянутых элементов. Химические анализы лучей (см. об этом в главе десятой) также указывают на отличие в составе их оболочек.

Как клетки лучей, так и клетки древесной паренхимы после завершения процесса образования вторичной оболочки остаются живыми и показывают все признаки интенсивной жизнедеятельности, главным образом в области накопления и превращения пластических (запасных) веществ. Прямые определения дыхания, произведенные Капеллетти (Capelletti, 1934), у некоторых пород показали довольно удовлетворительные соответствия между количеством паренхимы в древесине и интенсивностью дыхания. Эта жизнедеятельность, особенно у заболонных пород, может продолжаться очень долго. Страсбургер в свое время констатировал у бука накопление и растворение крахмала в клетках древесной паренхимы, находящихся в восьмидесятом (считая от периферии) годичном кольце. Этот возраст, надо полагать, не является предельным и в тех древесных породах, где возникновение ядра не ограничивает жизнедеятельности

паренхимных клеток. Последние могут функционировать очень долго. Имеются многочисленные наблюдения, показывающие, что клетки лучей живут дольше, чем клетки древесной паренхимы. Эти наблюдения также основаны на фактах более быстрого прекращения накопления и расходования крахмала в древесной паренхиме по сравнению с лучами. Как показали в свое время на примере бука Уршпрунг и Блюм (Ursprung u. Blume, 1916), при прочих равных условиях клетки древесной паренхимы имеют более высокое осмотическое давление по сравнению с клетками лучей (соответственно 0.983 и 0.938, в молях KNO_3 на 1 л раствора). Так как обычно осмотическое давление паренхимы увеличивается в старых слоях древесины, а также в процессе раневой реакции, то можно полагать, что большие величины осмотического давления у клеток древесной паренхимы свидетельствуют о более быстро идущих у них процессах старения. Опытов с плазмолизом клеток лучей и древесной паренхимы, несмотря на простоту методики, в литературе описано очень мало (Кну, 1909; Ursprung u. Blume, 1916; Яценко-Хмелевский, 1937). Поэтому имеющиеся данные весьма отрывочны и относятся к очень небольшому числу древесных пород.

Паренхима в древесине, во всяком случае в молодых побегах, способна к регенерации в меристему (Simon, 1908). Как долго сохраняется у них эта способность, сказать трудно. Известный специалист по культуре растительных тканей Уайт, книга которого недавно была переведена на русский язык (1949), высказывает предположение, что паренхимные ткани, выделенные из древесины, могут быть культивированы *in vitro*. Насколько нам известно, опытов в этом направлении не производилось, хотя они могли бы представить определенный интерес.

Тот факт, что в паренхимных клетках древесины содержатся запасные вещества, отлагаемые в течение вегетационного периода, с тем чтобы быть использованными весной как материал для построения новых частей растения, был известен давно. Впервые О. В. Баранецкий (1883) и А. С. Гребницкий (1883, 1884) установили, что запасные вещества в древесине могут откладываться как в виде крахмала, так и в виде масла. Последующими наблюдениями установлено, что во многих случаях эти различия вполне характерны для определенных древесных пород. На этом основании некоторые лесоводы даже предлагали разделять все древесные породы на две категории: «масляные» и «крахмалистые» в зависимости от того, какое вещество откладывается у них в древесине. Проверка этих отличий на древесине европейских и североамериканских древесных пород показала, что, как правило, древесные породы с твердой древесиной накапливают крахмал, а древесные породы с мягкой древесиной — масло. Эта связь не случайна, так как было установлено, что крахмал преимущественно отлагается в клетках с толстыми одревесневшими оболочками, более или менее удаленными от сосудов, в то время как масло образуется главным образом в тонкостенных клетках, соприкасающихся с сосудами. В этом, впрочем, имеются многочисленные исключения. Например, и мягкие и твердые сосны преимущественно накапливают масло, а такие относительно мягкодревесные породы, как платан, магнолия, тюльпанное дерево и айлант, в основном содержат в древесной паренхиме крахмал. Также приблизительно и другие устанавливавшиеся связи, например, что рассеяннососудистые древесные растения накапливают масло, а кольцесосудистые содержат крахмал или что породы с узкими годичными кольцами в основном образуют масло, породы же с широкими кольцами — крахмал. Однако некоторая связь между условиями обводнения клеток и различиями

в запасных веществах бесспорно имеется, причем в сильно обводняемых клетках в основном отлагается масло. На это указывает наблюдающееся почти у всех пород присутствие во время «масляного максимума» (в середине зимы) более или менее значительного количества капель масла в паренхимных клетках, непосредственно прилегающих к сосуду.

Весной запасные вещества древесины переходят в сахар, который вместе с транспирационным током поднимается вверх. Однако сахар может присутствовать в древесине и летом. Некоторые породы (например березы, ольхи, лещины) в это время богаты сахаром, в других (грецкий орех, ясень), напротив, его почти совершенно нет. Айлант, акация белая, бузина черная и, вероятно, многие породы занимают в этом отношении промежуточное положение.

Так же как и сахар, крахмал в древесине подвержен многочисленным превращениям. В связи с этим различают два типа крахмала: транзиторный (или транзитный, т. е. переходный) и запасный. Транзиторный крахмал способен к превращениям в сахар, масло и другие вещества или же является крахмалом на первых стадиях этого превращения. Запасный крахмал — более стойкая форма, сохраняющаяся в этом виде неделями, месяцами или даже годами. Обе формы крахмала, естественно, переходят одна в другую. Различие между этими двумя типами крахмала прежде всего выявляется от обычного реактива на крахмал — раствора иода в иодистом кали: запасный крахмал красится в интенсивно синий или темнофиолетовый цвет, в то время как транзиторный обычно в голубой или даже красноватый цвет (что, вероятно, указывает на его близость к декстринам). Очень часто обе формы крахмала отличаются между собой размером и конфигурацией зерен, причем большей частью запасный крахмал представлен крупными зернами, а транзиторный состоит из мелких зернышек или сложных зерен более или менее неправильных очертаний.

В течение года в древесине пород умеренных широт наблюдаются периодическое накопление и исчезновение крахмала. А. Фишер (Fischer, 1890) для «масляных» пород установил 8 фаз динамики крахмала для климатических условий средней Германии: 1) максимум крахмала осенью — с опадания листьев до конца октября или начала ноября; 2) растворение крахмала поздней осенью — конец октября или начало ноября; 3) минимум крахмала зимой — декабрь, январь, февраль [то, что А. С. Тимофеев (1923) называл «зимний масляный максимум»]; 4) регенерация крахмала весной — с начала марта до начала апреля; 5) максимум крахмала весной — апрель; 6) растворение крахмала весной — начало мая; 7) минимум крахмала весной — с середины и до конца мая; 8) накопление крахмала летом — с конца мая до опадания листьев.

У «крахмалистых» пород, по данным А. Фишера, динамика крахмала значительно проще, и от осеннего максимума до начала мая крахмал почти никаких изменений не претерпевает («зимний крахмальный максимум»). Последующими наблюдениями многих авторов (Сурож, 1900; Перетолчин, 1904; Александров и Макаревская, 1926а, 1926б; Тимофеев, 1923; Приходько, 1927; Шанидзе и Кезели, 1933; Поплавский, 1950, и некоторые другие) в схемы А. Фишера было внесено много дополнений и изменений. Было установлено, что динамика запасных (пластических) веществ древесины в значительной мере зависит от вида (или, в случае плодовых деревьев, даже сорта) древесного растения, а также тесно связана с метеорологическими условиями года и общим состоянием растения. Было выяснено также, что кроме крахмала, масла и глюкозы, в паренхимных клетках древесины могут накапливаться и другие вещества неопре-

деленного химического состава (Приходько называл их «маслообразным веществом»), часто дающие реакцию на дубильные вещества (например побурение или посинение от хлорного железа), но периодически появляющиеся и исчезающие в древесине и, следовательно, ведущие себя как запасные вещества и несомненно генетически связанные с крахмалом.

Весьма интересны наблюдения, сделанные в последнее время С. Я. Соколовым (1953) о присутствии хлорофилловых зерен в клетках лучей молодых ветвей многих пород. Вообще представления о роли хлорофилла в растениях в последнее время значительно расширяются.

В этих процессах накопления и исчезновения тех или иных пластических веществ различные клетки лучей и древесной паренхимы часто ведут себя различно. Соответствующим наблюдениям в этом направлении мы обязаны болгарскому исследователю Николову (Nicoloff, 1911) и советским ученым А. С. Тимофееву (1923) и С. А. Туманян (1952).

По данным этих авторов, в лучах между различными типами клеток наблюдаются и существенные различия в выполняемых ими функциях. Таким образом, в лучах можно различать три типа клеток, отличающихся друг от друга физиологически и иногда структурно. К первому типу клеток, названных С. А. Туманян «передаточными», относятся клетки, соприкасающиеся с сосудами и сообщающиеся с ними порами. Эти клетки в основном служат местом энергичных превращений веществ, накопленных в лучах, а также получения и передачи этих веществ от сосудов и в сосуды. Эти клетки, как правило, не накапливают крахмала и лишены его (или содержат в относительно небольших количествах) даже в моменты крахмального максимума. Далеко не все периферийные клетки луча топографически прилегают к сосудам, связаны с ними порами и, следовательно, находятся с ними в непосредственной физиологической связи. В гетерогенных лучах связь с сосудами обычно осуществляется прилегающими к ним стоячими клетками, почти всегда снабженными многочисленными порами (у старых немецких авторов эти клетки обычно обозначались как «решетчатые клетки»), в то время как у периферийных лежащих клеток поры с сосудами часто могут совершенно отсутствовать. В гомогенных лучах «передаточными» будут, очевидно, периферийные клетки, соприкасающиеся с сосудами и сообщающиеся с ними порами. Наличие такой дифференциации в гомогенных лучах грецкого ореха хорошо показал А. С. Тимофеев (1923).

Ко второму типу клеток лучей относятся стоячие клетки, прилегающие в волокнистым элементам или к другим клеткам лучей. Это в основном функционально запасающие клетки, во многом аналогичные клеткам древесной паренхимы. Исчезновение крахмала в них, в момент его весеннего растворения, происходит позднее исчезновения крахмала из лежащих клеток и одновременно с исчезновением его из клеток древесной паренхимы. Такие клетки были названы С. А. Туманян «запасающими» клетками. В гомогенных лучах «запасающие» клетки могут структурно не отличаться от клеток третьего типа, — по Туманян, «передвигающих», т. е. клеток, физиологически не связанных с сосудами и либо прилегающих к волокнам или сосудам, но не связанных с ними порами, либо, наконец, находящихся в центральных участках многорядных лучей и прилегающих только к другим клеткам луча. Как показал Николов (Nicoloff, 1911), в древесинах с гетерогенными лучами в таких клетках крахмал накапливается позднее, чем в древесной паренхиме и в «запасающих» клетках лучей, и растворяется раньше. Эти различия позволяют предположить, что основная функция этих клеток — проведение пласти-

ческих веществ от коры к центру ствола. Безусловно, эти клетки выполняют также роль хранилища запасных веществ, но она должна быть у них лишь дополнительной к основной функции передвижения. У лучей, где стоячие клетки отсутствуют или очень слабо выражены, различия между «запасающими» и «передвигающими» клетками могут выявиться только физиологическим анализом. Во всяком случае для некоторых древесных пород эти различия действительно существуют.

Функциональные отличия между различными типами клеток лучей оказываются и на различиях в осмотическом давлении в них. Как показал еще Л. Кни (Кпу, 1909), в гетерогенных лучах ив и конского каштана наибольшим осмотическим давлением отличаются стоячие клетки, сообщающиеся с сосудами (т. е. «передаточные»), наименьшим — стоячие, не связанные с сосудами (запасающие), а среднее положение занимают лежащие (у этих пород — «передвигающие») клетки.

В древесной паренхиме значительные отличия в накоплении и расходовании веществ могут быть выявлены между клетками, соприкасающимися с сосудами, и клетками, разбросанными в толще волокон.¹ В древесине с апотрахеальным или скуднопаратрахеальным расположением паренхимы эти различия в некоторой мере сглаживаются, хотя и в этих случаях как процессы появления, так и процессы исчезновения крахмала происходят около сосудов раньше, чем в паренхиме, с ними не связанной. В тех же случаях, когда в древесине имеется более или менее обильная вазикентричная паренхима, образующая обкладку около сосудов, эти отличия вполне отчетливы. Как показал А. С. Тимофеев (1923), динамика накопления крахмала и масла в клетках обкладки резко отличается от динамики накопления этих веществ в остальной паренхиме и вполне аналогична поведению «передаточных» клеток лучей.

Все процессы накопления и растворения веществ в клетках древесной паренхимы и лучей осуществляются ими в весьма специфических условиях влажности, давления и газового режима. Это обстоятельство весьма важно и его необходимо учитывать. Многочисленные исследования показали, что внутри стволов деревьев и кустарников создается особый газовый режим, значительно отличающийся от режима атмосферного воздуха. Как правило, в древесине растущего дерева всегда имеется большое количество углекислоты. Для дуба (*Quercus agrifolia*) было найдено, что количество углекислоты в его древесине в 90 раз превышает содержание ее в воздухе. Еще более значительные цифры были установлены для древесины сосны, где CO_2 в 200 раз больше, чем в атмосфере, и для грецкого ореха, где эта цифра достигает 600. Давление газа в стволах обычно несколько меньше атмосферного, хотя оно подвержено значительным колебаниям в течение года, и у древесных пород с опадающей листвой в конце вегетации иногда газы испытывают положительные давления, превышающие одну атмосферу. Рассмотрение этого вопроса не входит в нашу задачу, но при анатомическом исследовании жизненности древесины надо иметь в виду, что внутренняя среда, в которой происходит жизнедеятельность паренхимных клеток древесины, отличается от внешней среды рядом весьма важных особенностей.²

¹ Но на каком-то уровне тяж древесной паренхимы соприкасается с лучом или с другим тяжем древесной паренхимы. То, что паренхима в древесине представляет собой единую связанную систему («сеть») вертикально и горизонтально расположенных рядов клеток, известно давно, и, повидимому, это представление соответствует действительности.

² Высшие растения отличаются от высших животных значительно менее отчетливо выраженной «внутренней средой». Но то постоянство внутренней среды (*la ji-*

Исследование паренхимных тканей в древесине может оказаться очень важным для решения весьма многих вопросов прикладного и теоретического характера. Вопросы урожайности, зимостойкости и засухоустойчивости древесных растений (как плодовых, так и акклиматизируемых или дикорастущих лесных пород) требуют знания процессов отложения в стволах запасных веществ и их превращений.

Имеются указания (Шишкин, 1932), к сожалению, не проверенные в дальнейшем, что, например, для сортов яблони существует довольно строгая корреляция между количеством лучей и степенью зимостойкости деревьев. Так, по данным этого автора, у сорта Антоновка обыкновенная с высокой морозостойкостью (балл 5) лучей на 1 мм² приходится 28, а у мало устойчивых сортов Боровинка (балл 3), Черное дерево (балл 2) и Репка (балл 1) лучей соответственно 48, 50 и 53.

Разумеется, эти вопросы режима пластических веществ древесины не обязательно должны решаться анатомическим методом. Биохимия и физиология растений располагают весьма точными способами определения количества крахмала, сахара и т. д., к которым обычно и прибегают исследователи, когда ищут ответа на указанные выше вопросы. Методы макробиохимических определений имеют одно преимущество: они дают точные результаты, выраженные «мерой и весом» и, следовательно, могут быть сравниваемы между собой. Эти преимущества и обуславливают, вероятно, значительное распространение в исследовательской практике таких методов. Отнюдь не предлагая заменить исследование в колбе исследованием под микроскопом, мы все же считаем нужным указать и на некоторые важные особенности методов физиологической анатомии древесины, которые позволяют их рекомендовать параллельно или взамен обычных биохимических приемов. Любое биохимическое определение требует более или менее значительного количества материала, и с уменьшением навески всегда падает точность получаемых результатов. Поэтому строгая локализация явлений, происходящих в тех или иных тканях растений, этими методами выявлена быть не может или же дается в очень грубой форме. В противоположность этому исследование под микроскопом позволяет вопросы локализации тех или иных процессов накопления или расхода веществ решать большей частью с исчерпывающей точностью. Кроме того, под микроскопом можно установить самые первые стадии тех или иных превращений, часто задолго до того, как они станут доступными для весов аналитика. Это реальные преимущества и пренебрегать ими не следует. Конечно, надо учитывать и отрицательные особенности метода микроскопического исследования в физиологии. К этим недостаткам относится, в частности, как раз и большая детализация явлений, происходящих в поле зрения под микроскопом. Легко потеряться в массе подробностей и не ухватить главного, что рельефно выявится при химическом анализе материала, всегда содержащего сотни тысяч или миллионы паренхимных клеток. С другой стороны, получение при обычных биохимических методах цифр (как бы ни ставить под сомнение их точность) позволяет производить с ними обычные арифметические операции (выведение средних, стандартных отклонений и т. д.).

Поэтому при решении вставшей перед исследователем определенной задачи нужно тщательно продумать вопрос, прежде чем остановиться на том или ином методе. Все же при достаточно внимательной работе можно

xité du milieu intérieur), которое, по мнению Клода Бернара, является у животных необходимым условием «свободной жизни», все же существует и у растений. На эту сторону их физиологии обычно обращали очень мало внимания.

избегать многих отрицательных особенностей анатомического метода и получить результаты, почти одинаковые по точности с данными химических определений, но всегда превосходящие их по гистологической конкретности. Микрохимическим реакциям, употребляемым в практике работ по физиологической анатомии, посвящено краткое пособие Джапаридзе (1953) и большая сводка Тунмана и Розенталера (Tunmann u. Rosentha'ler, 1930).

Одним из наиболее сложных вопросов, встающих перед исследователем, изучающим режим пластических веществ в древесине, является способ количественного учета того или иного вещества в клетках древесины. Относительно недавно К. М. Поплавским (1950) был предложен для этой цели следующий простой метод: на поперечном срезе, при увеличениях порядка 600, сначала определяется в поле зрения микроскопа отношение количества клеток, содержащих крахмал, к общему количеству протоплазматических клеток исследуемой ткани, а затем среднее заполнение клеток крахмалом. Произведение этих величин, выраженное в процентах, служит показателем содержания крахмала в поле зрения микроскопа. К. М. Поплавский с каждого объекта использовал 4 среза и производил подсчет в 4 местах каждого среза, т. е. имел всего 16 подсчетов, средний из которых принимался за показатель содержания крахмала в данной ткани. В последнее время Н. Ф. Григорян (1952) разработала пятибалльную шкалу для оценки содержания крахмала:

- 0 — отсутствует;
- 1 — очень мало (крахмал встречается только в некоторых паренхимных клетках в виде отдельных зерен или небольших скоплений);
- 2 — мало (крахмал встречается во всех или в большинстве клеток, занимая до одной трети сечения полости клетки);
- 3 — средне (крахмал встречается во всех или в большинстве клеток, занимая от одной трети до половины сечения клетки);
- 4 — много (крахмал встречается во всех или в большинстве клеток, занимая от половины до трех четвертей сечения клетки);
- 5 — очень много (все или большинство клеток целиком заполнены крахмалом).

Эта шкала позволяет выражать количество крахмала (или любого другого пластического вещества) либо словесными обозначениями, имеющими более или менее точный смысл, либо в цифрах (баллах), причем эти последние при необходимости также могут подвергаться любым арифметическим операциям.

Каждый из этих двух методов определения количества пластических веществ (при необходимости так или иначе модифицированный) может быть использован работающим. Если исследование ставит себе целью определение абсолютного количества крахмала или иного вещества в древесине, оба метода не могут быть применены, если только специальными параллельными определениями не будет установлено, какому весовому проценту (или баллу) соответствует тот или иной балл (или процент), установленный анатомически. Но и при этом такое параллельное определение может иметь значение только для одного конкретного объекта и в других случаях может привести к ошибкам. Однако для сравнительных целей и для установления тех или иных закономерностей методы визуального определения крахмала очень ценны и могут широко использоваться.

При любых исследованиях такого рода необходимы некоторые меры предосторожности, чтобы не сделать грубых ошибок. Срезы должны быть

примерно одинаковой толщины (иначе взамен одного слоя клеток можно увидеть два), материал должен быть тщательно фиксирован в соответствии с указаниями, данными в главе второй, срезы следует делать из строго однородных участков ствола или ветки, необходимо учитывать различия в функциях у отдельных клеток лучей и паренхимы и т. д.

Раневая реакция и образование тилл

Как мы указывали в предыдущем разделе, жизнедеятельность клеток древесины протекает в строго специфических условиях среды, именно в условиях высокой влажности (насыщенности водой всех клеточных оболочек и заполненности капельно-жидкой влагой всех или, во всяком случае, большинства полостей трахеальных элементов), значительно повышенного по сравнению с наружным воздухом содержания углекислоты в газе, имеющемся в межклетниках и растворенном в пасоке, и пониженного большую часть года по сравнению с атмосферным давлением. Всякое нарушение этих условий приводит к прекращению нормального цикла жизнедеятельности паренхимных (и, вероятно, живых трахеальных) клеток древесины и вызывает в этих последних определенные, большей частью необратимые изменения, обычно обозначаемые термином «раневая реакция». Такое название эти процессы носят потому, что в очень многих случаях эти явления имели место как следствие нанесения стволам или ветвям деревьев механических повреждений. Но и в тех случаях, когда внутренние условия в стволах или стеблях начинают отклоняться от нормы, мы обычно наблюдаем те же процессы, которые выражены с той или иной степенью интенсивности и характерны для типических случаев раневой реакции.

Многие авторы под влиянием идей, развиваемых в свое время немецким физиологом и анатомом Габерландтом, возникновение раневой реакции (или, как ее иногда называли, «реакция на раневое раздражение» — Wundreizreaction) ставили в связь с появлением в месте поранения особых «раневых гормонов», распространение которых по тканям, прилегающим к ране, обуславливает происходящие в них изменения. Не вдаваясь в обсуждение этой теории, укажем только, что для явлений раневой реакции в древесине нет необходимости в допущении действия каких-либо специфических «раневых гормонов». В качестве «раздражителей» здесь вполне достаточно принять действие физических факторов: повышенного содержания кислорода (из воздуха) и падение влажности тканей. В пользу этой точки зрения говорит значительное сходство явлений, происходящих в заболони при поранениях и в центральных участках ствола (как у заболонных пород, так и особенно при образовании спелой древесины), о чем мы скажем несколько ниже. В центральных участках ствола также имеет место повышение содержания кислорода и уменьшение влажности, обычно происходящее с гораздо меньшей интенсивностью, чем при механических повреждениях заболони. Возникающие при этом процессы, несравненно менее интенсивные, чем при поранениях, все же имеют ту же направленность, что и раневая реакция. Между тем, как правило, никаких раневых явлений при этом не происходит, и, следовательно, нет оснований допускать здесь наличие «раневых раздражителей». Представление о «гормонах старения», выдвинутое Габерландтом, слишком искусственно.

В природе почти всякое поранение древесины приводит к поселению на обнаженном участке спор грибов, обычно очень быстро прорастающих

и внедряющихся в древесину. Вполне возможно и поселение здесь бактерий, хотя вопрос о бактериальных поражениях древесины еще очень мало исследован. Процессы, происходящие при внедрении гиф гриба в древесину, протекают обычно в значительно более бурной форме, чем раневая реакция, накладываются на нее и очень часто ее совершенно маскируют. Поэтому для изучения раневой реакции в более или менее чистом виде всегда необходимы некоторые меры предосторожности (в смысле стерильности образцов и сред). Проведенными исследованиями было показано, что в образцах древесины, выколотых из растущих деревьев и перенесенных в соответствующие лабораторные условия, препятствующие как заражению древесины грибами и бактериями, так и ее быстрому высыханию, происходят определенные процессы превращения пластических веществ. Эти превращения по своей локализации в паренхимных клетках различных типов во многом аналогичны некоторым процессам, протекающим в паренхиме в течение ее нормальной жизнедеятельности. Как и в этих случаях, первые признаки начавшегося превращения крахмала наблюдаются в клетках лучей и древесной паренхимы, соприкасающихся с сосудами, и только затем отмечаются в центральных клетках лучей и в древесной паренхиме, окруженной волокнами. При этом крахмал начинает давать все менее и менее интенсивную окраску от иода в иодистом кали, зерна крахмала набухают, теряют свои правильные очертания и постепенно сливаются в более или менее аморфные массы, иногда сохраняющие еще некоторое время очертания отдельных зерен. На этой стадии обычно окраска от раствора иода в иодистом кали уже не проявляется вовсе, хотя нередки случаи, когда в такой аморфной массе, в целом желтеющей от иода, отдельные зерна еще показывают слабосиреневую окраску.

В процессе раневой реакции наблюдается также и увеличение осмотического давления в клетках. В одной из серий экспериментов по этому вопросу плазмоллиз в момент валки дерева вызывался 3-процентным раствором калийной селитры, а после 90 дней пребывания куска древесины в колбе — 10-процентным раствором. Интенсивность процесса раневой реакции увеличивается с повышением температуры и снижается при низких температурах.

Цвет образующихся аморфных масс на первых стадиях процесса раневой реакции желтый или зеленоватый. Это вещество у различных пород ведет себя различно. Так, в древесине бука оно не растворяется в горячей воде, эфире, спирте, едком кали, сернистой и азотной кислотах; при нагревании препарата с азотной кислотой исчезает почти полностью; не дает окраски с флороглюцином и суданом; хорошо красится от сафранина в красный цвет и иногда показывает некоторое побурение от хлорного железа, что указывает на содержание в нем дубильных веществ. У ивы это вещество почти не окрашивается от сафранина, но окрашивается метиловой зеленью, у фисташника (*Pistacia mutica*) от сафранина окрашивается в оранжевый цвет и дает интенсивную окраску при действии хлорного железа. Это же вещество у многих *Amygdalaceae* (по старым данным, может быть заслуживающим проверки) дает с флороглюцином и соляной кислотой красную окраску, характерную для одревесневших оболочек. Постепенно массы аморфного вещества расплываются, занимают всю полость клетки луча или паренхимы и начинают принимать бурую окраску. На этой стадии обычно замечается появление буро-окрашенных веществ также и в камерах пор между сосудами и паренхимой, в полостях самих сосудов (и сосудистых трахеид) и камерах пор межсосудистой поровости.

Появление бурой окраски у аморфных масс, на первой стадии своего образования всегда более или менее светлоокрашенных, по всей вероятности связано с наступающим умиранием клетки. Как известно, нормально, в неповрежденных тканях растений, дыхание происходит за счет особых «дыхательных хромогенов» (хлорогеновой кислоты), окисляющихся кислородом воздуха и превращающихся при этом в дыхательный пигмент, который восстанавливается в хромоген и снова идет на процесс дыхания. В поврежденных же тканях условия для нормального восстановления дыхательного пигмента отсутствуют. При этом во многих случаях при увеличении количества кислорода происходит дальнейшее окисление дыхательного пигмента с превращением его в коричневый пигмент, окрашивающий в более или менее интенсивно бурый цвет как содержимое клеток, так и иногда клеточные оболочки. Коричневый пигмент не способен больше восстанавливаться, и когда вся хлорогеновая кислота переходит в коричневый пигмент, прекращается дыхание и наступает смерть. Таким образом, в большинстве случаев коричневый цвет содержимого и оболочек клеток — это цвет смерти.

Описанная выше картина раневой реакции в древесине в основном получена в лабораторных опытах с небольшими кусками (примерно $2 \times 2 \times 3$ см) древесины, выколотыми и помещенными в колбы с соответствующими предосторожностями для создания стерильных условий. Однако многочисленные работы, описывающие явление раневой реакции на живых деревьях в местах поранений, иногда специально наносимых в исследовательских целях, а также в срубленных бревнах, лежащих в лесу или на складах, показывают, что и в этих случаях наблюдаются такие же процессы, если только они не маскируются явлениями грибной или бактериальной инфекции.

Условия некоторых опытов показывают, что из числа факторов, вызывающих процесс раневой реакции, основным является все же кислород. В ряде экспериментов путем особых приспособлений было создано увлажнение исследуемых образцов живой древесины за все время опыта. Влажность древесины при этом превышала влажность в растущем дереве и не снижалась до конца работы. В контрольных образцах влажность, напротив, уменьшалась очень быстро. В обоих случаях процесс раневой реакции происходил одинаково, хотя в высыхающих образцах и шел более быстрым темпом. При этом во многих клетках смерть от обезвоживания наступает до завершения превращения крахмала. В таких клетках крахмал сохраняется без изменений уже неопределенно долго (так называемый «захваченный крахмал»). Таким образом, основным фактором, приводящим к превращениям крахмала, надо признать скорее обогащение образца кислородом воздуха, поступающим в древесину как по межклетникам лучей, так и растворенным в восходящем токе. Подтверждение этому можно видеть в опытах Э. Преля (Praël, 1888), который наблюдал прекращение раневой реакции (или даже ее полное отсутствие), если пораненное место на стволе немедленно закрывается воздухонепроницаемой замазкой. Впрочем нет необходимости в допущении действия в этих случаях только одного фактора, так как реакция протоплазмы на внешние воздействия редко бывает специфической, и самые различные раздражители могут вызвать сходные или идентичные реакции. Вероятно именно это и происходит при раневой реакции древесины. Все же надо признать, что этот вопрос исследован еще недостаточно.

Вещество, образующееся в результате раневой реакции и впервые более или менее детально описанное в работах берлинского ботаника

Р. Франка (Frank, 1867, 1884) и его школы, было названо этим ученым «гумми» (т. е. камедь). Это весьма неудачное название, указывающее на якобы существующие аналогии между этим веществом и камедью, образующейся как патологическое явление в древесине некоторых косточковых, вероятно, было подсказано Р. Франку тем материалом, с которым он начал свою работу, — древесиной вишни и некоторых других *Amygdalaceae*. Впрочем ему самому вскоре стало ясно, что между камедью — продуктом растворения клеточных оболочек вполне определенного химического состава, — возникающей в результате некоторых патологических процессов (гоммоз) у представителей многих семейств, и веществами, образующимися при раневой реакции из пластических веществ древесины, нет ничего общего. Последующие немецкие авторы пытались поправить дело, вводя термины «защитное гумми», «раневое гумми». Гораздо целесообразнее обозначить это вещество просто термином «раневое вещество», как это было сделано нами еще в 1936 г. (Яценко-Хмелевский и Конюшевская, 1936). Причем с этим термином не связывается никаких гипотетических представлений о его химическом составе.

Даже то сравнительно незначительное количество наблюдений по вопросу образования раневых веществ, которое имеется в литературе, показывает, что у разных древесных пород состав раневых веществ может быть совершенно различным, причем наблюдаются интересные аналогии между процессом раневой реакции и явлением ядрообразования (см. об этом ниже). Однако, повидимому, как бы ни были различны конечные продукты раневой реакции, они всегда имеют одинаковый исходный материал — пластические вещества — и возникают под действием сходных стимулов.

Давно было замечено, что раневая реакция очень часто сопровождается появлением более или менее обильных тилл. Вопросу встречаемости тилл у различных древесных пород, причинам их появления и особенностям роста их оболочек посвящена довольно значительная литература. М. Чаттуэй (Chattaway, 1949) на основании значительного материала (представители 1100 родов различных семейств) установила любопытную закономерность, на которую, впрочем, уже давно указывали некоторые немецкие авторы, не сумевшие подтвердить ее более или менее обширными наблюдениями. Оказалось, что тиллы, как правило, образуются в древесинах, у которых клетки сердцевинных лучей сообщаются с сосудами простыми порами или окаймленными порами с крупными внешними отверстиями. В табл. 20—22 приведены некоторые данные о размерах и типах пор в связи с наличием или отсутствием тилл.

Наблюдения М. Чаттуэй представляют, безусловно, интерес. По ее данным, за редким исключением, клетки лучей с порами, диаметр которых менее 8—10 μ , не способны к образованию тилл, причем клетки лучей с окаймленными порами вообще очень редко образуют тиллы.

У ядровых пород, способных к образованию тилл, эти последние всегда встречаются в ядре и в случаях раневой реакции или поселения на живой заболонной древесине грибов могут быть отмечены также и в заболони. Это правило, насколько нам известно, не знает исключений, и нет древесных пород, имеющих в ядре тиллы, но не образующих их в заболони при различного рода поранениях или повреждениях. Заболонные породы, однако, образуют тиллы только в случаях раневой реакции или грибных повреждений. Следовательно, без специальных экспериментов трудно установить, способна ли данная порода к образованию тилл или нет. Приведенные таблицы позволяют в большинстве случаев решить

ТАБЛИЦА 20

Размер и тип пор между сосудами и лучами у семейств, у которых тиллы отмечены¹

Семейство	Примерный размер пор (μ)	Тип пор	Семейство	Примерный размер пор (μ)	Тип пор
<i>Akaniaceae</i> . . .	Более 40	Простые	<i>Lauraceae</i> . . .	12—80	Простые
<i>Anacardiaceae</i> . .	16—40	»	<i>Lecythidaceae</i> . .	Более 20	»
<i>Araliaceae</i> . . .	10—35	»	<i>Lythraceae</i> . . .	15	»
<i>Burseraceae</i> . . .	Более 23	»	<i>Magnoliaceae</i> . .	Более 50	»
<i>Caprifoliaceae</i> . .	Более 15	»	<i>Monimiaceae</i> . .	Более 30	»
<i>Caryocaraceae</i> . .	Крупные	»	<i>Moraceae</i>	Более 24	»
<i>Cochlospermaceae</i>	Более 16	»	<i>Myristicaceae</i> . .	Более 45	»
<i>Cornaceae</i>	15—45	»	<i>Olacaceae</i>	Более 40	Широкие отверстия, обычно простые
<i>Cunoniaceae</i> . . .	Более 50	»			Широкие отверстия
<i>Datiscaceae</i> . . .	Более 50	»	<i>Oleaceae</i>	5—10	Простые
<i>Dipterocarpaceae</i>	Более 25	»	<i>Platanaceae</i> . .	Более 12	»
<i>Elaeocarpaceae</i> . .	Более 25	»	<i>Rhizophoraceae</i> .	Более 65	»
<i>Elaeagnaceae</i> . .	Более 12	Широкие отверстия, иногда простые	<i>Salicaceae</i> . . .	12—15	»
		Простые	<i>Sapotaceae</i> . . .	Более 30	»
<i>Eucryphiaceae</i> . .	Более 32	Простые	<i>Scrophulariaceae</i>	Более 12	»
<i>Fagaceae</i>	17—20	»	<i>Sonneratiaceae</i> .	Более 20	»
<i>Hamamelidaceae</i>	20—70	»	<i>Theaceae</i>	Более 40	»
<i>Hernandiaceae</i> . .	20	»	<i>Ulmaceae</i>	12—18	»
<i>Juglandaceae</i> . . .	8—15	Широкие отверстия, часто	<i>Urticaceae</i> . . .	15—30	»
		простые	<i>Vitaceae</i>	Более 25	»
<i>Julianaceae</i> . . .	Крупные	Простые	<i>Vochysiaceae</i> . .	10—12	Широкие отверстия, иногда простые

¹ Примечание. Тиллы отмечены во всех или в большинстве родов в зрелой древесине. Под простыми порами имеются в виду поры, у которых отсутствует окаймление; очень узкое окаймление может быть найдено на одном из участков поры. Для семейств *Caryocaraceae* и *Julianaceae* примерный размер пор приведен по литературным данным.

этот вопрос на основании одного только просмотра срезов здоровой древесины, хотя (например по сем. *Oleaceae* в табл. 22 и сем. *Malvaceae* в табл. 23) одни растения при почти идентичной структуре пор образуют тиллы, а другие нет.

Известно, что тиллы представляют собой выросты клеток древесной паренхимы и лучей в полость смежного с ними сосуда или сосудистой трахеиды. Однако, как показали наблюдения М. Чаттуэй (Chattaway, 1949), появление тилл из клеток древесной паренхимы представляется редким исключением, и тиллы даже в древесине с паратрахеальным расположением древесной паренхимы в большинстве случаев образуются из клеток лучей. Этот автор считает, что древесная паренхима вообще не способна образовывать тиллы. Данное утверждение, во всяком случае для ряда пород, является ошибочным, так как иногда несомненно удавалось констатировать образование тилл клетками древесной паренхимы.

Тиллы большей частью не отделяются перегородкой от тех клеток, из которых они образовались, и, следовательно, составляют с ними одно физиологическое целое. Количество тилл, которое может образовать одна клетка, различно. Например для *Quercus sundaica* было установлено образование одной клеткой луча из трех пор трех тилл. В большинстве же случаев в каждой клетке образуется всего одна тилла. По наблюдениям,

ТАБЛИЦА 21

Размер и тип пор между сосудами и лучами у семейств, у которых тиллы не обнаружены

Семейство	Примерный размер пор (μ)	Тип пор	Семейство	Примерный размер пор (μ)	Тип пор
<i>Aceraceae</i> . . .	8—10	Окаймленные	<i>Moringaceae</i> . .	8	Окаймленные
<i>Annonaceae</i> . .	4	То же	<i>Myoporaceae</i> . .	3—4	То же
<i>Apocynaceae</i> . .	4—9	»	<i>Myricaceae</i> . . .	8	»
<i>Balanopsidaceae</i>	4	»	<i>Nyssaceae</i> . . .	5—7	»
<i>Berberidaceae</i> . .	4	»	<i>Ochnaceae</i> . . .	2—6	»
<i>Buxaceae</i>	3	»	<i>Oliniaceae</i> . . .	3	»
<i>Caparridaceae</i> .	5	»	<i>Opiliaceae</i> . . .	Очень мелкие	»
<i>Casuarinaceae</i> .	4	»	<i>Pittosporaceae</i> .	8	»
<i>Celastraceae</i> . .	2—7	»	<i>Polygalaceae</i> . .	8—10	»
<i>Compositae</i> . . .	3—8	»	<i>Proteaceae</i> . . .	5—6	»
<i>Crypteroniaceae</i>	6—8	»	<i>Rhamnaceae</i> . .	4—8	»
<i>Ebenaceae</i>	3—4	»	<i>Rubiaceae</i> . . .	3—8	»
<i>Eupacridaceae</i> . .	2—4	»	<i>Rutaceae</i>	2—5	»
<i>Gonystylaceae</i> .	3	»	<i>Salicaceae</i> . . .	8—9	»
<i>Goodeniaceae</i> . .	6—8	»	<i>Sapindaceae</i> . .	3—7	»
<i>Hippocastanaceae</i>	6	»	<i>Styracaceae</i> . .	5—8	»
<i>Hippocrateaceae</i>	3	»	<i>Tamaricaceae</i> . .	3	»
<i>Malvaceae</i>	8—10	Окаймленные, часто с широким отверстием	<i>Thymeleaceae</i> . .	5—7	»
<i>Meliaceae</i>	2—8	Окаймленные	<i>Zygophyllaceae</i> .	2—4	»
<i>Mimosaceae</i> . . .	4—8	То же			

Примечание. Отдельные случаи наличия тилл, отмеченные некоторыми исследователями, в расчет не приняты.

проведенным на травянистых растениях, ядро паренхимной клетки часто перекечивается в тиллу, которая, таким образом, становится центром жизненной активности и комплекса тилла—клетка. Для некоторых древесных пород (например для ряда видов *Нореа*) установлено появление в тиллах перегородок, обычно образующихся не у самой поры, а на каком-то от нее расстоянии. Перегородок таких может быть несколько и тем самым возникают многоклетные тиллы. Особенности происходящих при этом клеточных делений известны очень плохо, и не ясно, имеем ли мы дело с настоящей клеточной оболочкой, появляющейся в результате митоза, или же с перегородкой (септой), подобной перегородке перегородчатых волокон.

В склерированных тиллах со значительным отложением слоя вторичной оболочки очень часто возникают поры между соседними тиллами, которые тем самым приобретают возможность непосредственного обмена веществ друг с другом. Тонкостенные тиллы обычно в своих оболочках заметных пор не образуют.

Причины появления тилл до сих пор не выяснены. Еще в 1923 г. Клейн высказал точку зрения, что тиллы возникают только при соприкосновении живой паренхимной клетки с сосудом, наполненным воздухом, в результате различий в осмотических давлениях. Следовательно, образование тилл этим автором рассматривается в какой-то степени как механическое выдавливание пленки поры в полость пустого сосуда.

ТАБЛИЦА 22.

Размер и тип пор между сосудами и лучами у семейств, у которых одни роды имеют тиллы, другие нет

Семейства	Тиллы имеются		Тиллы отсутствуют	
	подсемейства или роды	размер и тип пор	подсемейства или роды	размер и тип пор
<i>Betulaceae</i>	<i>Coryleae</i> *	9—10 μ , простые	<i>Betuleae</i> *	3—7 μ , окаймленные
<i>Bombacaceae</i> . . .	12 родов	Более 25 μ , простые	6 родов	3—6 μ , окаймленные
<i>Caesalpinaceae</i> .	Отмечено в 3 родах	Более 12 μ , сливающиеся отверстия	43 рода	4—8 μ , окаймленные
<i>Ericaceae</i>	<i>Andromedae</i>	Более 16 μ , простые	Другие подсемейства	5—7 μ , окаймленные
<i>Euphorbiaceae</i> **	36 родов	Более 60 μ , простые	7 родов	4—6 μ , окаймленные
<i>Guttiferae</i> ** . .	9 родов	Более 20 μ , часто простые	2 рода	6—8 μ , окаймленные
<i> Icacinaceae</i> ** . .	2 рода	Более 30 μ , простые	5 родов	5—8 μ , окаймленные
<i>Loganiaceae</i> ** . .	<i>Fagraea</i>	Более 25 μ , часто простые	Другие род	4—5 μ , окаймленные
<i>Myrtaceae</i> ** . .	11 родов	Более 30 μ , простые	9 родов	3—4 μ , окаймленные
<i>Papilionaceae</i> . .	<i>Golegeae</i>	Более 16 μ широкие отверстия	Другие подсемейства	6—10 μ , окаймленные
<i>Rosaceae</i>	<i>Chrysobalanoidae</i> *	Более 30 μ , простые	Другие подсемейства	3—6 μ , окаймленные
<i>Sterculiaceae</i> ** .	4 рода	Более 50 μ , часто простые	13 родов	4—8 μ , окаймленные
<i>Tiliaceae</i> ** . . .	5 родов	Более 16 μ , часто простые	4 рода	3—6 μ , окаймленные
<i>Verbenaceae</i> . . .	<i>Viticeae</i>	Более 15 μ , часто простые	Другие подсемейства	2—7 μ , окаймленные

Примечание. Одной звездочкой отмечены подсемейства, в настоящее время рассматриваемые как отдельные семейства. Двумя звездочками обозначены семейства, в которых по данному признаку отсутствуют связи с внутрисемейственным подразделением.

Однако в некоторых экспериментах (и в частности в экспериментах с увлажненными кусками живой древесины, описанных в начале этого раздела) образование тилл происходило в условиях, исключающих проникновение воздуха в древесину (если только не предположить, что некоторые сосуды еще в живом дереве содержали воздух, не закупориваясь при этом тиллами). Таким образом, это объяснение как общая причина появления тилл, повидимому, принято быть не может. Исследователи школы Габерландта видели в образовании тилл результат действия «раневых гормонов», но это объяснение совершенно не пригодно в случаях процессов ядробразования, когда никаких «ран» в центре ствола не имеется. Поэтому надо думать, что образование тилл — это активный клеточный процесс, происходящий в результате нарушения нормального жизненного цикла паренхимной клетки и раздражения ее каким-либо внешним фактором.

Во всяком случае рост оболочек тилл не является процессом растягивания пленки поры, так как сплошь и рядом тиллы достигают очень значительных размеров, не делаясь тонкими. Очевидно, здесь мы имеем

дело с проявлениями локализованного интрузивного роста, подобного тому, который, по мнению Г. Маджумдара и некоторых американских ботаников, определяет собой рост оболочки древесных волокон. Оболочки тилл, согласно данным Г. Айзенберга (Isenberg, 1933), могут быть трех типов: 1) только из лигнина или, кроме того, с небольшими участками целлюлозы (тип *Fraxinus*); 2) из внешнего слоя лигнина и тонкого внутреннего слоя целлюлозы (тип *Catalpa*) и, наконец, 3) из внешнего слоя лигнина, среднего слоя целлюлозы и внутреннего слоя лигнина, причем средний или внутренний слой может иногда достигать значительной толщины (тип *Quercus*). Весьма скудный материал, бывший в распоряжении этого автора (всего 12 видов), лишает его выводы общего значения. Вполне возможно, что разнообразие оболочек тилл несравненно более значительно, тем более, что Айзенберг почти не исследовал тропических пород. Толстостенные (склерифицированные) тиллы довольно обычны во многих, преимущественно тропических породах, но иногда встречаются и у пород умеренных широт (например *Pistacia mutica*). Отмечены случаи (у *Gymnacranthera farquhariana*), когда оболочки тилл более чем в три раза превосходят толщину оболочек того сосуда, который они закупоривают. При этом масса оболочки тиллы в несколько сот раз превышает массу оболочки образовавшей ее клетки луча.

Образование тилл в результате раневой реакции, приводящее к закупорке сосудов, иногда обозначается по аналогии с гоммозисом термином «тиллозис». Словоупотребление это надо признать вполне удачным, но во избежание недоразумений следует учитывать, что в английской литературе термин «tylosis» означает просто тиллу.

Раневая реакция, автоматически наступающая при любом поранении ствола двудольного древесного растения, представляет собой важную биологическую особенность. Ее защитная роль была очевидна уже первым исследователям, работавшим в этой области, в связи с чем и возникли термины «защитная древесина» для зоны ствола, охваченной этой реакцией, и «защитное гумми» для обозначения раневых веществ. Раневая реакция у хвойных исследована очень мало. Известно, что при поранениях ствола сосен, елей, лиственниц и некоторых других пород, принадлежащих к семейству сосновых, участки древесины, прилегающие к ране, обильно пропитываются смолой, причем толчком к обильной экскреции смолы смоляными ходами древесины служит поранение. На такой особенности этих растений основана так называемая «подсочка сосны» для терпентинного производства. Сущность происходящих при этом физиологических явлений и их анатомическая интерпретация подробно описаны в известной монографии Л. А. Иванова (1930, 1934). У некоторых видов семейства *Pinaceae*, нормально не образующих смоляных ходов, эти последние возникают при поранении, причем очевидно, что биологическое значение этих «травматических смоляных ходов» как раз заключается в выделении смолы, закрывающей пораненный участок. Аналогии между раневой реакцией у лиственных и смолообразованием в этих случаях у некоторых хвойных очевидны. При этом надо признать, что раневая реакция хвойных (во всяком случае у пород, нормально образующих смоляные ходы) по своей эффективности значительно превосходит раневую реакцию двудольных. На значение этого приспособления для эволюции *Coniferales* мы указывали в соответствующем разделе главы седьмой.

Однако очень многие хвойные не образуют смоляных ходов, и смола у них накапливается в клетках древесной паренхимы. Как при этом происходит раневая реакция, нам очень плохо известно, и вопрос этот было бы

весьма интересно исследовать. Плохо известны все же и некоторые детали раневой реакции даже у наших обычных хвойных (например сосны). Так, насколько нам известно, не было опытов по исследованию смолоотделения в изолированных кусках древесины этих пород в условиях, обеспечивающих их от высыхания. Решение этих вопросов представило бы несомненный интерес.

Биологическое значение раневой реакции древесины двудольных во многих случаях совершенно ясно. Накопление раневых веществ в полостях сосудов, особенно когда оно сопровождается появлением тилл, препятствует высыханию древесины через обнаженную поверхность и доступу наружного воздуха во внутренние участки. Тем самым создаются условия, препятствующие нарушению той внутренней среды, которая является необходимым условием как для нормальной жизнедеятельности паренхимных клеток древесины, так и для бесперебойного проведения воды стволom. Следует здесь обратить внимание на одну любопытную особенность биологии древесины двудольных, на которой мы остановимся несколько подробнее в одном из следующих разделов настоящей главы.

В большинстве случаев раневая реакция протекает очень медленно, и, собственно говоря, мы не имеем данных судить, насколько она способна выполнить приписываемую ей здесь функцию. Однако в подавляющем большинстве случаев поранений стволов параллельно и почти одновременно с раневой реакцией в древесине происходит обычно несравненно более бурная и более интенсивная реакция на поселение на ране грибов. Эта реакция гораздо скорее приводит к биологически необходимому результату — закупорке всех полостей элементов древесины различного рода веществами и, следовательно, изоляции внутренних слоев от обнаженной раны. Можно высказать предположение, что в эволюции этой защитной функции древесины двудольных в качестве стимулятора играла роль грибная инфекция.

Раневая реакция у двудольных имеет большое значение. В любых отраслях, имеющих дело с древесными растениями, возникает необходимость нанесения дереву тех или иных механических повреждений. Надо отчетливо представлять себе, что во всех этих случаях — и при валке и раскряжевке деревьев на лесосеках и при подрезке и опилке ветвей плодовых или парковых деревьев — в толще древесины параллельно и одновременно с реакцией на поселяющиеся на ней грибы идет и процесс раневой реакции. Этот процесс всегда связан с умиранием клеток от высыхания. При больших обнаженных поверхностях высыхание идет быстро и самые периферийные клетки отмирают, иногда даже не успев не только завершить, но даже и начать раневую реакцию. Последняя в таких случаях происходит в более глубоких слоях до тех пор, пока не положит предел высыханию древесины, создав более или менее непроницаемый для воды и для воздуха слой побуревшей древесины с закупоренными сосудами. При этом если раневая поверхность велика, может случиться, что высыхание будет идти так быстро, что раневая реакция не сумеет создать соответствующего слоя и дерево погибнет.

В срубленных и раскряжеванных стволах раневая реакция идет очень медленно, и, например, в центральных участках четырехметровых буковых кряжей живые клетки паренхимы в состоянии, почти не отличающемся от нормального, отмечались еще через год после валки. Но и здесь эти процессы протекают в сочетании с процессами высыхания и грибной инфекции. О них надо помнить при любом анализе срубленной деловой древесины.

В заключение необходимо остановиться на некоторых вопросах, не связанных непосредственно с явлением раневой реакции, но имеющих с ней некоторые общие черты.

Отдельные древесные породы после валки или при значительных поранениях очень быстро и интенсивно меняют цвет древесины. К этим породам относятся, например, ольха, древесина которой при распиловке или нанесении раны становится яркооранжевой, иногда почти красной, и липа, древесина которой после валки иногда зеленеет. Такое изменение окраски в большинстве случаев связано с чисто химическими процессами окисления пасаки, содержащей некоторые вещества, краснеющие, буреющие, зеленеющие или чернеющие при соединении с кислородом. Эти процессы не имеют ничего общего ни с процессом раневой реакции, идущей своим чередом, ни с изменениями окраски в связи с деятельностью грибов.

Очень обычными, особенно у плодовых или парковых пород, разводимых вне ареала своего естественного распространения, являются поражения низкими температурами. При этом обычно древесина, пораженная морозом, сильно буреет, и это побурение часто служит показателем повреждения растения. Большей частью морозом поражаются ветки, недостаточно защищенные корой от действия низких температур. Явления, происходящие при этом в древесине, очень плохо изучены. В частности, насколько нам известно, совершенно отсутствуют экспериментальные исследования древесины, помещенной в условия искусственного холода и затем исследованной анатомически. Анализы показали, что в этих побуревших участках клетки большей частью несут признаки умирания, т. е. накопления коричневых пигментов в результате нарушенного процесса дыхания. Но каким темпом происходит этот процесс, имеют ли здесь место превращения крахмала в сахар как защитная реакция на понижение температуры и т. д. — все это еще ждет будущих исследований. К этой же категории явлений относится и так называемое «морозное» ядро европейского бука, подробно исследованное Вакиным, Черцовым и Акинфиновым (1953).

У некоторых древесных растений, например у *Amygdalaceae*, многих бобовых, бромелиевых и некоторых других, в виде патологического или нормального явления наблюдается образование камедей (или гумми). Эти камеди возникают как продукт растворения либо только клеточных оболочек, либо и клеточных оболочек и содержимого клеток, причем могут гуммизироваться или особо образованные камбием комплексы клеток (как в некоторых случаях у миндальных), или же участки нормальных тканей. Состав этих камедей может быть весьма различным. В основном они состоят из взаимозамещающих арабанов и галактанов. У тех растений (как, например, трагантиовые астрагалы), у которых камедь возникает в виде нормального физиологического процесса ослизнения клеток сердцевины, этот процесс может индуцироваться наносимыми на ствол поранениями. Клеточные элементы, дающие начало камедообразованию, могут быть самыми различными. Так, у черешни в некоторых случаях камбием вместо нормальных элементов древесины отлагаются группы ненормальных клеток древесной паренхимы. В этих последних сначала первичные оболочки, а затем вторичные слои растворяются снаружи вовнутрь. При образовании камеди у акаций (дающей так называемый гуммиарабик) гуммизируются в основном нормальные ткани коры. Сначала в камедь преобразуются первичные оболочки, а потом вторичные слои. В образовании траганта (у трагантиовых астрагалов) принимают

участие сердцевина и сердцевинные лучи. Образование камеди начинается в сердцевине и только потом захватывает сердцевинные лучи. Сначала гуммизируются вторичные слои утолщения и в конце концов первичные оболочки.

Процесс гоммоза исследован довольно детально и соответствующую литературу можно найти в справочниках ван-Висселинга (van Wisse-lingh, 1924), а также О. Тунмана и Э. Розенталера (Tunmann u. Ro-senthaler, 1930).

Возникновение спелой древесины и ядра

Все явления накопления и превращения пластических веществ, описанные в общих чертах во втором разделе настоящей главы, с наибольшей интенсивностью происходят в молодой древесине стволов и веток. По мере удаления от коры активность паренхимных клеток падает, а процессы отложения запасных веществ в известной мере теряют свою определенность. Это явление понижения жизненной активности в стволах наблюдается как будто без исключения у всех древесных растений, как хвойных, так и лиственных, образующих более или менее мощные наслоения древесины.

Как известно, степень этого падения у разных пород может быть различна. У одних она падает постепенно, так что невозможно провести отчетливой границы между активной внешней заболонью и все более и более теряющими жизненность центральными участками ствола. Эти древесные породы называются заболонными. К ним в дендрофлоре умеренных широт относятся некоторые клены, конский каштан, ольхи, березы, грабы, лещины, бузина и некоторые другие.

У других пород жизненная активность падает внезапно, и всегда имеется более или менее отчетливо выраженная граница, отделяющая активно-жизнедеятельную заболонь от внутренних слоев, где клетки древесной паренхимы только в ослабленной степени выполняют свои функции накопления и расходования веществ. Нами уже указывалось в главе первой, что эта внутренняя часть древесины носит название «спелой древесины», а породы, ею характеризующиеся, называются «спелодревесными». К их числу относятся буки, ели и пихты, многие яблоневые и др. Надо указать, что отличие между спелой древесиной и заболонью ярче всего выражено в водопроводимости, которая у спелой древесины резко понижена. Внешне на свежесрубленном дереве это выражается в виде сухого (и, следовательно, более светлого) кружка, граница которого совпадает с границей спелой древесины. Спелая древесина большей частью анатомически способна к проведению воды, так как у лиственных пород микроскопический анализ не указывает на какие-либо препятствия в этом отношении, и уменьшение (или отсутствие) этой способности, повидимому, связано с некоторыми физиологическими причинами. У хвойных пород, как мы это увидим несколько ниже, в спелой древесине наблюдаются некоторые отличия в анатомической организации трахеальных элементов, объясняющие падение ее способности к водопроведению.

К третьей группе пород надо отнести те, в которых внутренняя часть древесины претерпевает интенсивное изменение. Оно заключается в энергичном образовании паренхимными клетками различного рода темноокрашенных веществ, пропитывающих оболочки клеток, скопляющихся в полостях трахеальных элементов и придающих центральной части ствола окраску у различных пород самого различного оттенка, но всегда более

темную, чем окраска здоровой заболони. У многих пород это образование «ядровых веществ» сопровождается появлением тилл, большей частью сплошь закупоривающих все сосуды и иногда сосудистые трахеиды. Закупорка сосудов тиллами или ядровыми веществами полностью включает «водное ложе» в ядре, которое уже оказывается совершенно неспособным к проведению воды в осевом направлении. Способность к образованию тилл в ядре в основном определяется анатомическим строением древесины — наличием достаточно крупных пор между сосудами и клетками луча. К ядровым породам относятся сосна, тисс, дуб, каштан и многие другие.

Наконец, можно выделить еще одну группу пород, у которых наблюдается не только заболонь и ядро, но и спелая древесина, располагающаяся в виде более или менее узкой полосы между этими двумя зонами ствола. Эти породы принято обозначать «ядровоспелодревесными», к их числу относятся ильм, кизил и некоторые другие.

Исследований о жизненности паренхимы в глубоких слоях заболонных и спелодревесных пород относительно мало, что, может быть, объясняется трудностью регулярного получения образцов для анализа из глубоких слоев толстых стволов. Имеющиеся наблюдения скорее отрывочны и даже Л. И. Джапаридзе, посвятивший вместе с некоторыми сотрудниками ряд лет исследованию явления спелой древесины, основное свое внимание сосредоточил на вопросах водного режима спелодревесных пород, не дав развернутых данных об особенностях режима пластических веществ в этой части ствола.

Как можно судить по имеющимся материалам, в поведении паренхимных клеток в центральных участках ствола заболонных пород и в спелой древесине особых принципиальных отличий нет. В обоих случаях паренхимные клетки, повидимому, долгое время не теряют способности к накоплению и расходованию крахмала, так как анализы, произведенные в различное время года над древесиной ивы (заболонная порода) и бука (спелодревесная порода) показали различное содержание крахмала, в общем совпадающее с теми отличиями, которые в эти сроки наблюдались для заболони. Крахмал, однако, встречается здесь в значительно меньшем количестве, чем в заболони, и главным образом в клетках сердцевинных лучей. Клетки древесной паренхимы преимущественно оказываются лишенными пластических веществ, иногда же содержат отдельные крахмальные зерна или капли раневого вещества. Это же раневое вещество часто содержится также и в клетках лучей. Как правило, тилл ни в спелой древесине, ни в центральных участках ствола заболонных пород не присутствует. Вообще наблюдения за поведением паренхимы во внутренних слоях древесины неядровых пород создают впечатление весьма вялой жизнедеятельности, протекающей в очень замедленных темпах. Встречаются также иногда и клетки с бурым содержимым, но эти бурокрашенные вещества здесь, как правило, никогда не образуются в тех значительных количествах, которые характерны для древесины, охваченной раневой реакцией. Это бурое вещество встречается большей частью в виде хлопьев или небольших постенных масс как в клетках древесной паренхимы, так и отчасти в клетках лучей. Вполне вероятно, что бурое вещество, которое скорее всего надо отнести к коричневым пигментам, образующимся при нарушении дыхания клетки, возникает уже в клетках, отдавших все свои пластические вещества. Такие отмершие клетки встречаются все в большем количестве по направлению от периферии к центру.

Основным различием между спелой древесиной и центральными участками заболонных пород является наличие обычно довольно отчетливой разницы в накоплении веществ паренхимными клетками заболони и спелой древесины, повидимому, более или менее точно совпадающей с границей сухой зоны.

У спелодревесных пород активно функционирующая заболонь сразу сменяется спелой древесиной, где процессы отложения веществ идут в пониженном темпе; у заболонных пород это падение физиологической активности происходит обычно постепенно.

Понижение жизненной активности внутренних слоев стволов деревьев доказывалось и физиологическими экспериментами. Так, К. Капеллетти (Capelletti, 1934) в своих опытах по дыханию древесины чинара и хурмы показал, что, например, у платана дыхание внешнего слоя (глубина зонда 8 см) составляла 0.031 CO_2 на 1 см^2 дышащей поверхности, а во внутренних слоях (глубина зонда 35 см) эта величина равнялась всего лишь 0.009. Данные цифры, разумеется, не могут характеризовать дыхание живых клеток нормальной древесины, так как операции по введению зонда не могли не вызвать по окружности просверленного отверстия интенсивной раневой реакции. Тем не менее их значение очевидно. Особенно резко падение жизненной активности наступает с переходом древесины в «спелодревесное состояние». На этом основан и предложенный Л. И. Джапаридзе (1934) «реактив на обнаружение спелой древесины», заключающийся в нанесении на поверхность свежего распила ствола гваяковой смолы и перекиси водорода. Как известно, это является характерной реакцией на оксидазу. Спелая древесина подобной реакции не дает, что должно служить указанием или на отсутствие или ослабление в ней деятельности ферментов. Впрочем, Л. И. Джапаридзе не произвел сверки своих данных с данными Н. Онслоу (Onslow, 1921; см. также: Благовещенский, 1949), по которому для некоторых растений характерно отсутствие этой реакции.

Описанные особенности в жизнедеятельности внешних и внутренних слоев основаны на незначительном количестве плохо систематизированных наблюдений. Между тем для познания роли ствола как хранилища запасных веществ (что представляет вполне понятный интерес для многих вопросов лесоводства, плодородства и паркового строительства) эти данные могли бы оказаться весьма важными. Имеются, например, старые и, вероятно, не очень точные данные, что эвакуация крахмала из внутренних слоев древесины происходит только в семенные годы, когда растение вынуждено мобилизовать все свои ресурсы пластического материала. Дальнейшие исследования в этом направлении могли бы быть весьма плодотворными.

Трахеальные элементы древесины в центральных участках стволов, повидимому, все уже оказываются мертвыми. Однако здесь в них могут происходить некоторые изменения, заключающиеся в уплотнении клеточных оболочек, появлении в них штриховатости и т. д. Эти процессы протекают в связи с физико-химическими изменениями, претерпеваемыми в течение времени веществом оболочек, и, следовательно, не имеют биологического характера. Часто это различие в состоянии оболочек выявляется в изменении их адсорбционных свойств по отношению к различным красителям. Эти возрастные изменения оболочек элементов древесины могут, повидимому, происходить не только в глубоких слоях стволов живых деревьев, но и в срубленной древесине, хотя характер их должен быть в этих двух случаях различен, в связи с тем, что условия

водной и газовой среды совершенно различны в срубленной древесине и в древесине растущего дерева. В большинстве случаев эти изменения лежат вне пределов видимости обычных микроскопов и не могут быть замечены при анатомическом исследовании древесины. Все же некоторые проявления этих процессов «старения» древесины более или менее отчетливо выявляются под микроскопом. Особенно это относится к состоянию пленки окаймленных пор хвойных и положению в них торуса. Этот вопрос, имеющий большое прикладное значение в срубленной древесине, был изучен Л. И. Джапаридзе и Н. Н. Брегадзе для растущих деревьев. Эти авторы показали, что в древесине ряда изученных ими хвойных пород по направлению от периферии к центру наблюдается уменьшение количества трахейд с открытыми порами, т. е. с порами, в которых торус занимает центральное положение. Соответствующие данные для кавказских ели и пихты, основанные на просмотре около 32 тысяч пор, приведены в табл. 23. Эти различия в количестве открытых пор

ТАБЛИЦА 23

Количество пор у трахейд и их состояние в ранней древесине кавказской ели и кавказской пихты

(По Джапаридзе и Брегадзе, 1940, 1941)

	<i>Picea orientalis</i>							<i>Abies nordmanniana</i>						
	1	10	30	50	60	80	100	1	10	30	50	60	70	80
Возраст древесины (годы)														
Общее число пор на 1 мм ² тангентального сечения древесины .	171	258	239	153	230	391	362	457	387	498	375	304	289	150
Число замкнутых пор . .	2	3	23	15	220	358	331	4	12	23	196	138	135	90
Процент замкнутых пор	1.1	1.1	9.6	9.8	95.6	91.0	91.4	0.8	3.1	4.6	54.9	45.3	46.7	60.0

Л. И. Джапаридзе совершенно справедливо связывает с происходящими в древесине возрастными изменениями. Резкий скачкообразный переход в количестве закрытых пор наступает с появлением в стволе спелой древесины, которая у ели характеризуется замкнутостью почти всех окаймленных пор трахейд. Весьма любопытно, что изменения в положении торуса в древесине растущих деревьев происходят более или менее постепенно, так что на срезах можно заметить все переходы от центрального положения торуса в открытых порах и до торуса, плотно прилегающего к одному из внутренних отверстий поры. В высушенной (мертвой) древесине таких постепенных сдвигов торуса как будто не бывает и там наблюдаются либо только открытые, либо только закрытые поры. Табл. 24 иллюстрирует среднее распределение в заболони и спелой древесине ели и пихты пор с различным положением торуса.

Исследования особенностей в распределении закрытых и открытых пор у различных хвойных пород, произведенные Л. И. Джапаридзе

ТАБЛИЦА 24

Различные положения торуса окаймленной поры трахеид в заболони и спелой древесине кавказской ели и кавказской пихты

(По Джапаридзе и Брегадзе, 1940, 1941)

Вид	Состояние древесины	Процент торусов, расположенных			
		центрально	сдвинуто	почти прилегающая к отверстию поры	прилегающая к отверстию поры
<i>Picea orientalis</i>	Заболонь	68.5	23.1	6.8	1.6
	Спелая древесина . .	2.1	5.4	9.0	83.5
<i>Abies nordmanniana</i>	Заболонь	78.6	9.5	6.9	5.0
	Спелая древесина . .	4.5	9.4	7.0	79.1

и Н. Н. Брегадзе, показали, что у хвойных пород акклиматизировавшихся в Тбилисском ботаническом саду (*Abies cephalonica*, *A. cilicica*, *Cedrus deodara*, *Picea morinda*, *P. sp.*, *Pinus strobus*), в отличие от кавказских ели и пихты, количество открытых пор трахеид падает очень быстро начиная с 5—15-годового кольца (считая от периферии). Так как Л. И. Джапаридзе наличие закрытых пор трахеид рассматривает как признак старения древесины, отмеченное быстрое уменьшение открытых пор в древесине иноземных пород истолковывается авторами как показатель более быстрого старения древесины этих растений под влиянием не вполне подходящих им внешних условий (вероятно, более холодного климата Тбилиси).

Те физико-химические причины, которые вызывают изменение в положении торуса в окаймленной поре растущих хвойных, в настоящее время еще далеко не ясны. Они безусловно должны быть связаны с изменениями в мицеллярной структуре оболочек, в частности пленки поры, теми процессами уплотнения молекул, которые могут происходить в специфических условиях среды, создающихся со временем внутри стволов старых деревьев. Именно эти причины выдвигаются Л. И. Джапаридзе и Н. Н. Брегадзе (1940) как объяснение изученных им явлений. Следует все же сознаться, что детали этих процессов (выходящих, впрочем, за рамки анатомического исследования древесины) требуют дальнейших исследований.

Причины, вызывающие наблюдаемое понижение жизненной активности паренхимных клеток во внутренних слоях древесины, еще не совсем ясны. Как установлено многими исследованиями, в растущем дереве проведение воды в основном сосредоточено в заболони (причем, вероятно, даже здесь далеко не все сосуды проводят воду), а внутренние слои, независимо от того, показывают ли они меньшее, равное или большее, чем в заболони, содержание воды, ее не проводят. Роль этих внутренних слоев в водном режиме дерева обычно видят в создании резервуара (достаточно мощного, если учесть, что количество воды в растущем дереве составляет до полутонны на 1 м² древесины), из которого дерево может при необходимости черпать воду. Поскольку большинство современных теорий поднятия воды в дереве рассматривает ее как состоящую из «вод-

ных нитей», подвешенных к транспирирующим листьям или почкам, необходимо признать, что количество активных водопроводящих элементов не может увеличиваться параллельно с нарастанием новых слоев древесины, так как облиственность дерева вовсе не увеличивается каждый год в этом же отношении. Тем самым вполне естественно предположить, что функция водопроведения каждый год переходит к новым образующимся сосудам, а какое-то количество сосудов в более глубоких слоях перестает участвовать в этом процессе.

Изменение в водном режиме внутри старых стволов деревьев, надо думать, как-то сказывается и на газовом режиме в указанных слоях древесины. Это вполне вероятно для спелодревесных пород, у которых определения влажности (а этих определений для различных пород было произведено очень много) показывают ее уменьшение по сравнению с заболонью. Естественно предположить, что уменьшение влаги влечет за собой проникновение внутрь древесины воздуха как через межклеточные ходы, идущие вдоль лучей и простирающиеся через камбий до чечевичек на коре, так и путем выделения газов из растворов восходящего тока. В этих случаях можно полагать, что процессы, происходящие во внутренних слоях древесины, аналогичны процессам раневой реакции и протекают под влиянием тех же причин. При этом так как характер воздействия (изменение газовой среды и уменьшение влажности) здесь значительно слабее, чем при типических раневых реакциях, то и происходящие процессы идут более медленно и даже, может быть, в известных случаях обратимы (некоторые данные заставляют предполагать, что раневое вещество в спелой древесине бука может не только накапливаться, но и периодически исчезать). Однако для некоторых пород, например для березы (Иванов, 1948), доказано, что, во всяком случае в определенные периоды, влажность центральных слоев выше влажности заболони. Для таких пород приведенное выше объяснение процессов, происходящих во внутренних слоях стволов, становится малоубедительным.

Особенности в распределении спелой древесины по сечению ствола, исследованные Л. И. Джапаридзе (1937), также в некоторых случаях довольно загадочны. Всего этим автором было установлено 4 типа спелой древесины: 1) спелая древесина в виде широкой полосы вокруг ядра (в изученной в этом отношении флоре окрестностей Тбилиси к этой группе относятся абрикос, алыча, вишня магалебская и глогевина); 2) спелая древесина в виде узкой полосы вокруг ядра (12 видов из различных семейств, например фисташник, ильм, ряд жостеров); 3) спелая древесина в виде сплошного массива, занимающего центральную часть ствола (типические «спелодревесные» породы; во флоре Тбилиси их 24 вида), и 4) раздробленная спелая древесина, состоящая из центрального массива (или полосы вокруг ядра) часто более или менее неправильных очертаний и из дополнительных участков вокруг него, располагающихся примерно вдоль годичных слоев. К этой группе относятся кизил (с ядром) и свидина (без ядра). Последний тип спелой древесины представляет весьма любопытным. Его описанию посвящена статья Л. И. Джапаридзе (1936), к сожалению, не дающая анатомической картины этого явления.

У некоторых ядровых пород, образующих тиллы, эти последние встречаются и в спелой древесине, закупоривая в ней большинство сосудов (преимущественно крупные весенние сосуды). При этом закупорка может происходить очень интенсивно, так что только в последнем годичном кольце сосуды остаются открытыми (например у мужских экземпляров фисташника) или даже осенью уже закупориваются сосуды,

образовавшиеся весной (белая акация). Таким образом, если закупорку сосудов тиллами рассматривать как признак появления спелой древесины (а такая точка зрения вполне возможна), надо признать, что осенью у белой акации заболонь составляет всего половину годичного слоя (или, точнее, вообще отсутствует, так как мелкие сосуды летней древесины у этой породы в спелой древесине вообще не закупориваются). Тиллы, образующиеся у ядровых пород в спелой древесине, часто энергично накапливают крахмал и в этом отношении, наряду с клетками лучей и древесной паренхимы, играют роль «магазина запасных веществ». На этом основании иногда такие тиллы называют «псевдопаренхимой», что, впрочем, лишено всякого основания, так как тиллы без сомнения должны относиться к паренхимным тканям и древесине.

Как мы говорили, наиболее резкие изменения во внутренних слоях древесины происходят при ядрообразовании. Факт наличия в центре ствола темноокрашенной, иногда в очень яркие цвета, древесины давно привлекал внимание и латинское название ядра «duramen» указывает, что уже в древнем Риме знали о его свойствах противостоять гниению.

Образование ядра для многих пород изучено с достаточной подробностью. Одно из наиболее полных исследований процесса ядрообразования принадлежит А. С. Тимофееву (1927), работавшему с древесиной фисташника, скумпии и белой акации. По его наблюдениям, явление ядрообразования есть строго организованный процесс. У исследованных им пород, характеризующихся спелой древесиной, в которой крупные сосуды кольца просветов закупорены тиллами, первый этап процесса ядрообразования заключается в появлении тилл также и в полостях мелких сосудов и сосудистых трахеид. Этот процесс иногда несколько опережает последующие стадии образования ядра, и, таким образом, в некоторых стволах можно наблюдать от периферии к центру четыре анатомические зоны: заболонь, в которой все сосуды свободны; спелая древесина, в которой закупорены тиллами все или большинство крупных сосудов кольца просветов; переходная зона, расположенная между спелой древесиной и ядром, в которой все сосуды (как крупные, так и мелкие) закупорены тиллами, но полости клеток лучей, древесной паренхимы и волокон еще не содержат ядровых веществ, и, наконец, ядро, в котором уже в полостях всех клеток содержится ядровое вещество.

Когда образование тилл закончено, паренхимные клетки начинают образовывать ядровые вещества. Этот процесс, как и раневая реакция, начинается с растворения крахмала, содержащегося в клетках лучей, потери им способности к реакции с йодом и накоплении аморфных масс. Затем этот процесс охватывает клетки древесной паренхимы и тиллы (если эти последние в спелой древесине содержат крахмал). Завершение процесса ядрообразования выражается в появлении ядровых веществ в полостях сосудов, тилл (если они не содержали крахмала) и волокон и пропитывании оболочек клеток теми или иными красящими веществами. В составе ядровых веществ почти всегда находятся и дубильные вещества, которые иногда составляют большую их часть. У скумпии в состав ядровых веществ входит также и физетин, придающий ядру этого кустарника характерный золотисто-желтый цвет. Клетки, содержащие физетин в молодых побегах скумпии, встречаются в сердцевине, образуя около ксилемы почти непрерывную обкладку. В момент начала ядрообразования физетин из этих клеток пропитывает оболочки элементов ксилемы. В древесине, надо думать, физетин образовывается в клетках лучей и древесной паренхимы.

Наблюдения А. С. Тимофеева не расходятся с данными других исследователей, также работавших над проблемой ядрообразования (Mer, 1887, 1895, 1896, 1898). Однако этот процесс у различных пород может протекать со значительным разнообразием деталей. Так, у некоторых, преимущественно тропических пород тиллы вовсе не возникают и сосуды закупориваются только ядровыми веществами. Сам состав ядровых веществ, как и получающаяся при этом окраска, могут значительно варьировать. У хвойных в ядре закупорка трахеид происходит в результате обильного выделения смолы (повидимому, даже у тех пород, которые не имеют специального смолоносного аппарата). У сосны и некоторых других ядровых пород, имеющих смоляные ходы, последние в ядре закрываются тиллоидами, хотя это явление как будто не имеет того общего характера, который присущ тиллообразованию.

Нормальное ядро является одним из этапов онтогенеза древесного растения и наступает всегда на той или иной фазе его развития. Однако при поверхностном наблюдении иногда возможно спутать это ядро с ложным ядром, возникающим под влиянием поселившихся в центре ствола грибов или бактерий. Поэтому из списков ядровых пород время от времени выпадают те или иные породы, для которых находятся доказательства патологического происхождения их ядра. Так, еще в 1927 г. Мюнх привел в переработанной им известной книге Бюсгена «*Bau und Leben unserer Waldbäume*» в списке ядровых пород тополи, для которых давно было ясно, что ядро у них связано с развитием гриба. Позже К. Гриффioen (Griffioen, 1934) собрал весьма убедительные данные о том, что ядро настоящего черного дерева (*Diospyros ebenum*) возникает в результате бактериального или вирусного процесса, хотя, к сожалению, решающий результат — выделение чистой культуры возбудителя — им достигнут не был. Наконец, в 1941 г. В. Коллман (Kollman, 1941) для ясеня европейского и в 1950 г. Гзырян (1950а) для кавказских ясеней привели данные, свидетельствующие об отсутствии у этой породы нормального ядра. Возможно, что число таких «разжалованных» ядровых пород увеличится и в дальнейшем. Надо указать, что эти ошибки связаны с трудностью разграничить два эти явления.

Мы полагаем, что из всего сказанного становятся очевидными более или менее тесные аналогии между ядрообразованием, процессами, происходящими во внутренних слоях заболонных и спелодревесных пород, и раневой реакцией. Во всех трех случаях мы имеем одно направление процесса, различающегося от степени интенсивности. Слабее всего идут процессы во внутренних слоях заболонных и спелодревесных пород. Тиллы здесь не образуются вовсе или образуются в относительно небольшом количестве. Раневая реакция происходит более активно и опыты лабораторного ее воспроизведения у заболонной древесины фисташника привели к картине распределения веществ, очень близко напоминающей картину ядра у этой породы. Указанная аналогия было подмечена еще очень давно в работах Франка (Frank, 1884) и Э. Преля (Präel, 1888), показавших, что сходные явления при нормальном ядрообразовании и при искусственном нанесении ран на ствол наблюдаются у всех исследованных им пород (в числе 31). Еще более явные аналогии были установлены в опытах с выдерживанием кусков заболони фисташника в лаборатории (особенно при повышенных температурах — примерно 40° Ц). При этом раневые вещества давали интенсивную окраску с хлорным железом и весь образец приобретал темнобурую окраску, очень напоминающую окраску ядра этого растения.

Процесс ядрообразования безусловно является важным биологическим преимуществом для тех древесных растений, где он наблюдается. Возражения, выдвигавшиеся против этого некоторыми прежними авторами (например де Бари) лишены оснований, так как они в основном связаны с отнесением в одну категорию ядра и ложного ядра.

Как правило, древесина ядра у всех пород характеризуется повышенной по сравнению с заболонью стойкостью против разрушения большинством древоразрушающих грибов (кроме некоторых специализированных организмов, например *Trametes pini* на ядре сосны или *Daedalea quercina* и *Polyporus dryophilus* на ядре дуба. При этом обычно повышаются и механические свойства древесины как в связи с образованием тилл и накоплением в полостях трахеальных элементов ядровых веществ, так и в связи с уплотнением клеточной оболочки при ее пропитывании этими же ядровыми веществами. Таким образом, в центре ствола создается зона стойкой и прочной древесины, утратившей способность к водопроведению (но все же всегда, вероятно, играющей некоторую роль в водном балансе ствола), но берущей на себя в какой-то мере механическую функцию по поддержке кроны.

Довольно сложна роль ядровой древесины в общем балансе пластических веществ ствола. Прежние (преимущественно немецкие) авторы единодушно рассматривали ядро как мертвую часть древесины, несущую только одну пассивную опорную функцию. Однако еще в 1919 г. Ф. Р. Уайт указывал, что в ядре некоторых пород имеются живые клетки. Аналогичные наблюдения для ядра секвоедендрона были сделаны позднее Мак-Дуголлом и Смитом. Окончательное решение этого вопроса было дано А. С. Тимофеевым в его работе о ядрообразовании (1927). Этот автор показал, что у всех исследованных им пород наблюдаются периодические изменения в количестве содержащихся в паренхимных клетках ядровых веществ, дающих вполне отчетливо выраженный (у исследованных этим автором фисташника и скумпии) летний максимум. Кроме того, в ядре некоторых пород встречается в более или менее значительных количествах и крахмал. Обычно этот крахмал рассматривался как сохраняющийся в уже отмерших клетках («захваченный крахмал»), но А. С. Тимофеев установил, что и крахмал ядра (у фисташника, так как ядро скумпии почти не содержит крахмала) подвержен тем же сезонным изменениям, что и крахмал заболони.

Безусловно пластические вещества ядра должны играть несколько иную роль, чем пластические вещества заболони. Эти процессы и их значение в настоящее время изучены очень плохо и у малого числа растений. Но факт, что, по крайней мере у некоторых растений из числа вполне типических ядровых пород, ядро содержит живые паренхимные элементы, способные к определенным биохимическим превращениям, после исследований А. С. Тимофеева не подлежит сомнению.

Вопросы физиологической анатомии ядрообразования еще представляют много неясного, и дальнейшие исследования в этом направлении очень желательны.

Реакция живой древесины на проникновение в нее гриба

Вопросам проникновения грибов в живую древесину посвящено очень много как отечественных, так и иностранных работ. Все же большинство этих исследований проведено на материале, подвергнутому грибной инфекции и полученном из живых деревьев или срубленных стволов. Поскольку

на этих объектах часто оказывается затруднительным или даже просто невозможным разграничить влияние, оказываемое на древесину различными грибами, поселившимися на ее обнаженной поверхности, а также воздействие различных внешних условий, мы рассмотрим сначала результаты немногочисленных экспериментов, произведенных в лаборатории, в более или менее строго контролируемых условиях.

Опыты в этом направлении производились с древесиной бука. Образцы, размером $2.5 \times 2.5 \times 4$ см, немедленно после их выколки из живого дерева, помещались в колбы с культурой гриба *Fomes igniarius* Fr. В качестве контроля исследовались как живые образцы, помещенные в стерильные условия, гарантирующие им сохранение их жизнедеятельности (защитой от высыхания), так и образцы убитой древесины, также заражаемые грибом.

Микроскопическое исследование, производившееся в определенные сроки, показало, что в результате внедрения гриба в древесине происходят весьма энергичные превращения веществ и образование обильных тилл, в то время как в стерильных образцах шел процесс раневой реакции, при котором, однако, образование тилл отмечено не было.

Почти тотчас же после проникновения гриба в живую древесину в ней начинается процесс превращения крахмала и других запасных веществ в бурокрашенное вещество, повидимому, более или менее жидкой консистенции. На первых этапах этого процесса, крахмальные зерна сливаются, принимают каплеобразную форму и теряют способность давать реакцию с иод-кали-иодом. Затем капли все более и более расплываются, буреют и заполняют всю клетку целиком. Аналогичный процесс происходит и с массами «дубильного вещества», которые также расплываются по всей клетке и становятся неотличимыми от капель, образовавшихся в результате растворения крахмала. Вещества, образовавшиеся под влиянием гиф гриба, в некоторых случаях имеют зернистую или хлопьевидную форму, но часто они совершенно прозрачны, хотя и могут быть очень темно окрашены. От раневых веществ, образующихся при раневой реакции, продукты грибной реакции отличаются тем, что они не собраны в массы более или менее определенных очертаний, большей частью совершенно прозрачны, всегда буро окрашены и обычно заполняют целиком всю полость клетки. Эти вещества было предложено называть «микоинфилтраатами». По мере того как в полостях паренхимных клеток образуются микоинфилтрааты, они начинают пропитывать оболочки как паренхимных, так и трахеальных элементов и скопляются в тиллах, полостях волокон и отчасти сосудов. Количество микоинфилтраата зависит от количества гиф грибов. В местах особенно обильного развития последних его всегда бывает больше и он заполняет все полости элементов. Образование микоинфилтраатов и пропитывание ими клеточных оболочек приводит к появлению бурой окраски древесины, хорошо заметной простым глазом и являющейся очень характерным признаком гриба, поселившегося в живой древесине. Впрочем в некоторых случаях окраска древесины грибом может вызываться и другими причинами (например синевы или иные окраски, связанные с цветом гиф или с выделяемыми ими пигментами).

Образование тилл происходит весьма энергично и почти все полости сосудов оказываются закупоренными. Во многих случаях живые клетки древесины убиваются грибом до того, как тилла достигнет своего полного развития, и в полостях сосудов остаются маленькие тиллы, только несколько выступающие над клеточной стенкой.

Эта картина превращений, возникающих в древесине под воздействием гиф гриба, полученная на одной породе (бук) с одним видом деструктирующего гриба (*Fomes ignarius*), повидимому, является в достаточной степени общей. Во всяком случае в очень многих описаниях микроскопической картины живой древесины самых различных пород, пораженной отдельными грибами или даже целыми ассоциациями грибов, отмечается все та же картина появления многочисленных тилл и образования микоинfiltrатов, сначала скопляющихся в паренхимных клетках, а затем диффундирующих в толщу оболочек и в полости прилегающих элементов.

Химический состав микоинfiltrатов, по данным ряда авторов (Яценко-Хмельевский и Василевская, 1940; Good and Nelson, 1951), оказывается в достаточной степени неопределенным и, повидимому, может значительно меняться в зависимости как от вида гриба, так и от вида древесного растения.

Процесс «грибной реакции» в древесине весьма сложен и складывается во всяком случае из двух антагонистических процессов: реакции живой клетки и процесса превращений веществ, находящихся в паренхимных элементах (в том числе и протоплазмы), под влиянием гиф гриба. Все же надо думать, что основные черты «грибной реакции» живой древесины связаны именно с жизнедеятельностью ее паренхимы. В этом убеждает тот факт, что при проникновении гриба в мертвую древесину в ней обычно не происходит накопления микоинfiltrатов и часто в конечном итоге клетки оказываются совершенно пустыми. Сама жизнедеятельность паренхимных элементов древесины также, вероятно, должна протекать в двух направлениях. Образование тилл, например, является, видимо, «оборонительной реакцией», так же как и первые стадии превращения крахмала. По мере все большей интоксикации протоплазмы ферментами гриба «оборонительная реакция» слабеет и идет процесс умирания клетки, связанный с нарушением ее дыхания и накоплением «коричневых пигментов смерти». Эти процессы связаны друг с другом и, повидимому, не могут быть расчленены.

Микоинfiltrаты в большинстве случаев, повидимому, не токсичны для грибов и приводившиеся в литературе указания (Gäumann, 1946) на значение их как «факторов защиты» не должны связываться (во всяком случае у большинства исследованных объектов) с их ядовитым действием.

Иногда высказывается предположение, что образование тилл и накопление микоинfiltrатов представляют собой процесс создания механического препятствия для развития гриба в древесине. Простейшие наблюдения могут показать, что эта точка зрения не соответствует действительности. Насколько можно судить по имеющимся данным, скорость прохождения гиф гриба при заражении небольших выколотых образцов древесины одинакова и для живых и для убитых образцов. Кроме того, непонятно, как гифы гриба, прободающие толстые оболочки элементов древесины, могут задержаться перед таким препятствием, как тонкостенные (у большинства пород) тиллы.

Значение грибной реакции, как нам кажется, заключается в ином. Энергичное тиллообразование и закупорка полостей сосудов и волокон являются надежной реакцией против высыхания древесины. Эта роль грибной реакции не может быть выявлена на опытах с небольшими образцами древесины, сохнувшими со всех своих открытых поверхностей. Но на живом дереве и даже на кряжах, сохранивших кору, эта защитная реакция должна иметь громадное значение.

Как показали многочисленные исследования ряда авторов (Вакин, 1950а), развитие гриба в древесине возможно только в определенных условиях влажности. Это связано с тем, что вода, заполняя полости трахеальных элементов, ограничивает количество воздуха в древесине и развитие грибов тормозится недостатком кислорода для дыхания (так называемый «влажный иммунитет»). При значительном же высыхании древесины грибы не могут уже расти из-за недостатка свободной воды (так называемый «сухой иммунитет»). Некоторые грибы, преимущественно древоокрашивающие и плесневые, а также и некоторые слабые разрушители (например *Peniophora gigantea* Mass.) способны поселяться в древесине при ее относительно высокой влажности. Другие, к числу которых относятся основные из энергичных древоразрушителей, поселяются только в древесине, где количество влаги уже достаточно низко. При этом, однако, слишком значительное падение влажности древесины также отрицательно влияет на грибы и на некотором уровне сухости древесины, различном для различных грибов, развитие их тоже оказывается невозможным. В соответствии с этим поселение различных грибов на обнаженной поверхности живой древесины подчинено некоторым, более или менее строгим закономерностям.

Эти явления были особенно детально изучены в последнее время А. Т. Вакиным (1950а, 1950б) для свежесрубленной (и, следовательно, еще живой) древесины ряда лиственных пород. Этот автор различает в поведении краевых лиственных пород, лежащих на лесосеке, три стадии: I — задыхание, слагающееся из двух фаз: фазы побурения, при которой в древесине происходят только раневая реакция и некоторые химические процессы окисления, вызывающие изменение ее окраски, и фазы подпара, являющейся первой стадией развития гриба в еще живой древесине. На этой второй фазе в древесине происходят процессы тиллообразования и накопления микоинfiltrатов, вкратце описанные выше. При этом живые клетки древесины в основном отмирают и следующие стадии (II — мрамор и III — мягкая гниль) проходят большей частью в мертвой древесине. Название «мрамор» вторая стадия приобрела потому, что при этом в древесине появляются белые и желтые выцветы, обычно хорошо заметные на буром фоне и более или менее значительно развитые, преимущественно извилистые черные и темнобурые линии.

В поселении грибов на свежесрубленной древесине А. Т. Вакин различает также ряд этапов. Первыми на обнаженной поверхности поселяются грибы-пионеры из группы несовершенных и сумчатых и почти всегда дрожжевые грибы и бактерии. Эти грибы, за редкими исключениями, не способны вызвать растворение одревесневших оболочек, а следовательно, и понизить механическую прочность древесины. Однако неизвестно, отражаются ли различия в физиологии различных грибов и на вызываемой ими грибной реакции древесины. Этот вопрос, представляющий значительный прикладной и теоретический интерес, открыт для будущих исследований. Вслед за первой группой грибов древесина испытывает, по образному выражению А. Т. Вакина, «вторую волну грибной атаки», состоящую в основном из слабых разрушителей, принадлежащих к семействам телефоровых и пластинчатых. Наконец, в последнюю очередь в древесине, обычно уже только в зоне мрамора, появляются грибы третьей группы — сильные древоразрушители из трутовиков-сапрофитов. В срубленной древесине, хранящейся в лесу, эти грибы обычно не поселяются в еще живой древесине, так как для них там слишком мало воздуха. Однако лабораторные опыты показали, что искусственно заражен-

ные ими образцы живой древесины показывают те же процессы «грибной реакции», какие можно наблюдать на лесосеке в древесине, пораженной слабыми разрушителями и, повидимому, плесневыми грибами.

Поселение уже первых грибов на обнаженных поверхностях раскряжеванных стволов, лежащих на лесосеке или хранящихся на складе, вызывает в древесине «грибную реакцию», т. е. образование миконфилтратов и появление тилл. В этих случаях защитная роль этой реакции, естественно, не может иметь никакого значения, так как трудно чем-либо помочь срубленному дереву. Однако процессы, происходящие в древесине, в определенной степени задерживают распространение грибов в толще кряжа. На основании имеющихся данных ход грибной инфекции несколько суммарно в этих случаях можно представить себе в следующем виде. На обоих торцах кряжа образование спор грибов отмечается появлением отдельных бурых пятен и пятнышек, возникающих в участках, где прорастают споры, и гифы гриба внедряются в древесину.

В то время как по всему сечению торца начинается более или менее интенсивная раневая реакция, в этих участках возникает гораздо более энергично идущая грибная реакция. Постепенно, по мере того как разрастаются гифы и появляются новые споры грибов, она охватывает все сечение торца и обычно совершенно маскирует раневую реакцию. Иногда, главным образом в зависимости от условий хранения кряжей, внешняя поверхность торца высыхает быстрее, чем на ней завершается грибная реакция. В этих случаях торцы представляются белыми или серыми, а бурая окраска начинается на некотором расстоянии от поверхности.

Усиленное тиллообразование и закупорка полостей трахеальных элементов миконфилтратами приводит к замедлению поступательного движения гриба в древесине. Однако, поскольку центральные участки ствола (у неядерных пород) в связи с пониженной жизнедеятельностью в ней паренхимных клеток образуют тиллы и миконфилтраты менее энергично, чем внешние слои (заболонь), и, кроме того, содержат в себе больше воздуха, распространение гриба, весьма замедленное на периферии сечения кряжа, усиливается к центру. Так образуется характерное распространение задыхания в виде двух конусов побуревшей древесины, основаниями которых служат торцы кряжа, а острия более или менее совпадают с сердцевинной. Постепенно эти два конуса сливаются и не охваченными грибной реакцией остаются только отдельные участки заболони, прилегающие к неповрежденной коре в середине кряжа. Эта типическая картина задыхания яснее всего выявляется в заболонных и отчасти сплодревесных породах и обычно нарушается в ядровых породах. Ядро древесины, большей частью богатое дубильными веществами, бывает доступно только для специализированных разрушителей (например *Daedalea quercina* Pers. для ядра дуба) и немногих других грибов. Кроме того, процессы высыхания древесины в ядре идут более медленным темпом. Помимо наличия спелой древесины или ядра, ряд других, более или менее случайных причин часто вызывает нарушения правильного хода засыхания. Так, наличие в древесине отдельных сосудов, наполненных воздухом, может привести к быстрому «прорыву» отдельной группы гиф в толщу бревна; в различных участках сечения бревна могут расти грибы, отличающиеся по своим требованиям к кислороду и т. д.

Оценка степени устойчивости срубленной древесины к грибу по проценту содержащейся в ней влаги основана на положении об обратной пропорциональности между содержанием воды и воздуха. Более целесообразно эту оценку производить по количеству воздуха в полостях элементов

древесины. Эту величину, измеряемую в процентах от емкости клеточных полостей древесины, А. Т. Вакин называет воздухозаполнением и предлагает для ее вычисления следующую формулу:

$$L_p = 100 \frac{100 - R (W + 67)}{100 - R (W_s + 67)},$$

где L_p — воздухозаполнение, в процентах от емкости клеточных полостей древесины; R — условный объемный вес, в г/см³, являющийся отношением абсолютно сухого веса образца к его объему при влажности выше точки насыщения волокна; W — влажность образца, в процентах от абсолютно сухого веса; W_s — влажность при точке гигроскопического насыщения клеточных оболочек древесины.

Произведенные этим автором сопоставления между величиной воздухозаполнения и ходом грибного поражения живой срубленной древесины показали очень отчетливую корреляционную связь. Соответствующие данные приведены нами в табл. 25.

ТАБЛИЦА 25

Средние показатели воздухозаполнения полостей здоровой и пораженной древесины (%)

Стадия и фаза поражения	Береза	Осина	Липа	Клен	Дуб	Ясень
Заболонь						
Непораженная (живая) древесина	47.4	72.3	70.6	78.7	—	80.0
Побурение	60.9	80.7	86.6	89.0	61.8	82.0
Подпар	69.8	95.4	89.7	95.3	—	—
Синевя	—	96.0	—	—	86.3	—
Мрамор	78.0	97.3	—	—	87.4	—
Мягкая гниль	76.3	—	—	—	—	—
Ядро						
Нормальное	—	99.3*	—	79.6**	51.4	63.2
Подпар	—	—	—	—	68.4	77.2

Примечание. Одной звездочкой отмечена спелая древесина, двумя — ложное ядро.

Наиболее активно процесс «грибной реакции» идет, естественно, в стволах живых растущих деревьев. Многочисленные наблюдения различных авторов отмечают в местах поранений наличие тилл и образование миконифильтратов, сплошь закупоривающих все полости элементов. На небольших по размеру обнажения древесины ранах эти процессы обычно оказываются достаточными для того, чтобы древесина под участком, охваченным грибной реакцией, сохранила бы высокую влажность, являющуюся самым надежным препятствием для распространения гриба. Такие раны с течением времени зарастают слоями новой древесины, отлагающейся неповрежденным камбием по краям раны, и эти участки заросшей побуревшей древесины сохраняются внутри новых годовичных слоев как свидетельство победы растения над грибом. Но если рана велика или глубока, так что гриб сумеет проникнуть во внутренние слои древесины, где жизнедеятельность паренхимы ослабела, а воздуха больше, победа может остаться за грибом. В этих случаях большей частью возникают те или иные внутренние гнили, приводящие к большему или меньшему разрушению центральной части ствола. При этом могут образоваться забо-

левания типа внутренней краснины («ложного ядра»), напеченной гнили, ситонины, дупла и т. д., в зависимости от вида древесного растения и от вида гриба. Эти заболевания приводят очень часто к ослаблению дерева и в большинстве случаев к понижению технических свойств древесины.

Кроме механических повреждений стволов, проводником грибной инфекции служат и обломанные или отмирающие сучья, опять-таки в тех случаях, когда такой сучок долго не зарастает молодой древесиной и служит местом для испарения влаги из внутрилежащих слоев древесины. Прямые определения воздухозаполнения древесины дуба, пораженного через поломанные сучья грибом *Polyporus dryophilus* Berk., произведенные А. Т. Вакиным (1950а), показали, что имеется тесная связь между развитием гриба и воздухозаполнением. Так, в одной из серий опытов этого автора в здоровой древесине дуба воздухозаполнение составляло 63%, в начале краснины 73%, в краснине 77%, в начале ситонины 81% и в ситовине 81%. Эти данные показывают, что по мере того как древесина теряет через поломанный сук влагу и заполняется воздухом, гриб распространяется в ней все далее и далее.

Одним из наиболее обычных случаев развития гриба в живой древесине является ложное ядро. Проникнув тем или иным путем (через раны на стволе, обломанные сучья или пораженные корни) в центральные участки ствола, гриб распространяется в них до тех пор, пока не достигнет более внешних слоев, в которых высокая влажность ограничит его продвижение. Грибная реакция в этих участках ствола редко достигает той степени интенсивности, которая характеризует грибную реакцию заболони, что, видимо, надо объяснить меньшей жизненной активностью паренхиматических клеток в центре ствола и меньшим количеством пластических веществ в них. В этой угнетенной жизнедеятельности гриба, возможно, повинно и то высокое содержание в древесине углекислоты, на которое нами указывалось выше. Тиллы также образуются не столь обильно, как, например, в нормальном процессе ядрообразования, но тем не менее количество их бывает довольно велико (табл. 26). У некоторых древесных пород, например у бука, на периферии ложного ядра, у границы спелой древесины и заболони, обнаруживается значительное скопление гиф гриба, причем интенсивность грибной реакции в этом слое обычно бывает значительно больше. На поперечном расщеле ствола эта зона видна простым глазом в виде черной каймы вокруг ложного ядра, она обозначается обычно термином «мантель» или «защитная кайма». Подсчеты показали, что количество тилл в мантиле всегда больше, чем во внутренних слоях ядра (табл. 26). По мере увеличения спелой древесины, а также, возможно, и в связи с проникновением новых групп грибов через обламывающиеся сучья грибы могут прорвать мантель, распространиться далее к периферии и вновь замереть, образовав новую черную кайму. Развитие гриба в ложном ядре очень часто не приводит к разрушениям клеточных оболочек, но клетки паренхимы в большей части уже оказываются мертвыми. Отсутствие разрушений клеточных оболочек может быть связано или с особенностями гриба, вызвавшего ложное ядро (хотя некоторые грибы, выделенные из ложного ядра, относятся к группе разрушителей), или же, скорее, с условиями развития гриба в этих участках, где он с неизбежностью должен испытывать некоторое угнетение в связи с ограниченным доступом кислорода. В некоторых случаях, впрочем, ложное ядро может быстро перейти в мягкую гниль или даже в дупло.

Образование черных линий в древесине — характерный признак для многих грибов, распространяющихся в древесине лиственных и, реже,

ТАБЛИЦА 26

Количество тилл в разных частях древесины различных пород

Древесная порода	Процент затиллованных просветов на поперечном срезе	Количество тилл на 1 мм длины сосуда
Восточный бук (ложное ядро) . .	12	2.6
Восточный бук (мантиль)	33	5.7
Белолистка (ложное ядро)	30	—
Каштан (нормальное ядро)	69.5	7.8
Дуб (нормальное ядро)	100	7.1
Белая акация (нормальное ядро) .	100	7.7
Фисташник (нормальное ядро) . .	100	9.2

хвойных пород. В этом отношении микроскопическая картина мантиля бука и черных линий, характеризующих мрамор, как у этой породы, так и у многих других имеет много сходных черт независимо от того, образовались ли эти черные линии в древесине растущего дерева или в срубленной древесине. Большей частью черные линии под микроскопом показывают большое количество гиф гриба, массовое накопление микоинfiltrатов и наличие тилл (в древесных породах, способных к их образованию). Возникновение тилл с несомненностью говорит о том, что такие черные линии возникли еще в живой древесине. Допустимо предположить, что это не является единственно возможным случаем, и в некоторых древесинах черные линии возникают как следствие особенно обильного скопления гиф гриба и продуктов их метаболизма в определенных участках уже мертвой древесины. Условия возникновения черных линий и их значение для гриба (или для древесины растения) еще далеко не ясны. А. Кэмпбелл, написавший серию статей о причинах появления этих образований (Campbell, 1933, 1934; Campbell а. Munson, 1936), а также некоторые другие исследователи склонны рассматривать образование, заключенное внутри этих линий, как псевдосклерозии, отличающиеся от настоящих склерозиев тем, что они в основном состоят из клеток растения-хозяина.

Все описанные выше случаи развития гриба в живой древесине, несмотря на их различия, приводят к мысли, что ферменты, выделяемые гифами, обладают способностью вызывать в живых паренхимных клетках древесины очень энергичную реакцию, биологическое значение которой у растущих деревьев, очевидно, заключается в создании в пораженном участке сплошной закупорки всех элементов древесины как меры против ее высыхания. В очень многих случаях эта реакция оказывается бессильной остановить поступательное движение гриба и он распространяется по растению, ослабляя его или даже приводя к гибели. В других случаях грибная реакция живой древесины оказывает свое положительное действие, и гриб, не имея возможности проникнуть в сырую древесину, защищенную от высыхания плотным слоем затиллованной и пропитанной микоинfiltrатами древесины, влечет жалкое существование на небольшом обнаженном участке и в конце концов погибает. Однако здесь надо обратить внимание еще и на другую сторону «грибной реакции». Выше мы указывали, что эта реакция, может быть, имеет большее значение, чем мера против поселившегося на древесине гриба. Грибная реакция протекает несравненно более энергично, чем раневая реакция, и тем самым

оказывается очень полезной для дерева не только как защита против инфекции, но и как общая защита против высыхания. Поэтому можно думать, что отсутствие грибов на ране, нанесенной стволу, в очень многих случаях могло бы привести к гибели растения, в то время как поселение этих организмов в конечном итоге приводит к заживлению раны. Такое биологическое приспособление могло появиться на заре развития покрытосеменных, так как грибы намного старше этой группы и достоверно констатированы с девона. У хвойных, где раневая реакция приводит к засмолению древесины, необходимость в особой грибной реакции могла и не возникнуть (впрочем и у этих растений поселение грибов — главным образом вида *Fusarium* — значительно ускоряет процесс смолывыделения).

Разрушение грибом мертвой древесины

Разрушение древесины в результате деятельности гиф грибов может иметь место и как следствие инфекции еще живого ствола или бревна с живыми паренхимными клетками и как результат поселения гриба на уже мертвой древесине, более или менее длительное время находившейся на складе или работавшей в изделиях или конструкциях. Эти различия могут сказываться на микроскопической картине разрушения, что иногда дает возможность установить условия, при которых произошло разрушение.

Как правило, поселение гриба в живой древесине приводит к умерщвлению в ней паренхимных клеток. Смерть клеток наступает как последний, завершающий этап грибной реакции. Однако следы жизнедеятельности паренхимных клеток древесины еще относительно долго в ней сохраняются. Наличие обильных миконифилтратов в полостях клеток паренхимы и трахеальных элементов большей частью с несомненностью свидетельствует о том, что поражение началось в еще живой древесине. Но при этом надо считаться с возможностью накопления в полостях элементов древесины и продуктов жизнедеятельности самого гриба уже после того, как клетки паренхимы погибли от тех или иных причин. К сожалению, наши знания о внутренних процессах, происходящих в древесине в результате поселения на ней грибов различных физиологических типов, еще настолько фрагментарны, что многие детали, открываемые микроскопом в разрушенной древесине, могут истолковываться только предположительно. В этом отношении решающим является присутствие тилл, которое может служить бесспорным доказательством, что поражение грибом произошло в живой древесине в тех случаях, когда распределение тилл (например в черных линиях) показывает, что процессы тиллообразования шли в результате грибной реакции.

Имеющиеся данные показывают, что проникновение гиф гриба в убитую (быстрым высушиванием, нагреванием при пропарке или каким-либо ядовитым веществом) древесину обычно приводит к полному исчезновению содержавшегося в ней крахмала, масла или иных пластических веществ. При этом большей частью каких-нибудь заметных микроскопически включений в клетках не обнаруживается и древесина сохраняет свой естественный цвет до того момента, когда разрушение клеточных оболочек станет видимым простым глазом. Отдельные бурые пятна, иногда появляющиеся на такой древесине, под микроскопом оказываются состоящими из скоплений гиф гриба и различных продуктов их жизнедеятельности, большей частью хорошо отличимых от веществ, возникающих при раневой или грибной реакции.

Наконец, в некоторых случаях заражения грибом мертвой древесины ее микроскопическое исследование может показать отсутствие грибной реакции, но наличие раневой. Это возможно в тех относительно очень редких случаях, когда грибное поражение началось в уже мертвой древесине, в свое время долго хранившейся на лесосеке или на складе и претерпевшей при этом сравнительно энергичную раневую реакцию.

Из сказанного ясно, насколько эффективно может быть вдумчивое микроскопическое исследование пораженной древесины, а также и насколько анатому в этом отношении требуются осторожность в заключениях и тщательный анализ наблюдаемой в микроскоп картины.

Внедрение гриба в живую древесину ограничено влажностью ее клеток. При проникновении гиф гриба в сухую древесину их дальнейшее распространение определяется уже в основном анатомическим строением древесины (при одинаковом содержании влаги). Лабораторные исследования, произведенные в строго контролируемых условиях, показали, что для древоразрушающих грибов характерно распространение вдоль волокон, скорость которого превышает скорость распространения поперек волокон в 8—10 раз. Из этого, между прочим, следует и важный вывод, что в деловых сортаментах грибная инфекция в основном идет вдоль волокон и только в меньшей степени поперек их. На этом основании в большинстве инструкций по борьбе с гниением древесины рекомендуется отеска пораженной древесины. Напротив, плесневые грибы, как и грибы синевы (и, вероятно, как все грибы, не разрушающие клеточных оболочек древесины, но растущие за счет питательных веществ ее паренхимных клеток), распространяются и по клеткам лучей и отчасти вдоль волокон. Указанные грибы переходят из клетки в клетку только через поры. Имеющиеся данные показывают, что этот способ перехода свойствен также и некоторым деструктивным грибам, в том числе даже такому активному разрушителю, как *Poria vaporaria*. Лесные коррозионные древоразрушители (например *Fomes igniarius*) характеризуются способностью проделывать в толще вторичных оболочек трахеальных элементов канальцы, через которые главным образом и проходят гифы из одного элемента древесины в другой.

Во многих случаях оказывается важным решить вопрос, насколько далеко от макроскопически заметных гнилых участков могут распространиться гифы грибов. В свое время В. А. Оршанская (1933) указывала, что в совершенно здоровой на вид древесине (бука и ильма) ею были встречены гифы гриба. На этом основании автор рекомендовал производить «микологический контроль» деловой (особенно для ответственных назначений) древесины независимо от наличия внешних признаков поражения. Такое предложение, разумеется, практически неосуществимо, ибо, разрезав древесину на части, чтобы провести ее микроскопическое исследование, мы тем самым сделаем ее негодной для любого практического использования, а взяв образцы на периферии сортамента, останемся в неизвестности — что же происходит во внутренней, деловой части. Однако затруднение здесь только кажущееся, так как проникновение гиф древоразрушающих грибов на значительные расстояния от тех участков, где вызванные ими разрушения уже устанавливаются макроскопически, — явление весьма редкое. Обычно отдельные гифы гриба распространяются от сильно разрушенных участков не более чем на 5—10 см. Случайное же распространение гиф плесневых или древоокрашивающих грибов не может иметь никакого значения и, кроме того, тоже возможно только в очень редких случаях.

Опытов по изучению особенностей в распространении гиф грибов в древесине до сих пор проведено еще очень мало. Вполне возможно, что указанные выше типы распространения не единственные, и вопрос этот требует дальнейших исследований.

Еще менее изучены особенности разрушения клеточных оболочек. Хотя имеется значительное количество описаний разрушенной грибом древесины, тем не менее в большинстве работ описываются только конечные стадии этого процесса. Как известно, согласно установленной в 1926 г. Фальком закономерности, все гнили могут быть отнесены к двум

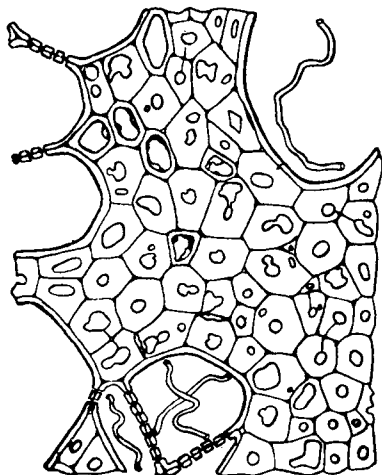


Рис. 52. Разрушение древесины восточного бука (*Fagus orientalis*) под действием гимногиф гриба, вызывающего появление в толще клеточных оболочек канальцев и дырочек. Тип разрушения, близкий к коррозионному типу Фалька. Поперечный срез.

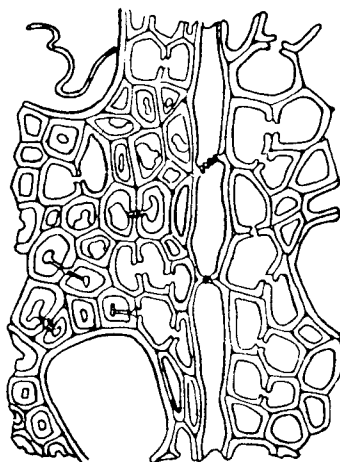


Рис. 53. Разрушение древесины восточного бука (*Fagus orientalis*) под действием гимногиф гриба, вызывающего постепенное растворение клеточных оболочек. Тип разрушения, близкий к деструктивному типу Фалька. Поперечный срез.

типам: деструктивному, связанному с разрушением грибом целлюлозных частей клеточной оболочки, и коррозионному, при котором сначала разрушаются инкрустирующие вещества. Первый тип в основном характеризует собой лесных древоразрушителей, в том числе многих паразитов, второй преимущественно связан с энергичными разрушителями деловой древесины из группы домовых грибов. Хотя это подразделение, может быть, и несколько схематично, все же оно в основном подтверждается наблюдениями.

Часто указывается, что микроскопическая картина разрушения древесины в основном также сводится к двум типам: появлению в толще клеточных оболочек элементов древесины канальцев и дырочек (рис. 52) и постепенному растворению и утончению клеточных оболочек (рис. 53). Первый тип при этом связывается с коррозионным типом гнили, второй — с деструктивным. Вопрос этот является одним из наименее изученных в патологической анатомии древесины, что нельзя не признать удивительным, учитывая, какое громадное количество микроскопических анализов

пораженной древесины делается ежегодно во всем мире. Значение этого вопроса очень велико, так как очевидно, насколько может быть важной при любой экспертизе пораженного грибами лесоматериала возможность

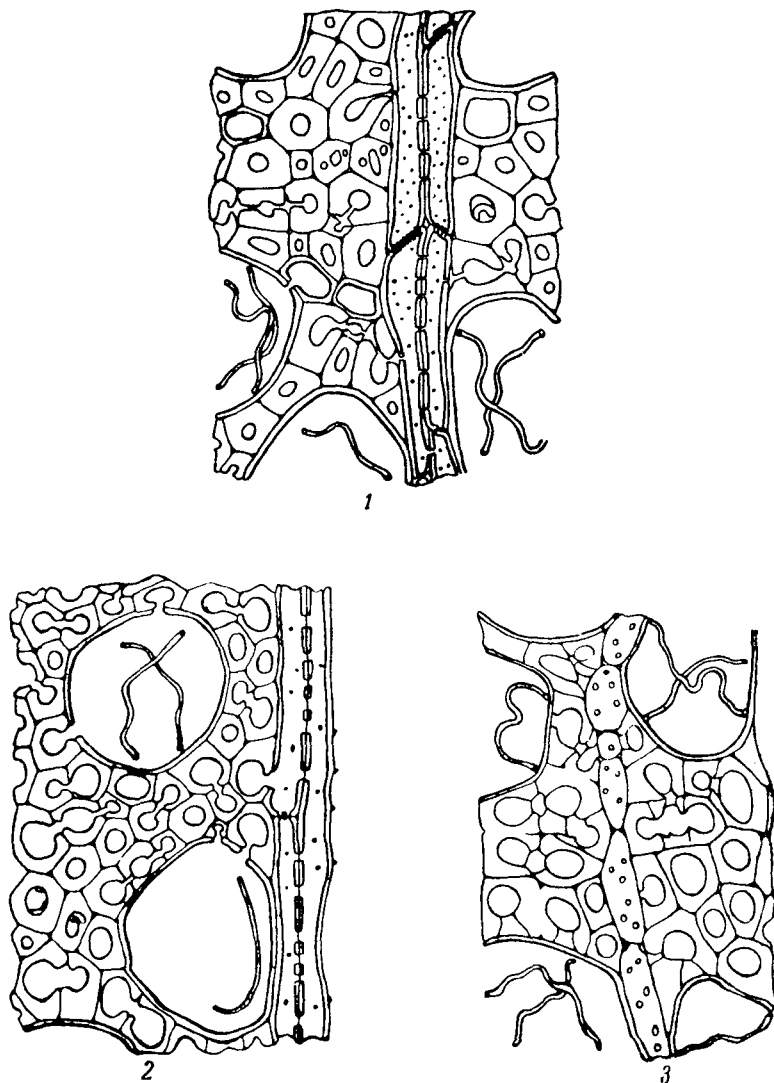


Рис. 54.

1 — разрушение древесины восточного бука (*Fagus orientalis*) под действием гриба, растворяющего полости пор волокон; первая стадия; поперечный срез; 2 — то же, следующая стадия гнили; 3 — то же, последняя стадия гнили.

определения если не вида, то хотя бы типа гриба по микроскопической картине разрушения.

К сожалению, нам не известны исследования, произведенные в этом направлении в строгих условиях лабораторного опыта в достаточно больших масштабах (как по количеству грибов, так и по разнообразию древесины). Однако имеющиеся данные показывают, что количество типов клеточных разрушений, которое может быть встречено при исследовании

в природе, достаточно велико. На рис. 54 показаны различные стадии своеобразного разрушения клеточной оболочки, встреченного в некоторых образцах гнилой буковой крепи из западной Грузии. Разрушение древесины здесь начинается в каналах и камерах окаймленных пор, которые все более и более расширяются. На последующих стадиях этого процесса возникает также расширение полостей волокнистых трахейд и растворение оболочек клеток лучей. Кроме «гнили по окаймленным порам», могут быть встречены и иные модусы разрушения клеточных оболочек, например появление трещин в толще вторичной оболочки (рис. 55). Насколько эти различные картины разрушения клеточной оболочки характерны для определенных видов грибов или зависят от состояния гриба в древесине, сказать в настоящее время трудно.

Весьма обычным является полное сохранение всех особенностей структуры у образцов, которые с несомненностью были почти целиком разрушены (сминались или крошились под пальцами). В этих случаях самые элементарные реакции на одревеснение (например окраска сафранином) показывают более или менее полное раздревеснение, которое, повидимому, происходит без каких-либо нарушений целостности клеточных оболочек. Исследования этих особенностей в разрушении древесины — важная и первоочередная задача.

Насколько можно судить по наблюдаемой в микроскоп картине, разрушения клеточных оболочек производятся ферментами, выделяемыми гифами грибов, даже не находящимися в непосредственном контакте с разрушаемыми оболочками. В некоторых случаях, впрочем, разрушения производятся и самими гифами, пронизывающими клеточные оболочки. Здесь также естественно предположить, что отверстия скорее возникают путем растворения, чем механического продавливания или пробурывания, хотя Э. Гойман (Gäumann, 1946) показал, что, например, для картофеля можно допустить механическую пробивку кожицы клубней, при которой гифы гриба развивают давление до 89.4 кг на 1 см.² Вполне возможно, что эти давления достаточны для продырявливания некоторых тонких клеточных оболочек и, вероятно, более чем достаточны для того, чтобы пробить пленку поры.

Вопрос о влиянии на разрушаемость древесины количества содержащихся в ней пластических веществ имеет очень долгую историю. Многие авторы (например Яценко-Хмелевский и Конюшевская, 1938) считают, что эти различия не могут оказать заметного влияния на стойкость древесины. С другой стороны, такой бесспорно авторитетный миколог, как Э. Гойман, утверждает, что повышенное содержание крахмала понижает стойкость древесины, и, например, по его наблюдениям (Gäumann, 1936), древесина бука после семенного года (когда содержание пластических веществ в ней падает) меньше разрушается грибом, чем перед семенным годом. Этот же автор (Gäumann, 1932, 1946) выдвинул положение, что в различные времена года клеточные оболочки элементов древесины

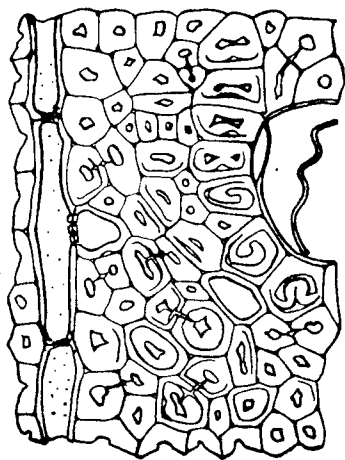


Рис. 55. Появление трещин между первичной и вторичной оболочками волокон либриформа у восточного бука (*Fagus orientalis*) под влиянием гиф гриба. Поперечный срез.

(во всяком случае некоторых пород) находятся в особом физико-химическом состоянии, в результате чего древесина, срубленная в разные сроки, в лабораторных испытаниях показывала различные потери в весе под действием ряда грибов. Максимальная стойкость древесины, по мнению Э. Гоймана, достигается при рубке зимой, минимальная — весной и в начале лета. Данные эти, возможно, нуждаются в проверке.

Распознавание гиф гриба в древесине при некотором навыке оказывается весьма несложным делом. На плохих срезах обрывки клеточных оболочек могут иногда быть спутаны с гифами, но все же даже самые тонкие бесцветные гифы своими очертаниями и особым облеском всегда отличаются от частей клеточной оболочки древесины. При необходимости, однако, можно и окрасить нити гриба в древесине. Способов окраски было предложено очень много и можно считать, что нет ни одного красителя, который одинаково хорошо красил бы гифы всех грибов. Разработанный Л. И. Курсановым (1931) метод окраски гиф в анилиновой синьке с молочной кислотой представляется наилучшим, но при необходимости можно испробовать и другие, описанные хотя бы в руководстве Н. А. Наумова (1932), на которое мы ссылались в главе второй.

Иногда при исследовании старых образцов пораженной древесины, имеющей совершенно бесспорные внешние признаки полного разрушения, исследователю не удается найти хотя бы обрывки грибных нитей. В нашей практике, помимо указанных случаев, «исчезновение» гиф отмечалось и в готовых препаратах, в которых в момент их изготовления наблюдались очень характерные картины распространения гиф гриба по тем или иным элементам древесины. Спустя год повторный просмотр препаратов установил почти полное исчезновение в них гиф. Возможно предположить наличие в этих случаях процесса «истлевания» гиф гриба в результате, быть может, чисто физико-химических причин или их «растворение». Вопрос этот, насколько нам известно, никем систематически не изучался. Толстые темноокрашенные гифы, характерные для определенных стадий развития внутридеревого мицелия некоторых грибов, напротив, как будто всегда сохраняются неопределенно долго, так как их легко обнаружить даже в препаратах, хранившихся десятилетиями. Такие гифы довольно обычны и в шлифах ископаемых древесин. Учитывая, что процесс фоссилизации до своего полного завершения (после чего и древесина и содержащийся в ней гриб окремневают) требует, вероятно, десятилетий и столетий, можно полагать, что некоторые гифы гриба надежно консервируются в древесине.

Микроскопические исследования древесины, пораженной насекомыми, обычно не производятся, так как размер ходов, просверливаемых личинкой, несоизмеримо велик по сравнению с размерами клеточных отделностей древесины, чтобы оказать на эти последние какое-либо влияние. Исключение составляют некоторые жуки (из нашей энтомофауны — виды *Lyctus*), откладывающие яйца в полости сосудов; поэтому выбор древесины для заселения этими жуками в значительной мере обусловлен размером просветов сосудов (Clarke, 1938). Имеющиеся данные о связи содержания в древесине крахмала с разрушением ее некоторыми насекомыми (например Cummins a. Wilson, 1935), повидимому, недостаточно убедительны.

Глава девятая

ИССЛЕДОВАНИЕ ДРЕВЕСИНЫ ДЛЯ ЦЕЛЕЙ ЭКОЛОГИИ И ЛЕСОВОДСТВА

Связь между внешними условиями и шириной годичного кольца

Исследования в области экологической анатомии древесины представляют некоторые специфические трудности, без учета которых работа в этом направлении может оказаться совершенно неплодотворной. Первая из этих трудностей заключается в самих объектах исследования — многолетних деревьях, с которыми невозможны (во всяком случае в пределах творческой жизни одного исследователя) эксперименты с точной дозировкой изучаемых факторов. Поэтому все объекты для такого рода наблюдений могут быть выбираемы только в природной обстановке (включая сюда, разумеется, и искусственные насаждения) при всем том многообразии факторов внешней среды, которое всегда будет характеризовать любое многолетнее насаждение. В этих условиях очень трудно выделить те основные экологические и физиологические особенности изучаемого древесного растения или какой-либо их группы, которые определяют собой тот или иной тип структуры древесины. Плодородие почвы, обеспеченность почвенной влагой, интенсивность транспирации и ассимиляции, свет, температура, ветер могут оказывать влияние на соотношение тканей и размер элементов древесины. Совокупное действие этих факторов создает для определенных типов лесных насаждений специфическую структуру древесины, в какой-то мере изменяющуюся в различные по метеорологическим условиям годы. Эта структура может меняться под влиянием различного рода лесохозяйственных воздействий или закономерностей роста насаждения. Однако для того, чтобы выявить закономерности, управляющие формированием древесины, необходимо иметь более или менее отчетливое представление о влиянии, оказываемом отдельными из перечисленных выше факторов.

Второй трудностью является значительное количество тех клеточных элементов, которые будут изменяться под действием тех или иных факторов внешней среды. При этом надо учитывать, что эта масса тканей подчинена своим закономерностям роста и развития в связи со специфическими условиями питания и роста дерева на отдельных этапах его онтогенеза. Выше, в главе четвертой, мы в общих чертах обрисовали основные из этих закономерных изменений размера и объема отдельных элементов древесины по двум осям дерева. Кроме этих изменений, приходится учитывать, что строение древесины может быть различным и в пределах одного годичного слоя в разных местах окружности ствола. Эти различия могут обуславливаться как неодинаковым нагревом ствола, так и нерав-

номерным развитием корней и, особенно, кроны. Весьма трудно при этом разобраться в возникающих изменениях и уловить в массе варьирующих деталей те закономерности, которые обязаны своим появлением действию определенных факторов внешней среды.

В связи с этим работ в области экологической (в широком смысле слова) анатомии древесины относительно мало, а полученные данные во многих случаях весьма неопределенны. Исключение составляют исследования величины прироста (ширины годичного слоя) в зависимости от внешних условий. Однако экологическая анатомия в целом является весьма важным разделом лесоведения. Такие признаки, как количество сосудов, толщина клеточных оболочек волокон, соотношение толстостенных и тонкостенных элементов, длина волокон, общий удельный объем паренхимных тканей и некоторые другие, в основном определяют собой технические свойства древесины. Поэтому выявление закономерностей, управляющих изменениями этих признаков в определенных условиях среды под влиянием тех или иных лесорастительных факторов, — весьма важная задача. Только на основе этих закономерностей возможно направленное воспитание древесных растений с целью получения наиболее высококачественной древесины, что в конце концов в большинстве случаев составляет основную задачу рационального лесоводства.

Одним из наиболее дискуссионных в области экологической анатомии является вопрос о влиянии различного рода факторов на величину годичного прироста в толщину у пород умеренных широт. Ширина годичного слоя прироста — один из наиболее чутких признаков, немедленно реагирующих на изменение условий произрастания дерева. Естественно, что этот хорошо доступный наблюдению признак давно привлекал внимание ботаников и лесоводов. Хотя ширина годичных колец является бесспорно анатомическим признаком, все же многие исследования в этом направлении выходят за рамки анатомии древесины. Прирост в толщину наряду с приростом по высоте определяет собой производительность лесных насаждений. Поэтому естественно, что изучение данного вопроса ведется уже давно. С этой точки зрения измерение ширины годичных колец является объектом лесной таксации, выделившейся в особую науку около столетия назад. Произведенные в огромном количестве во всех странах мира измерения прироста древесины позволили выявить ряд более или менее устойчивых связей между приростом, с одной стороны, и почвой и типом насаждений, с другой, на основе которых составляются различного рода справочные таблицы, позволяющие таксировать лесные насаждения самого различного породного состава.

Несмотря на такие бесспорные результаты, даже в этом вопросе в наших знаниях имеются многие важные пробелы, путь к заполнению которых далеко еще не ясен. Каждая древесная порода характеризуется определенной, присущей ей энергией роста. Например, самшит и кизил всегда образуют очень узкие слои прироста, в то время как тополи, платаны, эвкалипты и некоторые другие деревья способны образовывать широкие годичные кольца шириной в 1 см и более. Эта способность, однако, всегда ограничена условиями произрастания и может быть выявлена только при максимально благоприятном сочетании факторов внешней среды. Любое ухудшение внешних условий, постоянное для данного экземпляра определенного вида или временное в связи с неблагоприятным сочетанием метеорологических факторов или угнетением под влиянием соседних деревьев, сказывается на энергии роста и приводит к образованию узких годичных колец. На энергию прироста оказывают также влияние

и некоторые особенности развития самого растительного организма; так, для многих пород неоднократно отмечалось падение прироста в толщину после семенных лет. Это падение обычно связывают с тем, что растение расходует все свои запасы пластических веществ на образование семян и поэтому не располагает достаточным материалом для построения нового широкого слоя древесины, даже если внешние условия и благоприятствовали бы этому.

Однако разграничение всех этих разнообразных влияний представляет значительные трудности, которые с особой ясностью выявились при обсуждении вопросов о применении данных ширины годичных колец для установления климатов прошлого. В чередовании широких и узких колец деревьев хотели видеть отражение чередования засушливых и влажных фаз климата. Тем самым многолетние деревья могли бы раскрыть записанную в их годичных слоях прироста историю климата за многие десятилетия или даже столетия. Поднятый в конце XIX в. русским метеорологом Шведовым вопрос о связи между метеорологическими условиями года и шириной образованных за этот период колец, стал усиленно разрабатываться в США и некоторых других странах. Сам по себе факт сокращения роста в неблагоприятных погодных условиях года не вызывает сомнений, так же как и то общее влияние, которое метеорологические агенты (в первую очередь осадки и температура) оказывают на прирост. Однако спорным остается вопрос, в какой мере те или иные факторы и особенно условия роста насаждения могут накладываться на влияние факторов климата. Этой теме посвящены очень многие исследования, обзор которых относительно недавно был сделан Глоком (Glock, 1941). Были предложены специальные методы обработки средних данных о ширине годичных колец для установления зависимости между климатом и приростом. Тем не менее все еще не ясно, насколько данные о толщине годичных колец в многолетнем стволе могут интерпретироваться как показатель напряженности того или иного метеорологического агента (в основном осадков) в прошлом. Многочисленные работы, проведенные в этом направлении (обозначаемом обычно как «биогеохронология») в США Мак-Дуголлом и его учениками, своей поверхностной методикой и поспешными и мало обоснованными выводами скорее запутали, чем разъяснили этот вопрос.

Тот факт, что дерево в неблагоприятных для данного вида внешних условиях образует узкие годичные кольца, отмечен в науке очень давно (с XVI в.), и высказанное в таком общем виде это утверждение представляется бесспорным. Уменьшение ширины годичных колец может быть констатировано на очень большом материале, например при продвижении с юга на север, от более благоприятных лесорастительных условий к менее благоприятным. Так, по ГОСТ 4631-49 «Показатели физико-механических свойств древесины», основанном в своей первой части на обобщении очень обширного материала испытаний, проведенных по единой методике, можно усмотреть характерные различия в ширине годичных слоев у сосны из различных климатических зон СССР. Эти показатели приведены нами в табл. 27.

Уточнение понятия «неблагоприятные условия» часто оказывается довольно затруднительным. В свое время Р. Гартиг выдвинул для объяснения связи между внешними условиями и приростом и анатомическим строением древесины так называемую «теорию питания». Он утверждал, что ширина годичных колец и соотношение отдельных тканей в них зависят от трех факторов: плодородия почвы, испарения воды кроной и интенсивности ассимиляции. Чем больше транспирация, тем больше образуется

ТАБЛИЦА 27

Средняя ширина годовичных слоев сосны (*Pinus sylvestris*) из различных климатических зон СССР
(По ГОСТ 4631-49)

	Кольский полу- остров	Север Европей- ской части СССР	Центральные районы Европей- ской части СССР	УССР	Урал	Западная Си- бирь	Восточная Си- бирь	Хабаровский край
Число годовичных слоев в 1 см	14.0	10.3	6.4	5.1	7.0	6.9	11.2	7.0

сосудов или крупнокалиберных тонкостенных трахеид, в то время как нормальная транспирация и наибольшая ассимиляция приводят к наибольшему развитию механической ткани и, следовательно, к образованию наиболее тяжелой древесины.

Безусловно, подход Гартига к решению проблемы связи внешних условий со строением древесины принципиально правилен. Однако его «теория питания» была разработана главным образом на основании умозрительных соображений, не подкреплённых достаточно обширным и достаточно обоснованным экспериментальным материалом. Высказанная в такой общей форме, эта теория мало чем могла помочь в выяснении вопросов лесоводства, заинтересованного в выращивании высококачественной древесины. Многочисленные исследования, опубликованные за 70 лет, истекшие с момента публикации первых работ Р. Гартига, немного прибавили к решению вопроса, и только за последнее время в работах советских ученых намечены пути к раскрытию тех закономерностей, которые управляют образованием древесины в различных условиях внешней среды.

Зависимость между шириной годовичного кольца и объемом водопроводящих тканей в древесине

Одним из основных вопросов «экологического древесиноведения» является вопрос о связи между шириной годовичного кольца и его анатомическим строением. Давно установлено, что для хвойных пород уменьшение ширины годовичных колец приводит к уменьшению объема ранней древесины, так что объем поздней древесины относительно возрастает. Однако это правило имеет все же многочисленные исключения, и при обработке значительного количества наблюдений сплошь и рядом эта связь является слабо или даже вовсе не наблюдается. Некоторые исследователи (Мелехов, 1932, 1934а, 1934б; Мелехов и Стрекаловский, 1934; Стрекаловский, 1939, 1949) показали, что в ряде случаев, напротив, ширина поздней зоны в широких кольцах относительно возрастает. Еще более сложным этот вопрос является для лиственных пород. Немецкими лесоводами прошлого столетия было сформулировано общее правило, по которому для лиственных пород характерна обратная зависимость: с уменьшением ширины годовичного кольца увеличивается общая площадь, занимаемая сосудами (и, следовательно, возникает более легкая древесина). При этом у кольцесосудистых пород реакция на уменьшение

ширины годичного слоя («реакция на угнетение») приводит к более или менее полному выпадению поздней древесины, и годичное кольцо иногда целиком состоит только из кольца просветов. Произведенные Паулом в 1930 г. наблюдения над некоторыми североамериканскими древесными породами привели автора к такому же выводу, причем он отметил, что эта зависимость между шириной годичного слоя и объемом сосудов более отчетливо выражена у кольцесосудистых пород и менее отчетливо у рассеяннососудистых. Что такая закономерность может действительно очень часто иметь место, нетрудно убедиться из рассмотрения многочисленных опубликованных данных. Так, для ясеня Коллман в 1941 г. и М. С. Гзырян в 1950 г. показали, что количество сосудов, составляющих в очень широких кольцах всего около 4% от общего объема древесины, в узких кольцах повышается иногда до 34%, т. е. более чем в 8 раз. Даже поверхностные наблюдения с лупой над древесиной кольцесосудистых пород приводят в большинстве случаев к убеждению в том, что узкие кольца характеризуются большим объемом сосудов, чем широкие.

Аналогичные данные для рассеяннососудистых пород были приведены недавно Г. Эриксоном (Erickson, 1949) для тюльпанного дерева и несколько ранее А. А. Яценко-Хмелевским для восточного бука (1946), хотя последний автор и отметил у некоторых деревьев (особенно в молодой древесине) наличие узких колец с очень незначительным содержанием сосудов.

Из указанных фактов иногда делались выводы о том, что относительное увеличение количества сосудов у лиственных пород при уменьшении ширины годичного кольца является общим правилом, «нормой реакции на угнетение» независимо от того, какие причины вызывают это уменьшение энергии прироста. Это заключение имеет огромное прикладное значение, так как большее или меньшее количество сосудов, как мы это увидим далее, оказывает весьма значительное влияние на многие физико-механические свойства древесины. Следовательно, если ширина кольца была бы постоянно ассоциирована с определенным объемом сосудов, то по этому признаку можно было бы оценить (хотя бы и в общем виде) и технические свойства древесины. Поскольку для большинства пород ширина годичных колец является наиболее четким признаком древесины, почти всегда доступным наблюдению и измерению, то эта возможность представляла бы очень большой интерес.

Однако наличие этих связей уже давно ставилось под некоторое сомнение. Так, в 1948 г. А. А. Яценко-Хмелевский, излагая имеющиеся по этому вопросу данные, писал, что «нормальный» тип реагирования годичного кольца на угнетение, т. е. связанный с выпадением или сокращением объема поздней древесины, наиболее часто встречается, но не является единственно возможным случаем.

Последующие исследования показали, что во всяком случае для некоторых пород зависимости между шириной годичного слоя и объемом сосудов не наблюдается. М. С. Гзырян, детально исследовавшая этот вопрос для древесины тополей (1950а), установила, что у этой древесной породы нет закономерной связи между шириной годичного кольца и количеством плотной массы древесины (т. е. объемом клеточных оболочек). Чтобы при исследовании этого вопроса устранить влияние случайных факторов, связанных с конкретными условиями роста отдельных деревьев (особенно различных у тополей, растущих в искусственных посадках большей частью одиночными деревьями), было прослежено содержание сосудов в годичных кольцах различной ширины у одного и того же

деревя. Исследуемые годовичные кольца брались в интервале 4—5 лет, чтобы избежать влияния возраста. Некоторые из полученных данных приведены в табл. 28. В этой таблице можно усмотреть наблюдающуюся иногда тенденцию к увеличению количества сосудов в узких кольцах, но выраженную недостаточно отчетливо.

ТАБЛИЦА 28

Соотношение между относительным объемом сосудов и шириной годовичных колец у одного и того же дерева (тополя)

	№ дерева							
	27	11a	177	90	91	106	178	149
Соотношение ширины годовичных колец	1:2	1:2	1:2	1:4	1:5	1:6	1:8	1:11
Соотношение удельного объема полостей сосудов в годовичных кольцах . . .	1.0:0.9	1.0:1.1	1.0:1.6	1.0:1.0	1.0:1.0	1.0:1.3	1.0:1.2	1.0:1.5

У разных деревьев этой зависимости не наблюдается вовсе. Так, у одного из исследованных деревьев, растущего в непосредственной близости от родника (так что вода выбивалась из-под его корней) и, следовательно, находившегося в условиях избыточного увлажнения, в годовичном кольце шириной 8 мм удельный объем полостей сосудов составлял 45.5%, в то время как у другого тополя, растущего на сухих склонах, годовичное кольцо шириной 2.5 мм имело 16% полостей сосудов.

В 1949 г. Н. И. Стрекаловский произвел обширные испытания физико-механических свойств древесины северной березы. В его работе не приводятся какие-либо анатомические показатели, но данные по объемному весу древесины для этой породы могут быть с некоторым приближением признаны отвечающими данным о количестве сосудов. Сопоставление величин объемного веса с шириной годовичных колец (табл. 29) показывает, что для березы увеличение ширины годовичного кольца сопряжено с уменьшением объемного веса (т. е. увеличением количества сосудов). Таким образом, для этих пород существует зависимость, обратная той, которая была установлена у бука или у тюльпанного дерева, причем эта зависимость выражена вполне отчетливо.

ТАБЛИЦА 29

Связь между шириной годовичных слоев и объемным весом древесины северной березы

	Ширина годовичных слоев (мм)									
	0.70—1.0	1.00—1.3	1.31—1.6	1.61—1.9	1.91—2.2	2.21—2.5	2.51—2.8	2.81—3.1	3.11—3.4	3.41—3.7
Количество испытаний	10	53	90	129	40	—	32	19	—	5
Средний объемный вес	0.637	0.621	0.617	0.605	0.573	—	0.550	0.536	—	0.524
Среднее квадратное отклонение . .	0.027	0.035	0.038	0.045	0.043	—	0.033	0.031	—	0.013
Средняя ошибка	0.008	0.005	0.004	0.004	0.007	—	0.006	0.007	—	0.006

Ключом к решению этого вопроса, важность которого мы подчеркивали выше, послужили исследования В. Е. Вихровым древесины дуба (1950, 1952), который установил, что древесины дубов, произрастающих в различных лесорастительных условиях (в пределах Теллермановского лесничества Воронежской области), отличаются между собой не только некоторыми количественными признаками, но и типом реакции на угнетение. Так, оказалось, что в вполне благоприятных условиях (нагорный ясеневый дубняк — *Fraxineto-Quercetum caricoso-egopodiosum*) дуб образует широкие годичные кольца (2.0—2.5 мм в средней части сечения ствола), в пределах которых от 66 до 72% занято поздней древесиной. На солонцовых почвах, в дубовых колках, выросших среди солонцовой поляны, в изреженном низкостелетном насаждении (*Quercetum salinum*), годичные кольца значительно уже: в среднем 1.26—0.98 мм. При этом, однако, процент поздней древесины у них мало отличается от процента поздней древесины у нагорного дуба и составляет для узких годичных колец (0.98 мм) 65.4. Наконец, в третьем типе дубовых насаждений, в пойменном дубняке (*Quercetum Fontinale*), растут дубы, у которых ширина годичных колец почти одинакова с нагорным дубом, но процент поздней древесины в среднем на 8—12 выше, чем у нагорного и солонцового.

Микроскопические наблюдения подтвердили эти различия (табл. 30), показав, что и в количестве сосудов и в удельном объеме их полостей существуют заметные отличия между дубами, выросшими в различных условиях.

ТАБЛИЦА 30

Количество и удельный объем сосудов в древесине дубов, выросших в различных условиях

		Нагорный дуб			Солонцовый дуб		
		среднее	среднее квадратное отклонение	средняя ошибка	среднее	среднее квадратное отклонение	средняя ошибка
Количество сосудов на 1 см ²	ранняя древесина . . .	982.0	496.0	70.0	1083	199.0	36.6
	поздняя древесина . .	7598	2880	442	12635	4520	796
Удельный объем сосудов (%)	ранняя древесина . . .	44	16	1.73	42	15.8	2.00
	поздняя древесина . .	10	4.32	0.5	19.2	7.6	0.96

Эти различия в структуре древесины и в ее «норме реакции» В. Е. Вихров сумел вполне удовлетворительно объяснить анализом условий роста деревьев в насаждениях различных типов. Он указывает, что в солонцовой дубраве весной стволы дуба в разреженном древостое нагреваются лучами солнца, а осенью, при похолодании, напротив, подвергаются действию более низких температур, чем деревья в лесу в сомкнутых насаждениях. Весеннее прогревание стволов способствует более раннему пробуждению камбия сравнительно с камбием нагорного дуба и отложению ранней части годичного слоя. В то же время осенние похолодания, более ранние и резкие, чем в сомкнутых древостоях, препятствуют обра-

зованию поздней древесины. Этот своеобразный тепловой режим роста солонцового дуба, весьма отличный от режима роста в нагорных и пойменных дубравах, должен был, повидимому, привести к образованию годичных слоев с небольшим процентом поздней древесины. Кроме того, необходимо принять во внимание, что у солонцового дуба ранняя древесина годичного слоя образуется при достаточно высокой влажности почвы, а поздняя — при недостатке в почве влаги для развития растений.

Весьма отличны условия роста нагорного дуба от условий роста дуба, выросшего в пойме. С одной стороны, здесь деревья полностью удовлетворяли свою потребность во влаге, а с другой, произрастали на бедной почве и испытывали затенение верхним пологом.

Вихров не проводил специальных экспериментов, которые могли бы позволить сопоставить различия в структуре с выраженными в цифрах различиями во внешних условиях. Однако указываемые им факторы роста настолько очевидны для тех резко отличных между собой типов насаждений, в которых им был собран материал для анатомического исследования, что выводы не вызывают сомнений.

Изложенные нами данные этого автора позволяют утверждать, что даже для такой характерной кольцесосудистой породы, как дуб, не может быть дано общего правила об увеличении относительного объема сосудов при уменьшении ширины годичного слоя. Все попытки такого рода сопоставлений, произведенные без детального физиологического анализа условий роста и поступления и расходования воды в дереве, не могут привести к положительным результатам. Существуют, конечно некоторые средние условия для насаждений, растущих в благоприятных (или, во всяком случае, «нормальных») для данной породы условиях. В этих средних условиях для большинства пород существует и некоторая «средняя норма реакции» на угнетение. Она заключается для лиственных в уменьшении общего количества механической ткани и сохранении, в рамках образовавшегося узкого годичного кольца, той общей площади сечения водопроводящих путей, которая характерна для «нормальных» (широких) годичных колец данной породы. При этом, естественно, образуется годичное кольцо со значительным количеством просветов и, следовательно, получается легкая, малопрочная древесина. Физиологический смысл этой реакции, надо думать, связан с тем, что облиственность кроны в неблагоприятных условиях или в неблагоприятные годы уменьшается непропорционально уменьшению объема прироста древесины и остается достаточно высокой. Связь листьев с образованием сосудов в стебле у травянистых растений с несомненностью была показана для многих объектов В. Г. Александровым и О. Г. Александровой (1929). Наличие этих связей для древесных растений не подлежит сомнению, хотя экспериментальных доказательств индуцирования листьями камбия к отложению сосудов мы не имеем. Тесные аналогии в структуре, существующие между листьями и стеблями у ряда древесных растений, были в свое время показаны В. Г. Александровым и А. С. Тимофеевым (1923). К сожалению, подобного рода эксперименты (осуществление которых, особенно с молодыми деревьями, не представило бы непреодолимых затруднений) до сих пор произведены не были. У кольцесосудистых пород, где крупные просветы образуются в начале вегетации, вероятно, в основном за счет веществ, накопленных в прошлом году, эта реакция особенно понятна, так как дерево начинает испытывать угнетение в большинстве случаев тогда, когда кольцо просветов уже образовалось.

Однако если для многих пород такой тип реакции наиболее обычен,

он отнюдь не единственный. Напротив, как мы видели, у северной березы и, повидимому, у тополей такая реакция вообще отсутствует и широкие кольца здесь в большинстве случаев (во всяком случае для северной березы) содержат больше сосудов. Также характерен факт, что у бука отсутствие «средней» для этой породы реакции на угнетение показывают, как правило, молодые растения, условия существования которых (как по световому, так и по водному режиму) значительно отличаются от условий существования взрослых деревьев. Нам кажется несомненным, что физиологический анализ или даже тщательные фенологические наблюдения могли бы раскрыть причину этих явлений.

Факт относительного уменьшения ранней древесины в узких годичных кольцах хвойных, для этой группы растений являющийся наиболее обычной реакцией на уменьшение энергии прироста, не имеет достаточно обоснованного физиологического объяснения. Нужно все же учитывать, что голосеменные и особенно хвойные, очень далекие в эволюционном отношении от двудольных, отличаются и некоторыми специфическими физиологическими свойствами, еще далеко полностью не вскрытыми.

В свете всего изложенного становится очевидным, что нет и не может быть каких-либо закономерных зависимостей между шириной годичного слоя и удельным объемом в нем водопроводящих тканей. Поэтому делавшиеся иногда попытки установить корреляционные связи (большей частью выражающиеся в виде более или менее сложных математических «эмпирических формул») между шириной годичного слоя и объемом пустот в нем (главным образом выраженном в величинах объемного веса древесины) лишены смысла. Получающиеся иногда довольно тесные зависимости всегда отражают некоторые средние свойства того насаждения, из которого был получен материал для исследования. Как общая закономерность для какой-либо древесной породы в целом эти формулы не могут иметь никакого значения. Для определенного насаждения определенного бонитета и типа такие формулы могут отражать некоторые действительно существующие связи, но степень точности их всегда будет нарушаться многочисленными отклонениями в особенностях роста и развития отдельных деревьев, связанными с микроклиматическими и микропочвенными условиями.

Влияние факторов внешней среды на общую характеристику древесины

Выше мы рассмотрели один вопрос, который может считаться основным в экологической анатомии древесины, — о связи между шириной годичного кольца и объемом водопроводящих тканей в древесине. Однако представляют интерес и другие стороны воздействия внешних условий на структуру древесины. Поэтому необходимо ознакомиться, во-первых, с различиями, которые могут встретиться в одном и том же годичном кольце на одном уровне от почвы, но на разных сторонах ствола, во-вторых, с данными о влиянии угнетения на другие качественные и количественные признаки древесины, и, наконец, в-третьих, с данными о различиях в строении древесины у одной породы в тех кольцах, которые, не различаясь по ширине, образовались в различных внешних условиях. Материалов по указанным выше вопросам еще меньше, чем о связи количества сосудов с шириной кольца, что в первую очередь вызвано теми трудностями в эколого-анатомическом исследовании древесины, о которых мы говорили в начале этой главы.

В одном и том же годичном кольце на сторонах ствола, обращенных к разным сторонам света, древесина может иметь различное строение. Этот вопрос очень детально был изучен Н. Л. Коссович (1935) для сосны. Она установила, что на южной стороне ствола первые 30 лет просветы трахеид больше, чем на северной стороне, но в последующем эта разница сглаживается. Указанное исследование было проведено по предложению А. Н. Криштофовича с целью установить возможность определения положения Северного полюса в прошлые геологические эпохи при анализе стволов деревьев, окаменевших *in situ*. Н. Л. Коссович отмеченные различия вполне справедливо связывает с наличием на молодых стволах тонкой коры, недостаточно защищающей дерево от неблагоприятных климатических влияний. Относительно недавно Биссет и Дадсуэлл (Bisset a. Dadswell, 1949) исследовали различия в длине волокон у эвкалипта (*Eucalyptus regnans*) на различных сторонах ствола. Выявленные ими отличия (табл. 31) не очень значительны и, главное, на разных уровнях показывают различную направленность. Насколько эти различия в длине связаны именно с географической ориентированностью участка ствола (т. е. с большим или меньшим прогревом коры), в данном случае сказать очень трудно.

ТАБЛИЦА 31

Длина последних волокон годичного слоя (1945/46 г.) у эвкалипта на различных сторонах ствола и на различном уровне от почвы

[По Биссету и Дадсуэллу (Bisset a. Dadswell, 1949)]

Высота над почвой (м)	Средняя длина волокон (мм)			
	запад	восток	север	юг
0.7	1.13	1.14	1.12	1.14
7.0	1.34	1.29	1.34	1.30
14.0	1.24	1.18	1.20	1.22

Некоторые наблюдения показывают, что у деревьев с асимметрично развитой кроной в различных участках одного и того же кольца могут наблюдаться отличия в количестве и распределении сосудов, причем сосудов больше в той стороне ствола, на которой более развита крона. К сожалению, эти наблюдения, сделанные на буке, не подтверждены соответствующими измерениями и должны быть проверены.

Влияние угнетения на длину элементов исследовалось неоднократно. Большинство авторов утверждает, что угнетенный рост способствует образованию более коротких элементов. Так, Бэйли и Теппер (Bailey a. Tupper, 1918) нашли, что у двух экземпляров *Pinus strobus* длина трахеид была больше у растения с хорошим ростом, в то время как дерево с пониженной в течение первых 60 лет энергией роста показало за этот срок наличие более укороченных волокон. Экземпляр *Pinus albicaulis* из альпийской зоны, исследованный этими же авторами, показал очень укороченные волокна. Аналогичные данные были получены и для других хвойных и лиственных пород (например для дуба В. Е. Вихровым, 1950), причем иногда отмечалось, что на угнетение реагируют только членики сосуда (более или менее резко уменьшаясь в длине), в то время как длина волокон

либриформа остается неизменной. С другой стороны, некоторые авторы (Gerry, 1915; Lee a. Smith, 1916) указывают, что, по их наблюдениям, у ряда хвойных более короткие трахеиды встречаются в более широких кольцах.

Поранение стволов или поражение их морозом или огнем обычно приводят к резкому укорочению элементов, что связано с нарушением нормальной работы камбия и общей тенденцией к паренхиматизации откладываемых вокруг раны элементов, отмечавшейся многими авторами. Лесные пожары вызывают у обожженных стволов довольно резкую реакцию, причем обычно послепожарные годовичные слои оказываются значительно увеличенными по сравнению с допожарными. Весьма обстоятельные исследования влияния пожаров на анатомическое строение древесины сосны изложены в специальной монографии И. С. Мелехова (1948).

Угнетение часто вызывает изменения в группировке просветов. Так, установлено, что у клена величественного (*Acer velutinum*) в результате уменьшения ширины годовичного кольца снижается количество одиночных просветов и увеличивается количество просветов в цепочках (табл. 32).

ТАБЛИЦА 32

Число одиночных сосудов и сосудов, собранных в цепочки различной длины, у клена величественного
(в % к общему числу сосудов)

Характер колец	Одиночные сосуды	Сосуды в цепочках		
		по 2 сосуда	по 3 сосуда	по 4 и более сосуда
Широкое годовичное кольцо	43.3	28.3	15.3	12.8
Узкое годовичное кольцо	29.0	29.0	17.4	24.6

В. Е. Вихров (1950, 1952) в своих исследованиях древесины дуба не отметил различий в количестве древесной паренхимы в стволах, выросших в различных условиях и характеризовавшихся различной шириной годовичных колец. Однако трудно сказать, насколько это является общим правилом. Имеются данные, что у альпийских растений отмечена значительная редукция паренхимных тканей. В соответствии с этим давно уже было указано, что у ольхи (*Alnus incana*) в северных частях ее ареала встречается значительно меньше агрегатных лучей, чем в южных.

Исследования особенностей в строении древесины у осины в связи с условиями произрастания, были произведены А. В. Савиной (1939). Автор изучил различия у деревьев, выросших как на полном свете, так и в условиях сильного затенения. Собранные ею данные (табл. 33 и 34) показывают, что хотя затенение и весьма значительно влияет на ширину годовичных колец, тем не менее выявленные анатомические различия не связаны строгой корреляцией с этим признаком (хотя общая тенденция к укорочению элементов в более узких кольцах проявляется достаточно отчетливо и здесь). К сожалению, А. В. Савиной недостаточно дифференцированы условия произрастания опытных деревьев и не выяснены причины отмеченных различий. Также не указано ею соотношение

ТАБЛИЦА 33

Размеры анатомических элементов древесины осины, выросшей в различных условиях освещенности (мм)
(По Савиной, 1939)

Признак	На свету					В тени				
	№ дерева				среднее	№ дерева				среднее
	1	2	3	4		1	2	3	4	
Ширина слоя	0.918	1.330	1.140	0.985	—	0.171	0.146	0.123	0.531	—
Длина волокон	0.832	0.792	0.763	0.904	0.823	0.642	0.612	0.576	0.603	0.610
Длина члеников сосуда	0.576	0.507	0.499	0.517	0.525	0.456	0.330	0.365	0.445	0.404
Диаметр просветов	0.067	0.052	0.051	0.046	0.054	0.043	0.053	0.053	0.045	0.048

между полостями волокон и их оболочками, что могло бы представить определенный интерес.

ТАБЛИЦА 34

Соотношение тканей на единицу площади сечения ствола осины (%)

Ткань	На свету	В тени
Механическая	62.1	53.2
Водопроводящая	30.3	35.6
Паренхимная	7.6	11.2
Всего	100.0	100.0

показаны в табл. 34 (а по другим ее данным, нами здесь не приводимым, даже вовсе не наблюдаются).

В этом же исследовании А. В. Савина показала влияние, оказываемое на строение древесины рубками ухода. Из многочисленных таблиц, собранных в ее работе, приведем только некоторые данные (табл. 35), показывающие, что влияние ухода, приводящего к осветлению насаждения, также сказывается на увеличении объема механической ткани, хотя изменения в количестве паренхимы здесь менее значительны, чем те, которые

ТАБЛИЦА 35

Соотношение тканей на единицу площади сечения ствола осины в возрасте 39 лет до и после рубок ухода (%)

(По Савиной, 1939)

Ткань	Классы возраста					
	I		III		IV-V	
	до ухода	после ухода	до ухода	после ухода	до ухода	после ухода
Механическая	58.3	65.7	56.9	67.0	53.6	57.6
Водопроводящая	34.8	25.9	34.6	24.9	40.6	36.2
Паренхимная	6.9	8.4	8.5	8.1	5.8	6.2
Всего	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0	100.0

Мы уже указывали, что все эти исследования не сопровождались физиологическим экспериментом или хотя бы точным учетом всех факторов, могущих оказать влияние на строение. Что эти данные могли бы оказаться весьма существенными, показывают старые наблюдения Бертога, установившего, что между облиственностью и развитием заболони у пихты наблюдается очень тесное соответствие (табл. 36).

Из сказанного можно заключить, что каждый вид древесного растения в различных условиях существования образует определенный тип структуры древесины, обусловленный теми факторами роста, развития и питания, которые свойственны той или иной жизненной обстановке. Эти различия в структуре древесины возникают в рамках тех основных признаков строения, которые у данного вида закреплены наследственно. В основном при этом изменяются размеры элементов и соотношения тканей. Эти изменения могут быть двоякого рода.

С одной стороны, в древесине возникают те соотношения тканей и размеры элементов, которые необходимы для обеспечения основных физиологических отправлений древесного растения в различных конкретных условиях внешней среды. С другой стороны, изменения в структуре могут быть вызваны необеспеченностью растения пластическими веществами или необходимостью в размещении на меньшей площади определенного количества водопроводящих элементов. Так, выпадение поздней древесины в некоторых узких годичных кольцах кольцесосудистых пород связано, повидимому, не с отсутствием потребности у древесного растения в механической ткани, а с невозможностью ее образования в тех или иных неблагоприятных условиях внешней среды, лимитирующих прирост древесины. Это явление особенно ярко было показано В. Е. Вихровым при исследовании динамики прироста древесины у солонцового и нагорного дуба. В летний период у солонцового дуба из-за недостатка воды в почве образуется очень узкая поздняя часть годичного слоя с весьма незначительным количеством сосудов и с плохо развитой механической тканью.

Изучение связей между условиями среды, физиологией древесного растения и структурой древесины находится еще в начальной стадии. К раскрытию этих связей должны быть направлены усилия советского древесиноведения. Исследования советских ученых, и в первую очередь В. Е. Вихрова, указали путь, который может раскрыть связи между общим комплексом лесорастительных условий и качеством выращиваемой древесины. Методика этих работ представляет значительные трудности. Связи, которые предстоит раскрыть, должны быть выявлены главным образом в итоге многочисленных и тщательных измерений.

Влияние специфических условий местообитания древесных растений на строение древесины

До сих пор мы рассматривали влияние внешних условий на строение древесины в пределах обычных лесных насаждений умеренных широт. В этом классе формаций могут встречаться самые различные комбинации

ТАБЛИЦА 36

Связь между облиственностью и процентом заболони у пихты

№ дерева	Процент заболони	Вес хвои на 1 м ³ ствола (кг)
1	52.3	74.0
2	52.0	57.9
3	46.8	48.6
4	46.5	41.4

климатических, почвенных и ценологических факторов, создающие те или иные структурные реакции древесины. Однако древесная растительность может произрастать и на некоторых специфических местообитаниях, в которых такие основные факторы для развития растений, как свет, температура и влага, могут быть выражены с совершенно иной степенью напряженности, чем в обычных условиях произрастания лесной растительности. Таковы кустарниковые заросли в пустынных и полупустынных областях южных широт, где характерной чертой являются высокая температура и дефицит влаги, альпийская лесная и кустарниковая растительность, тундровые заросли Крайнего Севера, для которых определяющими служат, напротив, низкая температура и очень сокращенный вегетационный период. Блестящие анатомические работы П. А. Баранова по высокогорной растительности Средней Азии, Радкевич и Василевской по растениям пустынь этих же областей, работы Чхубианишвили (1932) по ореофитам Главного Кавказа, как и многие работы зарубежных авторов (например школы Боннье над альпийскими растениями, Фолькенса о пустынных растениях Египта), в основном касались анатомии листьев или травянистых стеблей. Анатомические исследования древесины древесных и кустарниковых растений, произрастающих в этих специфических условиях, довольно редки, а те, которые имеются, не всегда выполнены на достаточно высоком уровне (например работа Уоткинс (Watkins, 1939))¹. Данные различных авторов показывают, что в таких специфических условиях местообитания древесины древесина древесных растений действительно характеризуется некоторым специфическим набором признаков, который естественно поставить в связь именно с условиями их существования.

Большинство растений этих местообитаний относится к особым видам, возникшим в процессе эволюции именно в результате приспособления к особым требованиям среды. Для примера приведем сводные данные о строении древесины некоторых полупустынных и пустынных кустарников Калифорнии, собранные Уэббер (Webber, 1936) (табл. 37). Рассмотрение этих данных приводит к заключению, что для полупустынных и пустынных растений можно установить некоторые характерные общие признаки. Так, большинство из них рассеяннососудисто, снабжено простыми перфорациями, несет очень многочисленные сосуды, состоящие из очень коротких или коротких члеников, и очень многочисленные или многочисленные лучи.

Некоторые из этих признаков, вероятно, возникли в процессе эволюции видов. Нам известно, например, что такие признаки, как определенное количество лучей или сосудов, присутствие спиральных утолщений, могут характеризовать одни виды и отсутствовать у других, близких видов. Другие признаки, напротив, являются более константными и большей частью возникают в процессе эволюции родов или даже семейств. Поэтому возникновение их под влиянием относительно коротких (в геологическом смысле) сроков действия внешней среды представляется маловероятным. К числу этих признаков в первую очередь относится тип перфораций. Есть основание полагать (Яценко-Хмелевский, 1948), что преобладание в древесине пустынных и полупустынных кустарников Калифорнии простых перфораций связано не с развитием этого признака в процессе возникновения специализированных видов, а с преимущественным заселением пустынных и полупустынных областей теми растениями,

¹ Более или менее подробный обзор этой литературы приведен у А. А. Яценко-Хмелевского (1948).

ТАБЛИЦА 37

Строение древесины полупустынных и пустынных кустарниковых растений Калифорнии

[По Уеббер (Webber, 1936)]

Признак	Характеристика	Количество видов	
		полупустынных (всего 35)	пустынных (всего 35)
Годичное кольцо	Ширина не превышает 1 мм	21	23
Распределение сосудов	Рассеяннососудистые	24	27
	Кольцесосудистые	11	8
Количество сосудов	Редкие или многочисленные (от 2—5 до 20—40 на 1 мм ²)	1	0
	Многочисленные или очень многочисленные (от 20—40 до более 40 на 1 мм ²)	1	4
	Очень многочисленные (более 40 на 1 мм ²)	33	31
Длина членков сосудов	Очень короткие (менее 300)	17	33
	Очень короткие или короткие (300—500)	17	2
	Очень короткие и длинные (500—750)	1	0
Тип перфорации	Простые	33	35
	Лестничные	2	0
Наличие спиральных утолщений	Спиральные утолщения встречаются	32	18
Количество лучей	Редкие (2—4 на 1 мм)	1	1
	Довольно многочисленные (4—7 на 1 мм)	1	7
	Многочисленные (7—10 на 1 мм)	1	10
	Очень многочисленные (более 10 на 1 мм)	32	17

у которых более совершенная физиологическая организация водопроводящих путей выработалась в процессе более длительной эволюции родов и семейств.

Мы уже указывали, что прямые экспериментальные данные о преимуществах того или иного типа сосудов в проведении воды отсутствуют. Это действительно досадный пробел, так как соображения о преимуществах простой перфорации основаны главным образом на встречаемости этого типа сочленения сосудов у растений, отличающихся общим высоким уровнем организации, и на наличии простых перфораций у большинства растений сухих местообитаний. Это является довольно убедительным, но все же косвенным доказательством. Нужно учитывать, что в большинстве

случаев лестничные перфорационные пластинки имеют гораздо больший размер, чем простая перфорация, и общая сумма отверстий в первой может превышать площадь простой перфорации. Поэтому исследования вопроса о связи типов сосудов с водопроводимостью — важное условие успехов экологической анатомии. Данные, имеющиеся для строения древесины альпийских, арктических, болотных и других древесных растений, настолько скудны и противоречивы, что мы их здесь приводить не будем.

Решение вопроса об особенностях в структуре древесины у растений специфических условий местообитания может иметь большое значение для вопросов интродукции и облесения некоторых районов. До сих пор о пригодности того или иного растения судят по длительным и дорогостоящим экспериментам по его культивированию. Однако значение анатомических особенностей древесины, препятствующих или благоприятствующих росту и развитию растения в определенных условиях среды, могло бы очень помочь при подборе пород, намеченных к разведению в той или иной местности.

Анатомические анализы древесины растений определенных ценозов, даже самых обычных, в нашей литературе почти совершенно отсутствуют. Конечно, в таких работах надо учитывать все факторы, влияющие на возникновение структуры древесины и на развитие самого ценоза. Преобладание в каком-либо фитоценозе древесных или кустарниковых растений с лестничными перфорациями в некоторых случаях может свидетельствовать не о специфических условиях среды в пределах ценоза, а о специфическом составе ценоза из представителей определенных семейств и т. д.

Глава десятая¹

ИССЛЕДОВАНИЕ ДРЕВЕСИНЫ ДЛЯ ТЕХНИЧЕСКИХ ЦЕЛЕЙ

Понятие о технических свойствах древесины

Использование древесины человеком исключительно разнообразно. От громадных зданий и сооружений и до мелких предметов домашнего обихода мы находим дерево, работающее под теми или иными механическими нагрузками или используемое благодаря своим физическим или декоративным особенностям. Кроме применения древесины в неизменном виде, без нарушения ее анатомической структуры, она употребляется и как сырье для получения различных фабрикатов, из которых одним из важнейших по своей роли является бумага. Однако число производств, для которых дерево служит исходным материалом, неуклонно растет. Особое значение в последнее время приобретают некоторые способы обработки древесины, главным образом прессованием и пропиткой, при которых получающиеся изделия приобретают новые, повышенные свойства, значительно расширяющие пределы технического применения дерева.

В различных случаях применения древесины могут иметь значение самые различные ее свойства. В одних областях ее использования основными являются те или иные механические качества, в других — такие физические свойства, как вес или способность к разбуханию, наконец, в третьих — декоративность, способность к пропитке и т. д. Совокупность свойств древесины, обуславливающих возможность ее использования в тех или иных производствах, обычно называют «техническими свойствами древесины». Важнейшими из этих свойств древесины являются ее физико-механические показатели, значение которых очень различно у разных древесных пород. Величина этих показателей определяет возможность применения древесины во всех тех случаях, когда конструкция, изделие или деталь из дерева несет те или иные механические нагрузки. Важность этих показателей и необходимость получения более или менее сравнимых данных привели к необходимости строгой регламентации методов их определения. В нашей стране эти определения производятся по общесоюзному стандарту (ГОСТ—3663-53) «Методы определения физико-механических свойств древесины», разработанному Л. М. Перельгиным.

Исследование технических свойств древесины, существенно важное для развития лесной и деревоперерабатывающей промышленности, ведется очень активно и советская наука в этой области играет ведущую роль.

¹ Составили А. А. Яценко-Хмелевский, В. Е. Вихров и В. Е. Москалева.

Весьма важным вопросом технического древесиноведения является увязка технических свойств древесины с ее анатомическим строением. Поскольку факторы, управляющие возникновением определенной анатомической структуры, в некоторой мере нам известны и, как мы показали в предыдущей главе, могут быть установлены соответствующими исследованиями, возможно управление ими при помощи определенных лесотехнических воздействий. Тем самым открывается возможность выращивания древесины, отличающейся наиболее ценными свойствами. С другой стороны, выявление связей между структурой и техническими свойствами облегчит выбор той или иной из известных нам лесных пород для определенных технических целей и поиски наиболее рационального нового древесного сырья для определенных производств.

Иногда связь между строением древесины и ее техническими свойствами обозначают как «влияние анатомического строения» на те или иные свойства. Это словопотребление ошибочно, так как анатомическое строение и технические свойства не представляют собой двух категорий различных явлений, связанных взаимным влиянием. Технические свойства древесины возникают в результате определенного сочетания признаков анатомического строения и обусловлены двумя факторами: с одной стороны, свойствами вещества клеточных оболочек (и, реже, содержимого полостей), с другой — распределением этого вещества в объеме древесины, т. е. именно ее анатомической структурой.

Строение клеточной оболочки

В главе первой мы дали основные определения различным слоям клеточной оболочки элементов древесины. Эти слои отличаются между собой не только по химическому составу, но и по физическому строению. Первым слоем (самым внешним для клетки) является межклетный слой,¹ общий для смежных клеток. Он возникает на самых первых стадиях деления клетки и, повидимому, отлагается протоплазмой материнской клетки независимо от первичных оболочек при образовании инициальной клеткой камбия перегородки, отчленяющей молодую клетку древесины.

Характерное отличие межклетного слоя от первичных оболочек — его изотропность, выявляемая при рассматривании тонких срезов при достаточно больших увеличениях поляризационного микроскопа. Химически межклетный слой состоит из пектиновых веществ, в процессе формирования древесины обильно обогащающихся лигнином. Первичная оболочка клеток, тесно прилегающая к межклетному слою, как правило, при пользовании биологическим микроскопом от него не отличима. Однако при исследовании в поляризованном свете в ней замечается более или менее отчетливая анизотропность, указывающая на иное, организованное, строение в ней вещества. Химически первичная оболочка более богата лигнином, чем вторичная, но детали ее химического состава пока далеко еще не ясны.

Совокупность двух первичных оболочек и лежащего между ними межклетного слоя носит название «срединной пластинки». Толщина

¹ Ряд американских авторов без достаточных оснований называет этот слой «настоящей срединной пластинкой», противопоставляя его «сложной срединной пластинке», т. е. совокупности межклетного слоя и двух первичных оболочек. Такие наименования вносят некоторую путаницу в терминологию.

срединной пластинки варьирует у разных пород и иногда может быть довольно значительной. Так, по определениям В. Е. Вихрова (1949), в трахеидах поздней части годичного слоя лиственницы толщина вторичного слоя оболочки равняется 7.5μ , а толщина срединной пластинки — 3.14μ . В ранней древесине у этой же породы эти величины составляют соответственно 3.75 и 1.43μ .

Определения содержания лигнина в срединной пластинке и во вторичной оболочке, произведенные Риттером (Ritter, 1925), дали следующие результаты (в пересчете на абсолютно сухой вес): для ольхи 7.3% содержания лигнина во вторичной оболочке и 19.5% в срединной пластинке и для сосны соответственно 6.9 и 23.4%. Методика отделения срединной пластинки от вторичной оболочки при помощи микроманипулятора, примененная этим автором, недостаточно надежна и поэтому приведенные им цифры, вероятно, являются весьма приближенными.

Вторичная оболочка трахеальных элементов древесины отличается наибольшей сложностью. Химически она состоит из целлюлозы, гемицеллюлоз (которые в последнее время иногда называют голоцеллюлозой), лигнина и некоторых других веществ. Количество лигнина во вторичных оболочках меньше, чем в межклетном слое и в первичной оболочке. По современным представлениям, может быть и недостаточно обоснованным, вторичная оболочка складывается из трех слоев (см. рис. 1 на стр. 13). Первый, самый внешний слой вторичной оболочки, прилегающий к первичной, обычно значительно тоньше второго, который в трахеальных элементах значительного количества древесных растений занимает большую часть вторичной оболочки, и, наконец, третий, самый внутренний слой, также обычно более или менее тонок.

Разграничение этих трех слоев вторичной оболочки удается на поперечном срезе большей частью только в поляризованном свете. Многие наблюдатели установили, что средний слой характеризуется очень крутой штриховатостью (в пределах $0-45^\circ$), направление которой иногда приближается к оси волокна, в то время как в крайних слоях направление штриховатости значительно более пологое ($45-90^\circ$), приближающееся к перпендикулярному (к оси волокна). Эта штриховатость, заметная в основном на раздревесневшем (обработкой теми или иными реактивами) материале, тем не менее может быть во многих случаях выявлена и при тщательном рассмотрении срезов со свежей необработанной древесины под большими увеличениями обычного микроскопа. Присутствие штрихов связывается с фибриллярной структурой целлюлозной основы клеточной оболочки. Некоторыми простыми приемами можно эту фибриллярную структуру сделать вполне отчетливой. Так, помещая тонкие продольные срезы со свежесрубленной древесины на несколько минут в хлорную воду, окрашивая их затем раствором иода в иодистом кали и рассматривая под покровным стеклом в капле разбавленной серной кислоты, можно получить темноокрашенные кристаллики иода, располагающиеся в удлинённых полостях целлюлозной основы. Так как эти полости совпадают с длинными осями фибрилл, длинные оси кристаллов, четко выделяющиеся под микроскопом, могут указать на направление фибрилл. Наблюдения по этому методу показали, что во многих случаях направление фибрилл в наружном и внутреннем слоях вторичной оболочки, даже у одной и той же клетки, дает значительные колебания (в пределах до 30°), но в среднем же слое это направление оказывается более постоянным. Определение угла наклона фибрилл представляет значительный интерес, так как с ним могут быть связаны многие (в частности физические и меха-

нические) свойства древесины. Престон (Preston, 1948) и Престон и Уордроп (Preston a. Wardrop, 1949) на довольно большом материале установили, что для среднего и, повидимому, для первого слоя вторичной оболочки существует зависимость между направлением угла фибрилл и длиной трахеид, которая, по мнению этих авторов, выражается формулой $\cos \Theta = a + bL$, где Θ — угол между направлением фибрилл и продольной осью волокна, L — длина трахеид, a и b — постоянные величины, варьирующие для различных пород. Относительно недавно Уордроп и Дадсуэлл (Wardrop and Dadswell, 1950) проверили формулу Престона и Уордропа на некотором количестве хвойных древесных пород, в стволах которых наблюдалась кренивая древесина (древесина сжатия).

Древесина сжатия показывает некоторые особенности в строении клеточных оболочек, отличающие ее от нормальной, обычной древесины. При изучении химического состава верхней и нижней частей горизонтальной ветви сосны Л. Н. Жеребовым (1946) было отмечено, что распределение напряжений имеет большое значение как для сложения древесины, так и для механической структуры и химического состава различных слоев клеточной оболочки. Этот автор считает, что при механических давлениях изменяется не только площадь сечения элементов, но и материал, испытывающий эти напряжения. Верхняя часть ветви работает на растяжение (древесина растяжения), эту работу принимает на себя эластичный, прочный на разрыв целлюлозный комплекс; нижняя часть работает на сжатие (древесина сжатия), эту нагрузку несет неэластичный, но прочный на сжатие лигнинный комплекс. В верхней части ветви, исследованной Л. Н. Жеребовым, целлюлозы оказалось на 5.6% больше, чем в нижней. Функция целлюлозы, по мнению этого автора, является как бы двойной. В нижнем сечении ветви она физиологическая, в верхней части выполняет также и механическую функцию, вследствие чего увеличивается ее процентное содержание. Пентозаны в целлюлозе несут вместе с ней механические функции, усиливая эластичность, гибкость и сопротивление разрыву органов растения.

Эти наблюдения Л. Н. Жеребова нашли себе подтверждение в данных Уордропа и Дадсуэлла (Wardrop a. Dadswell, 1950). По их сведениям, клеточная оболочка в трахеидах сжатия состоит не из трех слоев, как в нормальной древесине, а из двух, причем отсутствует третий, самый внутренний слой.

Произведенные этими авторами измерения (табл. 38) показали, что в оболочках трахеид *Pinus radiata* имеются значительные отличия в угле наклона фибрилл, связанные с изменением длины трахеид в различных годовичных слоях и удовлетворительно совпадающие с формулой Престона и Уордропа. Наблюдения В. Е. Вихрова (1949) над клеточными оболочками трахеид лиственницы также показали, что наклон фибрилл различен в трахеидах ранней и поздней древесины. Так, в ранней древесине он в среднем равен 27° , а в поздней 15.8° , что может быть связано также и с различиями в длине этих двух типов волокон.

Самый внутренний (третичный) слой вторичной оболочки иногда называют третичной оболочкой или третичным слоем оболочки. Действительно, он иногда довольно заметно отличается химически от среднего слоя вторичной оболочки, и в частности, повидимому, или не содержит лигнина или содержит его очень мало, так как иногда не показывает реакций на одревеснение и дает с хлор-цинк-иодом характерное для целлюлозы фиолетовое окрашивание. Этот третичный слой у некоторых пород в отдельных случаях подвергается энергичным химическим превра-

ТАБЛИЦА 38

Связь между длиной последних трахеид поздней древесины, углом наклона фибрилл в их вторичных оболочках (в среднем слое) и шириной годичного кольца в кренево́й древесине ствола *Pinus radiata*

[По Уордгропу и Дадсуэллу (Wardrop a. Dadswell, 1950)]

Возраст (годы)	Широкая сторона ствола			Узкая сторона ствола		
	длина трахеид (мм)	угол наклона фибрилл (°)	ширина кольца (см)	длина трахеид (мм)	угол наклона фибрилл (°)	ширина кольца (см)
1	1.28	53	0.74	—	48	0.60
2	1.56	—	0.66	1.64	—	0.80
3	1.77	48	1.00	2.07	50	1.00
4	2.10	—	0.80	2.13	—	0.60
5	2.36	45	0.60	2.73	—	0.50
6	2.84	—	0.80	2.90	39	0.60
7	2.84	41	0.80	2.72	—	0.40
8	3.27	—	0.50	3.07	35	0.40
9	3.13	36	0.70	3.11	26	0.40
10*	2.61	40	0.80	3.35	29	0.40
11*	2.53	35	0.60	3.39	31	0.40
12*	2.89	42	0.70	3.37	29	0.30
13*	2.92	37	0.80	3.18	24	0.50
14	3.18	27	0.60	3.30	23	0.10
15	3.03	—	0.80	3.43	—	0.30
16	3.35	35	0.70	3.39	25	0.30
17	2.88	—	1.00	3.52	—	0.30
18	3.19	—	1.10	3.48	—	0.30
19	2.96	25	0.80	3.57	23	0.20
20	3.05	—	0.70	3.50	—	0.30

Примечание. Звездочкой указаны случаи, когда была отмечена «древесина сжатия».

щениям, в результате которых начинает более или менее резко отличаться от вторичного слоя или даже отрываться от него. Такие химически отличные самые внутренние слои оболочек носят название «желатинозные слои». Образующиеся у многих хвойных и особенно лиственных древесных пород спиральные утолщения¹ также возникают из последнего, внутреннего слоя вторичной оболочки. Все же в большинстве случаев нет достаточных оснований выделять третичный (или внутренний) слой вторичной оболочки в виде отдельной оболочки трахеальной клетки, тем более что иногда он может отсутствовать и, следовательно, не является непременным признаком каждого трахеального элемента.

Вокруг пор, в том или ином количестве всегда имеющих у трахеальных элементов, расположение фибрилл нарушается. В центральном слое вторичной оболочки фибриллы большей частью искривлены, а во внешнем слое имеют правильную круговую ориентированность.

О строении оболочек паренхимных клеток мы имеем весьма мало данных, хотя, вероятно, оно должно значительно отличаться от строения оболочек волокон. Клетки лучей, во всяком случае у некоторых пород имеющих широкие лучи, отличаются по химическому составу своих обо-

¹ Называемые иногда «вторичными» (в виде противопоставления первичным спиральным утолщениям протоксилемы) или «третичными» (в связи с их образованием после отложения основной толщи вторичной оболочки).

лочек от трахеальных элементов. Анализы изолированных сердцевинных лучей *Quercus alba* и *Casuarina inophloia*, произведенные еще в 1928 г. Харлоу и Уайзом, показали, что в них содержится больше лигнина и меньше целлюлозы, чем в основной массе древесины.

Это безусловно не является общим правилом. У очень многих растений, напротив, реакции на одревеснение в оболочках клеток лучей проявляются более слабо, чем в оболочках остальных клеточных элементов. Некоторые лианы (например отдельные виды ломоноса или виноградовых) вообще имеют неодревесневшие лучи, состоящие из чистой целлюлозы. Естественнее всего это связать с теми различиями в механических свойствах этих двух компонентов клеточной оболочки, на которые указал Л. Н. Жеребов. Сильно одревесневшие, с большим содержанием лигнина и, следовательно, неэластичные лучи могли быть только помехой для вьющихся или лазающих растений с их гибкими стеблями.

Вкратце изложенные выше данные о строении клеточной оболочки трахеальных элементов основаны все еще на сравнительно небольшом количестве наблюдений. Сложные приемы исследования и необходимость прибегать в ряде случаев к тонким методам физического анализа (рентгенограммы различных типов), выходящим уже за пределы анатомического изучения древесины, обусловили относительную редкость этих работ в древесиноведческой литературе. Поэтому имеющиеся результаты все еще недостаточно определены и, может быть, в дальнейшем потребуют пересмотра. Тем не менее значение этого вопроса для суждения о технических свойствах древесины может быть очень велико.

Связь строения древесины с ее физическими свойствами

Основной физический показатель древесины — ее объемный вес. Несмотря на кажущуюся простоту данного понятия, в его интерпретации иногда встречается ряд затруднений. В обычной формулировке объемный вес — это соотношение веса определенного объема древесины к весу равного объема воды. Так как очевидно, что вес древесины — это вес вещества клеточных оболочек, то, казалось бы, достаточно определить под микроскопом процент клеточных оболочек в определенном объеме древесины, умножить его на показатель удельного веса «древесинного вещества» (т. е. вещества клеточных оболочек), и мы получим объемный вес древесины для любого участка ствола любой породы.

Такое определение объемного веса под микроскопом имело бы то преимущество, что оно, во-первых, непосредственно связывало бы этот показатель с анатомическим строением древесины, изменение которого всегда может быть поставлено в связь с тем или иным изменением внешних лесорастительных условий; во-вторых, эти определения могли бы проводиться в любом месте годичного слоя и в любом годичном слое, в то время как для определения объемного веса древесины обычными лабораторными методами нам необходимо иметь образец довольно значительных размеров (по ГОСТ — 3663-53 — $2 \times 2 \times 3$ см), почти всегда заключающий некоторое количество годичных слоев.

Несмотря на указанные преимущества определения объемного веса микроскопическим путем, этот метод на практике никогда не применяется. Причиной этому служит не столько малая его разработанность, сколько некоторые вполне реальные трудности, которые возникают и при определении удельного веса вещества клеточных оболочек и при уточнении самого понятия «объемный вес» древесины.

Прежде всего надо учитывать, что только в абсолютно сухом состоянии (т. е. в состоянии, которое достижимо лишь в лабораторных условиях при принятии специальных мер предосторожности против поглощения древесиной влаги из воздуха), мы можем считать, что оболочки клеток древесины не содержат воды. Вода, абсорбированная оболочками клеток древесины, не только увеличивает ее вес, но и увеличивает всегда ее объем. Поэтому древесина будет иметь максимальную плотность в абсолютно сухом состоянии. Следовательно, поглощение воды древесиной в определенных условиях и на определенном этапе (до заполнения водой полостей клеток, например при поглощении древесиной воды из воздуха), будет уменьшать объемный вес древесины, поскольку удельный вес воды меньше удельного веса вещества клеточных оболочек. Естественно, что это уменьшение объемного веса древесины при увеличении ее влажности будет относительно очень незначительным в легких древесинах, где процент плотной массы низок, и рельефнее всего выразится в очень твердых породах, в которых большая часть объема занята клеточными оболочками. При погружении древесины в воду процессы поступления воды в толщу клеточных оболочек и в полости клеток (где она вытесняет более легкий воздух) идут одновременно, и второй процесс всегда будет маскировать первый. В этих случаях в обычных наших древесинах, как правильно отмечает С. И. Ванин (1949), идет сначала медленное (до момента полного насыщения оболочек элементов водой), а затем уже быстрое увеличение объемного веса. Однако в очень твердых («ультратяжелых») древесинах, где количество полостей очень незначительно, набухание оболочек и, следовательно, уменьшение их веса не маскируется поступлением воды в полости. Это явление может быть иллюстрировано табл. 39, в которой приведены данные о водопоглощении и изменениях объемного веса куска древесины *Piratiniera guianensis* с объемным весом в абсолютно сухом состоянии. Эта таблица отчетливо показывает, что объемный вес древесины, погруженный в воду, падает в течение довольно длительного времени и только после трех недель погружения начинает увеличиваться. Здесь падение объемного веса, очевидно, связано с тем, что вода сначала поглощается клеточными оболочками, увеличивает объем клеточных стенок и тем самым в определенном объеме тяжелое вещество клеточных стенок вытесняется более легкой водой. Однако последующее поступление воды в полости клеток и замена в них легкого воздуха более тяжелой водой, напротив, увеличивает объемный вес. В случаях очень тяжелых древесин это увеличение объемного веса начинает преобладать над его уменьшением только после более или менее длительного срока пребывания в воде.

При увеличении влажности древесины вследствие гигроскопического поглощения влаги из воздуха всегда должно иметь место некоторое уменьшение объемного веса, но для обычных легких древесин оно большей частью оказывается весьма незначительным и при применении недостаточно точных методов определения это уменьшение может остаться незамеченным.

Из всего сказанного вытекает важное заключение, что при любом суждении об объеме древесины надо учитывать ее влажность. Под микроскопом объем плотной массы может быть определен только при некоторой влажности, так как даже сухие срезы будут иметь влажность в пределах 6—12%. В наиболее обычных случаях срезы рассматриваются в воде или в глицерине, причем обе жидкости близки друг к другу по своей способности вызывать набухание древесины. Можно, конечно, исследовать срезы в жидкостях с низкой диэлектрической постоянной, в которых

ТАБЛИЦА 39

Изменения в объемном весе, набухании, объеме поглощенной воды и влажности в куске абсолютно сухой древесины *Piratiniera guianensis* при погружении ее в воду

Продолжительность погружения	Объемный вес	Набухание (%)	Объем поглощенной воды (%)	Влажность (%)	Процент объема клеточных полостей
Абсолютно сухая древесина	1.363	0	0	0	12.7
1 день	1.343	3.9	3.3	2.4	—
2 дня	1.333	5.7	4.6	3.4	—
3 »	1.340	6.1	5.9	4.3	—
4 »	1.339	7.8	8.5	5.9	—
10 дней	1.337	13.5	15.5	11.4	—
2 недели	1.353	15.7	20.1	14.9	—
3 »	1.358	16.5	22.0	16.1	—
6 недель	1.368	18.0	25.5	18.7	—
2 месяца	1.388	18.3	27.8	20.4	—
4 »	1.385	19.3	28.9	21.2	—
9 месяцев	1.388	19.6	29.7	21.8	—

набухание будет сведено до минимума (в бензине, например, набухание древесины в 30 раз меньше, чем в воде), но и это не даст все же объема древесины в абсолютно сухом (наиболее плотном) состоянии.

Легче всего изучать древесины в максимально насыщенном водой состоянии (т. е. просто помещая срезы в каплю воды) и при этом определять процент плотной массы (по методике, описанной в четвертой главе) и затем уже так называемый условный объемный вес (т. е. соотношение веса образца в абсолютно сухом состоянии к объему того же образца в насыщенном водой состоянии), тем более что существуют довольно надежные формулы для перевода этой величины к показателям обычного объемного веса.

Существуют два макроскопических метода определения веса вещества клеточных оболочек: при помощи мелких опилок или древесной муки и при помощи тонких срезов. Удельный вес опилок обычно определяют погружением их в пикнометр с бензином или керосином, а удельный вес срезов — помещением их в раствор азотнокислого кальция различного удельного веса.¹ Оба метода имеют один основной дефект: они дают удельный вес клеточных оболочек с каким-то (и достаточно неопределенным) количеством раствора (керосина или бензина) в их толще.

Результаты определения по обоим методам значения удельного веса «древесинного вещества» разных пород оказываются довольно близкими. Колебания этих величин скорее связаны с методом определения, чем с исследуемой породой. Так, по определению Лэплепа, методом погружения срезов у разных пород и в различных участках ствола значения удельного веса колебались в пределах от 1.5 до 1.62, в то время как более старые измерения Сакса дали цифры от 1.40 до 1.52. Есть основания полагать, что удельный вес оболочек в какой-то мере связан с углом наклона фибрилл. Вообще этот вопрос — один из основных в техническом древесиноведении — исследован очень плохо. Удельный вес клеточных оболочек безусловно варьирует в каких-то пределах у разных древесин и в разных участках ствола.

¹ Подробно эта методика описана С. И. Ваниным (1949, стр. 111).

Любопытным фактом, отмеченным неоднократно в литературе, является уменьшение удельного веса клеточных оболочек при образовании ядра у хвойных (по данным С. И. Ванина, у сосны с 1.550 в заболони до 1.535 в ядре и у лиственницы соответственно с 1.550 до 1.540). В свое время Шваппах приписывал это перемещению смолистых веществ из оболочек в полости клеток. Насколько это верно, можно будет сказать только при переисследовании этого вопроса. Для дуба (надо думать, и для других лиственных пород), напротив, оядрение увеличивает удельный вес клеточных оболочек (по С. И. Ванину, с 1.550 до 1.560), что естественно связывается с накоплением в них различного рода ядровых веществ.

Установление удельного веса клеточных оболочек в насыщенном водой состоянии можно произвести и путем измерений под микроскопом, подсчитав (методом, описанным в главе четвертой) процент плотной массы в каком-либо (по возможности наименьшем) объеме древесины и сопоставив этот процент с весом этого же объема в насыщенном водой состоянии.

Несмотря на преимущества определения объемного веса под микроскопом, эти определения не внедрены в практику древесиноведческих лабораторий. Между тем эта работа могла бы не только привести к очень простому и удобному методу определения одного из важнейших физических показателей древесины, но и вскрыть многие закономерности взаимоотношений веса и объема древесины.

Значительно больше сделано в микроскопическом исследовании другого важного физического свойства древесины — ее способности к уменьшению объема при высушивании (усушке). Этот показатель является весьма важной величиной, существенно необходимой для оценки свойств той или иной древесины при ее практическом использовании.

Внимание исследователей уже давно было обращено на решение вопроса об анизотропии усушки древесины. Известно, что в тангентальном направлении древесина усыхает больше, чем в радиальном. Это ведет к растрескиванию древесины и возникновению брака при сушке лесоматериалов. Б. А. Поснов в свое время (1932) высказал мысль, что анизотропия усушки связана с особенностями субмикроскопического строения клеточных оболочек. Однако, если в общей форме это утверждение и не вызывает сомнений, то конкретная картина усушки у той или иной породы может также определяться различным соотношением различных усыхающих тканей (хотя, разумеется, эти их различия также должны быть связаны с различиями в их фибриллярном, или мицеллярном, строении). Так, по исследованиям Л. М. Перельгина (1939), у дуба большая линейная усушка в тангентальном направлении объясняется значительной усушкой широких сердцевинных лучей по их ширине. Это находится в полном соответствии с тем давно известным фактом, что трещины усушки всегда, как правило, располагаются по лучам. Это же явление у хвойных указанный автор объясняет большой тангентальной усушкой поздней зоны. Несколько позднее В. Е. Вихров (1949) на примере лиственницы показал, что различие между тангентальной и радиальной усушками у этой породы обуславливается большим процентом оболочек в тангентальном направлении. При этом неравномерное распределение оболочек на поперечном сечении ранней древесины приводит к большой разнице (достигающей 80 %) между ее тангентальной и радиальной усушками.

В. Е. Москалева (1951а) этому вопросу посвятила специальное экспериментальное исследование. Прежде всего она установила, что при усушке между поведением древесины в куске и в тонких срезах нет количественных отличий и, следовательно, явления усушки могут быть изучаемы

под микроскопом в проходящем свете. Затем на тонких поперечных срезах была тщательно исследована усушка древесины сосны. Соответствующие наблюдения и измерения показали, что тангентальные стенки поздних трахеид в толщину усыхают больше, чем радиальные. Большая усушка тангентальной стенки влечет за собой изменение конфигурации клетки, растягивание ее в радиальном направлении и сужение в тангентальном. Это различие в усушке между радиальными и тангентальными стенками одной клетки может быть довольно значительным. В. Е. Москалева указывает, что в исследованном ею случае уменьшение толщины тангентальной стенки равнялось 67%, а радиальной 43%. Надо полагать, что эти различия должны быть связаны с неодинаковым фибриллярным строением разных сторон клеточной оболочки.

В связи с усушкой находится свойство древесины набухать при поглощении влаги. В известных рамках этот процесс можно рассматривать как обратимый, и последовательно увлажняемая и высушиваемая древесина будет то увеличиваться, то уменьшать свои размеры. Явления гистерезиса (т. е. расхождения между величинами усушки и набухания) при этом обычно невелики и по некоторым определениям не превышают 1—2%. Однако для определения пород (например для грецкого ореха и павловнии) известно, что существует большое различие между их усушкой от свежесрубленного состояния до воздушно-сухого и последующих набуханий и усушки. Благодаря этому свежесрубленная древесина этих пород сначала дает значительную усушку, но уже высушенная, она приобретает большую стабильность, мало набухает при увлажнении и мало усыхает при сушке. Эти явления, достаточно плохо изученные, также могли бы быть предметом микроскопического исследования.

Связь строения древесины с ее механическими свойствами

Исследование механических свойств древесины за последние десятилетия особенно энергично и плодотворно велось в Советском Союзе, по праву занимающем в этой области ведущее место в мировой науке.

Работы Л. М. Перелыгина, А. Х. Певцова, Ю. М. Иванова, Н. Л. Леонтьева, С. И. Ванина, И. С. Мелехова, В. Е. Москалевой, В. Е. Вихрова, Н. И. Стрекаловского и многих других значительно уточнили наши представления о большинстве механических свойств древесины. Введение единой методики определения этих показателей, благодаря разработке Л. М. Перелыгиным общесоюзного стандарта, позволило накопить огромный однородный фактический материал, недавно обобщенный Н. Л. Леонтьевым в ГОСТ 4631-49 «Показатели физико-механических свойств древесины».

Механические свойства древесины, как и ее физические свойства, должны определяться механическими свойствами вещества ее клеточных оболочек. Если учесть, что удельный вес этого вещества примерно одинаков у самых различных пород, можно было бы допустить, что и механические свойства вещества клеточных оболочек в общем одинаковы в разных древесинах и, следовательно, механические свойства древесины в основном будут зависеть от распределения этого вещества в определенном объеме древесины, т. е. прежде всего от процента ее плотной массы.

Что в некотором приближении это именно так, ясно из тех зависимостей, которые давно уже были установлены различными авторами между объемным весом и целым рядом механических свойств. Пересчет пределов прочности (временных напряжений) не на 1 см² древесины,

а на 1 см^2 (или 1 мм^2) плотной массы древесины (определенной не вообще для данной породы, а соответствующими измерениями под микроскопом в тех самых участках или около них, к которым были приложены силы, действовавшие на образец) вероятно позволил бы получить несравненно менее варьирующие величины, чем мы имеем сейчас. Во всяком случае определения некоторых механических показателей отдельно для ранней и поздней древесины, давшие возможность получить значительно более однородный материал в смысле содержания в нем вещества клеточных оболочек, показали значительные отличия, хорошо увязывающиеся с различиями в объемном весе (и, следовательно, с процентом плотной массы). Так, предел прочности растяжения вдоль волокон ранней древесины лиственницы, имеющей объемный вес в абсолютно сухом состоянии 0.383 и поверхностную порозность в 66% , равняется 442 кг/см^2 , а поздней, при объемном весе 0.863 и поверхностной порозности в 21% , — 1510 кг/см^2 . Различие в прочности между ранней и поздней древесиной составляло 1068 кг/см^2 , или 70% . Предел прочности, подсчитанный не на площадь сечения образца в целом, а на площадь сечения только оболочек трахеид, для ранней древесины оказался равным 1300 кг/см^2 , а для поздней 1910 кг/см^2 . В данном случае различие в прочности между зонами составило только 610 кг/см^2 , или 32% (Вихров, 1949). Эта сравнительно небольшая разница вызвана, по мнению В. Е. Вихрова, различной длиной трахеид и различным строением (размещением и количеством окаймленных пор, углом наклона фибрилл), а также химическим составом клеточных оболочек.

Однако несомненно, что представление о древесине как о сумме древесинного вещества и полостей грубо упрощено. Самое элементарное знакомство с ее строением показывает, что в ней необходимо различать минимально три слагаемых: оболочки трахеальных элементов, полости трахеальных элементов и лучи (если для простоты отнести тяжевую и веретеновидную паренхиму к трахеальным элементам). Такое допущение вполне оправдано для большинства пород умеренных широт, но, например, для древесины инжира уже необходимо учитывать роль древесной паренхимы, очень обильной у этого растения. Во многих тропических древесинах древесная паренхима составляет большую часть объема и отождествлять механические свойства вещества ее оболочек с веществом оболочек волокон нет никаких оснований. Кроме того, не менее очевидно, что наличие в оболочках сосудов и особенно волокон большего или меньшего количества сравнительно крупных пор не может не оказать влияния на механические свойства оболочек. Наконец, следует учесть, что определенное (и может быть, очень значительное) влияние на механическое сопротивление волокон должен оказывать и угол наклона фибрилл в оболочках. Во всяком случае установлено, что имеется определенная зависимость между прочностью при сжатии и длиной волокна. Связь между последним показателем и углом наклона фибрилл была показана несколько выше.

Определенную роль в установлении механических свойств древесины играют сердцевинные лучи. Во всяком случае у некоторых пород они отличаются большей жесткостью, чем трахеальные элементы. По неопубликованным наблюдениям Г. А. Арзуманяна, лучи в некоторой мере определяют работу древесины на изгиб и растяжение вдоль волокон — на скалывание и раскалывание.

Советские исследователи установили, что различные слои оболочек клеток обладают различными механическими свойствами. При ме-

механических воздействиях первые признаки нарушения структуры наблюдаются в виде косых штрихов («линии скольжения») во вторичных слоях клеточных оболочек, но в срединной пластинке они не обнаруживаются (Л. А. Иванов, 1933; Москалева, 1940). Объясняя это явление, Л. А. Иванов делает весьма важный вывод, что при механических воздействиях на древесину срединная пластинка является наиболее прочной, вторичные же слои — более слабой частью ткани. Однако Ю. М. Иванов (1935) дает этим фактам другое объяснение. Он утверждает, что «если первые линии скольжения появляются во вторичных слоях клеточных оболочек, это значит, что они имеют меньшее относительное удлинение и, следовательно, большую жесткость, чем межклетчатая пластинка». Далее этот автор говорит, что «после появления линий скольжения материал уже имеет остаточные деформации, проявляющиеся в виде этих необратимых изменений в структуре материала, которые, все увеличиваясь при возрастании усилия, приводят, наконец, к полному нарушению сцепления, т. е. к разрушению».

Микроскопическое исследование последовательности развития разрушений стенок трахейд и характер разрушений при сжатии вдоль волокон показывает, что места разрушений (разрывы, переломы) определяются направлением линий скольжения. При этом мелкие линии скольжения развиваются в крупные, а последние в разрывы и переломы (Баженов, 1949).

Характер разрушения древесины при разных видах механических воздействий наиболее полно исследован при сжатии вдоль волокон. Л. А. Иванов (1933) установил, что характер разрушения при сжатии вдоль волокон древесины хвойных пород определяется расположением сердцевинных лучей. Около них волокна изгибаются. Степень отклонения волокон зависит от ширины сердцевинного луча. При сжатии древесины вдоль волокон начало разрушений наблюдается около сердцевинных лучей, так как волокна легко отрываются от паренхимы клеток луча. Разрушенная зона при действии хлор-цинк-иода окрашивается в характерный для целлюлозы фиолетовый цвет. Физическая сущность явлений, вызывающих эту реакцию на целлюлозу, не вполне ясна.

Согласно В. Е. Москалевой (1940, 1948), начальные деформации во вторичных слоях клеточной оболочки при сжатии вдоль волокон у сосны и березы обнаруживаются тогда, когда древесина испытывает напряжения, близкие к пределу пластического течения. У березы в первую очередь начинают разрушаться сосуды. Это понятно, если учесть, что сосуд представляет собой полую трубку со стенками, снабженными многочисленными окаймленными порами. При действии нагрузок они начинают разрушаться раньше, чем толстостенные волокна.

При исследовании характера разрушения при растяжении вдоль волокон наблюдается разрыв стенок поперек трахейд или под углом к оси волокна. В древесине, не подвергавшейся химической обработке, никогда не происходит разъединения клеток по срединной пластинке. Это говорит о том, что клетки прочно соединены друг с другом. Легче разрушить оболочки клеток при растяжении, чем разъединить их друг от друга.

Трещины, образующиеся при сушке древесины, идут параллельно сердцевинным лучам как в поздней, так и в ранней частях годичного слоя. Под влиянием же механического воздействия, например при раскалывании, характер разрушений иной. При раскалывании древесины сосны в радиальном направлении линия разрушения идет параллельно сердцевинным лучам в поздней древесине и независимо от них — в ранней части годичного слоя, что указывает на меньшее сопротивление, оказываемое

тонкими оболочками трахейд ранней древесины, даже по сравнению с клетками лучей. При раскалывании древесины сосны в тангентальном направлении разрыв происходит в ранней части годичного кольца.

При исследовании образцов после испытаний на статический изгиб обнаружены деформации сжатия в верхней части образца и деформации растяжения в нижней. В нейтральной, промежуточной, зоне образцов наблюдались деформации сжатия и растяжения (Москалева, 1948), что, может быть, вызвано скалывающими напряжениями на нейтральной оси.

Все рассмотренные работы значительно уточнили наши представления о процессах, происходящих во время разрушения древесины, и о той роли, которую играют в установлении механических свойств отдельные участки оболочек клеток и различные типы клеточных отделностей, слагающих древесину.

Связь строения древесины с продвижением в ней жидкостей

Здесь мы не рассматриваем вопросов, связанных с продвижением жидкостей в растущем дереве. Эта проблема, которой мы частично коснулись в предыдущей главе, представляет огромный интерес, но в основном относится к области чисто физиологических исследований и тем самым в большей своей части выходит за пределы вопросов, разбираемых в настоящей книге. Однако вопросы движения жидкостей в сухой мертвой древесине имеют очень большое практическое значение во многих отраслях промышленности, связанных с обработкой или использованием древесины. При сушке, пропитке древесины (как для целей ее консервирования, так и при других видах ее обработки или облагораживания), экстрагировании смол или иных веществ, использовании деревянной тары, гидротехническом строительстве и т. д. необходимо не только знать проницаемость древесины жидкостями, но и иметь отчетливое представление о том, какие особенности ее анатомического строения определяют продвижение жидкости в том или ином направлении.

Продвижение жидкостей в древесине в основном происходит вдоль трахеальных элементов. Поперечная проницаемость обычно значительно меньше продольной, и по наблюдениям, проведенным еще в 1938 г. Эриксоном, Шмитцем и Гартнером, эти различия могут достигать порядка десятков и сотен тысяч раз.

Тангентальная проницаемость у хвойных пород большей частью значительно меньше, чем радиальная. У лиственных эти различия менее существенны, но все же и в этих древесинах обычно жидкость лучше проходит в радиальном направлении.

Детальное исследование вопроса поперечной проницаемости, проведенное В. А. Баженовым (1949), показало, что при продвижении жидкостей в древесине следует различать капиллярное перемещение, которое имеет место в древесине при влажности выше точки насыщения волокна, и диффузное перемещение влаги, происходящее при влажности ниже точки насыщения волокна.

У хвойных пород путем продвижения воды в поперечном направлении в некоторой мере являются смоляные ходы и лучи. В последних, повидимому, основным путем для проведения жидкостей служат лучевые трахеиды, хотя нет твердых доказательств, что хвойные древесины, лишенные лучевых трахейд, хуже проводят воду, чем древесины, где наблюдается этот тип клеток. Вопрос поперечной проницаемости имеет большое значение для некоторых приемов антисептической обработки

древесины, при которых растворы антисептика поступают не через торцовые поверхности, а через пласти или кромки досок или балок. В таких случаях растворы поступают, повидимому, двумя путями: диффузией через толщу клеточных оболочек и через окаймленные поры. При этом надо учитывать, что у хвойных пород количество и распределение пор на различных (радиальных и тангентальных) стенках трахеид различны в поздней и ранней древесине. Во всяком случае рассматривать древесину как систему не сообщающихся между собой капилляров (как это делают некоторые исследователи, работающие в области пропитки) нет никаких оснований.

В целом большинство древесин практически не проводит воду или другие жидкости в поперечном направлении, и это свойство обусловило развитие деревянного кораблестроения и широкое применение деревянной тары для воды, вина, различного рода солей растворов и т. д.

Продвижение воды в продольном и поперечном направлениях представляет собой физико-химический процесс, в котором особенности анатомического строения древесины играют существенную роль. Этот вопрос имеет большое значение в деле пропитки древесины и именно с этой точки зрения было проведено большинство исследований.

У хвойных пород пропитка древесины даже под относительно высокими давлениями часто встречает некоторые затруднения.

Отсутствие у ядра сосны способности к пропитке давно уже было поставлено в связь с закупоркой большинства трахеид смолистыми веществами, препятствующими продвижению жидкостей.

Ель и отчасти пихта очень часто весьма плохо воспринимают антисептик. Исследования (Гартман, 1934) пропитанной древесины показали, что консервирующая жидкость в основном проходит через позднюю древесину, в то время как ранняя древесина, несмотря на большее сечение своих трахеид и большое число пор большего размера, часто оказывается закрытой для жидкостей.

Наблюдения, проведенные еще в 1933 г. английским древесиноведом Э. Филлипсом (Phillips, 1933), в значительной мере вскрыли причины этого явления. Им было установлено, что в процессе сушки древесины происходят сдвиги пленок окаймленных пор, приводящие к смещениям торусов и закрытию окаймленных пор. Работая в основном со свежесрубленной древесиной заболони или с высушенной мертвой древесиной, этот автор не выявил того процесса постепенного закрытия окаймленных пор в стволах растущих хвойных деревьев по мере падения жизненности древесины, который спустя несколько лет был установлен и детально изучен Л. И. Джапаридзе и его сотрудниками.

Сами по себе данные Л. И. Джапаридзе уже в известной степени объясняют, почему спелая древесина ели и пихты значительно хуже поддается пропитке, чем заболонь. Однако этот процесс при сушке древесины еще более усиливается и закрытые поры начинают появляться уже по всему сечению ствола. При этом, как показано в табл. 40, количество открытых пор в поздней древесине значительно превышает это же количество в ранней древесине.

Очевидно, для того чтобы был возможен ток жидкости через трахеиду, в ней должны быть открыты по крайней мере две поры: одна для входа жидкости, другая для ее выхода. В опытах Э. Филлипса (Phillips, 1933) у некоторых пород в среднем на две трахеиды приходилась всего одна открытая пора. Вероятно, в таких случаях движение жидкостей в ранней древесине будет очень затруднено, если не невозможно.

ТАБЛИЦА 40

Количество открытых пор в ранней и поздней частях годичного слоя высушенной древесины заболони некоторых хвойных пород

Порода	Среднее число пор у одной трахеиды		Средний процент открытых пор		Среднее число открытых пор на одну трахеиду в воздушно-сухой древесине	
	ранняя древесина	поздняя древесина	ранняя древесина	поздняя древесина	ранняя древесина	поздняя древесина
<i>Larix decidua</i>	90	8	1	29	0.9	2.3
<i>Picea excelsa</i>	90	25	7	31	6.3	7.8
<i>Pinus nigra</i> var. <i>calabrica</i>	49	12	1	40	0.5	4.8
<i>P. sylvestris</i>	70	17	2	66	1.4	11.0
<i>Pseudotsuga taxifolia</i>	92	8	1	25	0.9	2.0

Возможность сдвига торуса в значительной мере зависит от толщины клеточной оболочки. Эта связь проявляется не только в тонкостенных ранних и толстостенных поздних трахеидах. Толщина оболочек поздних трахеид, неодинаковая у различных пород, также оказывается связанной с количеством открытых пор и неизменно больше у толстостенных поздних трахеид (табл. 41). Это наблюдение представляет определенный интерес, так как позволяет заранее делать вывод о возможном состоянии пор в высушенной древесине по толщине стенок трахеид.

ТАБЛИЦА 41

Соотношение между толщиной оболочек поздней древесины и процентом открытых пор в высушенной древесине некоторых хвойных пород

Порода	Процент открытых пор в сухой поздней древесине	Средняя толщина стенки трахеид в поздней древесине (μ)
<i>Larix decidua</i>	33	7.0
<i>Picea excelsa</i>	35	8.5
<i>Pinus nigra</i> var. <i>calabrica</i>	40	6.0
<i>P. sylvestris</i>	60	8.0
<i>Pseudotsuga taxifolia</i> (из Англии)	20	6.0
<i>P. taxifolia</i> (из Канады)	53	11.0

Филлипс выдвинул гипотезу о причинах закрытия пор при сушке в результате явлений поверхностного натяжения, возникающих при высушивании древесины до точки насыщения волокна. Л. И. Джапаридзе и Н. Н. Брегадзе (1940) справедливо критикуют эту точку зрения, указывая, что в живом дереве, даже в его глубоких слоях, где происходит массовое закрытие окаймленных пор, влажность древесины всегда выше этого предела. Скорее всего при сушке древесины в пленках пор происходят какие-то физико-химические процессы, изменяющие их коллоидную структуру и приводящие к сдвигам торусов. Мы уже указывали, что

в высушенной древесине никогда не наблюдаются промежуточные состояния торусов, столь частые во внутренних слоях растущего дерева (табл. 24), и все торусы бывают или открыты или закрыты.

Погружение свежесрубленной древесины в спирт фиксирует также и состояние торуса, и древесина, немедленно после валки погруженная в спирт, а затем высушенная, не показывает увеличения количества закрытых пор по сравнению со свежесрубленной. Предлагавшиеся на этом основании способы обработки древесины спиртом с целью ее более успешного консервирования вряд ли окажутся экономически эффективными (кроме, быть может, некоторых особых случаев).

Недавно Лизе (Liese, 1953) вновь исследовал вопрос о причинах сдвига торуса в трахеидах хвойных при высыхании древесины. В целом он присоединяется к точке зрения Филлипса о влиянии на этот процесс сил поверхностного натяжения воды. Различия в пропитываемости древесины сосны, с одной стороны, и древесиной ели, пихты и псевдотсуги, с другой, неоднократно констатировавшиеся практикой, по мнению этого автора, связаны с различиями в строении пленки поры у этих пород. Такие же различия автор видит и в радиальной проницаемости клеток лучей у сосны и у других пород.

Древесина лиственных пород, благодаря наличию сосудов, в сухом состоянии проводит жидкости вдоль волокна в 6—10 раз быстрее, чем древесина хвойных. Поэтому в большинстве случаев для заболонных пород пропитка не встречает никаких затруднений. Ядро, независимо от того, закупорено ли оно тиллами или пропитано ядровыми веществами, как правило, пропитке не поддается и к продвижению жидкостей не способно. Все же сравнительные опыты по проницаемости ядра дуба в торцовом, радиальном и тангентальном направлениях, произведенные в последнее время Л. М. Джамполадяном, показали, что в этом отношении в различных направлениях имеется довольно значительная разница, выражающаяся в среднем (для воды) отношением 4.0 : 1.5 : 1.0. Возможно, это связано с тем, что в ядре дуба некоторые элементы (в том числе отдельные мелкие сосуды и сосудистые трахеиды) остаются незакупоренными. Значительные препятствия к продвижению жидкостей наблюдаются и в случае ложного ядра, хотя количество тилл в нем обычно бывает гораздо меньше, чем в нормальном ядре ядровых пород. В связи с этим необходимо обратить внимание на то, что производимый иногда для определения способности к пропитке подсчет процента затиллованных сосудов на поперечном срезе дает мало показательные результаты. Действительно, устанавливаемые при этом незначительные проценты затиллованных сосудов (табл. 26) вовсе не означают, что остальное количество сосудов свободно от тилл, а показывают, что тиллы по длине сосуда расположены далеко один от другого. При этом, как показала практика шпалопропиточных заводов Закавказья, долгое время работавших с ложным ядром бука, все же не удается получить удовлетворительной пропитки, даже применяя относительно высокие давления. Ложное ядро, закупоренное микобактериями или раневыми веществами, повидимому, также не поддается пропитке, хотя неизвестно, есть ли какое-либо различие в сопротивлении току жидкости у сосудов, закупоренных тиллами или только этими веществами.

Те ядровые породы, которые образуют в заболони тиллы, также оказывают сопротивление происхождению жидкостей. На этом основании, обычно в виноделии, бракуют древесину тех видов дубов (например *Quercus castanaefolia*, *Q. longipes*, *Q. pontica*), в которых заболонь сво-

бодна от тилл. Это, впрочем, связано не с проницаемостью жидкости (вина или спирта) в поперечном направлении через клепку, но с гораздо большим испарением через торцы клепчин в тех случаях, когда в клепку в том или ином количестве попадает заболонь.

Любопытные, но довольно плохо изученные явления происходят в толще ядровой древесины дуба в процессах приготовления вина и особенно коньяка. Как известно, для получения качественных марок этих напитков необходимо их выдерживать более или менее длительные сроки в дубовых бочках. Сущность процессов, которые имеют место при созревании коньяка, повидимому (по данным Л. М. Джамполадяна), заключается в том, что в толще дубовой клепки происходит растворение спиртом каких-то веществ, входящих в лигнинный комплекс древесины, одновременно с процессом экстрагирования спиртом ядровых (в основном дубильных) веществ, содержащихся в паренхимных клетках и в оболочках трахеальных элементов древесины ядра. Влияние обоих процессов на качество получаемого напитка, видимо, различно. Аромат и вкус коньяка в основном создается лигнином, окраска (колер) — дубильными веществами. Анатомическое и микрохимическое исследования процессов, происходящих при этом, могли быть весьма интересными.

Связь строения древесины с ее декоративными свойствами ¹

Как это давно установлено в древесиноведении, общее зрительное и тактильное впечатление от древесины складывается из некоторых основных элементов, которые удобно разбить на четыре категории, именно текстуру, блеск, цвет и состояние поверхности.

Под текстурой следует понимать расположение годичных слоев и сочетание различных анатомических элементов древесины, видимых ² на каждом из двух продольных разрезов (а также и на промежуточных) и создающих более или менее богатый рисунок древесины, характерный для определенной древесной породы, не находящийся в других естественных материалах и почти совершенно не поддающийся воспроизведению в материалах искусственных.

Для древесины древесных пород наших умеренных широт основными анатомическими элементами, создающими текстуру, являются сосуды, лучи и волокна.³ Выраженность границы годичных слоев зависит или от скопления в ранней части слоев сосудов или же от наличия в поздней (терминальной) древесине полосы толстостенных сплюснутых механических элементов. Все используемые в промышленности лиственные древесные породы, разумеется, имеют сосуды, волокна и лучи; однако возможность их восприятия невооруженным глазом зависит от размеров этих элементов. Поэтому у очень многих древесных пород сосуды и сердцевинные лучи не отличимы от основной массы древесины, состоящей из волокон. Годичные слои при этом могут быть либо более или менее отчетливо заметны, либо, наоборот, плохо или вовсе неразличимы. В таких случаях можно говорить о «слаботекстурной древесине». Однако не сле-

¹ В настоящем разделе нами использованы некоторые данные Е. М. Татишвили.

² В мебельной и отделочной промышленности торцовые распилы употребляются как редкое (и не всегда удачное) исключение. Поэтому здесь и ниже говорится только о продольных разрезах древесины на доски или (что является гораздо более обычным случаем) на листы строганой фанеры.

³ У многих тропических пород очень своеобразный рисунок создается видимым простым глазом расположением древесной паренхимы.

дует думать, что эти древесины лишены декоративного значения. Цвет и блеск древесины в этих случаях могут создать высокий декоративный эффект, и некоторые изделия, отделанные такой древесиной, не только не уступают, но даже превосходят по красоте изделия, облицованные текстурной древесиной. Примером высоко декоративной слаботекстурной древесины является груша. Аналогичным слаботекстурным высокодекоративным строением обладает самшит, к сожалению, не используемый нашей фанерной промышленностью и применяемый только в токарных и инкрустационных изделиях, а также некоторые другие породы. Фанера из древесины этого типа, при удачной ее обработке, несколько напоминает слоновую кость или изделия из пластмассы, выгодно отличаясь от них богатством естественной окраски и особенно теплотой тона.

Можно считать, что для человека с нормальным зрением одиночные сосуды с диаметром менее $100\ \mu$ на продольных разрезах неразличимы на общем фоне древесины. Видимость сосудов увеличивается, если они окружены чехлом паренхимных клеток. Этот чехол наблюдается из наших пород у хурмы, ясени и некоторых других, благодаря чему на досках или фанерных листах из этих пород видны не только крупные сосуды ранней древесины (с диаметром в $200\text{--}300\ \mu$), но и одиночные сосуды в поздней древесине, имеющие часто всего лишь $30\ \mu$ в диаметре. Мелкие сосуды, собранные в более или менее значительные группы (особенно если эти группы протягиваются в тангентальном направлении), также всегда заметны в виде светлых, обычно извилистых линий. Таковы сосуды поздней древесины у карагача и других ильмовых, образующие на листах фанеры тангентальных срезов очень красивые зигзагообразные светлые полосы, служащие эффектным дополнением к резко очерченным полосам из вертикальных штрихов, составленных из сосудов ранней части годовичного слоя.

Узкие лучи, шириной до $6\text{--}10$ рядов клеток, невооруженным глазом не выделяются из основной массы древесины, хотя их наличие играет определенную роль в создании блеска древесины. Об этом речь будет идти ниже (напомним, что мы рассматриваем только продольные разрезы древесины; на торцовом разрезе видны даже $1\text{--}3$ -рядные лучи). Более широкие лучи — шириной в $15\text{--}30$ рядов клеток и высотой до 100 клеток и более — всегда хорошо заметны и создают особый, иногда чрезвычайно красивый рисунок древесины.

Широкие сосуды обычно бывают одинаково заметны как на тангентальных, так и на радиальных и промежуточных срезах. В обоих случаях они представляются глазу в виде узких, обычно темных на более светлом фоне, продольно расположенных штрихов («штриховая» текстура), собранных в более или менее широкие полосы («полосоштриховая» текстура у всех кольцесосудистых пород, как, например, дуб, каштан, карагач, ясень) или же более или менее беспорядочно разбросанных по поверхности («рассеянноштриховая» текстура у грецкого и серого ореха, лапины, эвкалипта и др.). Полосоштриховая текстура дает обычно весьма эффектные поверхности, широко используемые в мебельном производстве и для отделки помещений. Обычная раскраска хвойной древесины «под дуб», широко практикуемая при выполнении дверей, для внутренней деревянной отделки пассажирских вагонов (старого типа), представляет собой грубую имитацию именно этого типа структуры. Рисунок полос значительно отличается на радиальных и на тангентальных распилах или срезах. На радиальных он значительно беднее и представлен в виде более или менее параллельных, большей частью узких

полос, идущих продольно вдоль доски или листа фанеры. На тангентальном распиле полосы обычно расположены в виде неправильных чередующихся полуovalов, представляющих наиболее характерный для обычного восприятия рисунок древесины. Следует напомнить, что полосостриховая текстура имеет один существенный недостаток, ограничивающий область ее применения. Рисунок полос обычно весьма крупен и художественный эффект от такой фанеры или доски может быть получен только при отделке ею более или менее значительных поверхностей, где глаз может охватить значительное пространство (не менее нескольких десятков квадратных дециметров), на котором отчетливо вырисовывается весь рисунок древесины. Поэтому полосостриховая фанера особенно эффектна для панелей и тех мебельных изделий, в которых фанерой облицовываются крупные плоскости, не члененные в горизонтальном направлении какими-нибудь элементами (полками, дверцами и т. д.), как, например, гардеробы, незастекленные шкафы и т. д.

Рассеянноштриховая текстура при наличии, разумеется, прочих показателей: цвета, блеска и соответствующей поверхности, способна дать высокохудожественный эффект при отделке древесиной этого типа как крупных, так и мелких поверхностей. Наиболее известной древесиной с рассеянноштриховой текстурой является орех (европейский — грецкий — орех и некоторые виды из Северной Америки), давно уже являющийся излюбленным материалом для отделочных работ и производства мебели.

Сердцевинные лучи, когда они заметны простым глазом на продольных поверхностях древесины, дают совершенно различный рисунок на различных разрезах. На радиальном срезе крупные лучи видны в виде более или менее длинных и гладких блестящих полосок или пятен (так называемые «зеркальца»). Такая «зеркальчатая» текстура характерна для радиальных разрезов дуба, бука, платана, явора и некоторых других пород. У дуба она ассоциируется с полосостриховой текстурой, связанной, как мы говорили выше, с расположением сосудов в узких продольных параллельных полосах, составленных из отдельных штрихов. Особенно эффектна зеркальчатая текстура на радиальной фанере платана, где сверкающие красновато-коричневые «зеркальца» очень удачно связаны с красновато-золотистым фоном древесины. Следует отметить, однако, что этот богатый рисунок несколько утомителен на больших плоскостях и, как правило, радиальная платановая фанера должна быть употребляема в виде небольших участков на фоне фанеры других, более спокойных типов текстуры. Также эффектна «зеркальчатая» текстура явора и даже бука, который вообще отличается некоторой бедностью текстуры и особенно цвета.

Тангентальные разрезы древесин с широкими лучами гораздо беднее (по этому признаку) радиальных. На этих разрезах лучи выступают в виде чечевицеобразных или линзообразных черточек, как правило, более темных, чем основной фон древесины. При этом лучи создают более или менее отчетливое впечатление чешуйчатости. «Чешуйчатая» текстура особенно эффектна опять-таки у платана; у других пород, если нет иных качеств древесины (цвета, блеска или высокой гладкости поверхности), она имеет обычно бедный вид и не дает большого декоративного эффекта.

Зеркальчатая текстура радиальных разрезов настолько превосходит текстуру тангентальных срезов, что при распиловке или резке на фанерном станке древесины с широкими лучами нужно максимально стре-

миться к получению радиальных (или хотя бы полурадияльных) сортиментов.

Некоторые породы, довольно часто используемые для ножевой фанеры, как, например, ольха и медвежий орех, имеют агрегатные лучи. Составленные из сближенных мелких (обычно однорядных) лучей, разделенных между собой полосами волокон, эти лучи не обладают блеском настоящих широких лучей и обычно не повышают декоративного эффекта древесины.

Ярусное расположение лучей, характерное преимущественно для тропических пород и из наших деловых древесины отмечаемое только у хурмы (причем не всегда очень отчетливо), внешне (на тангентальных распилах или разрезах) проявляется в виде правильной чешуйчатости, большей частью очень тонкой и придающей древесине своеобразный, обычно очень красивый вид. В частности этим рисунком обладает высоко ценимое в мебельной промышленности настоящее красное дерево — махогани (*Swietenia macrophylla*). Такую текстуру можно обозначить термином «правильночешуйчатая текстура», наиболее отвечающим зрительному впечатлению от древесины этого типа.

Для ряда древесных пород характерно непрямолинейное расположение волокон. Такое более или менее волнистое или струйчатое прохождение волокон характерно не для всех экземпляров данной породы, но склонность к возникновению подобного расположения часто является видовым признаком. Так, у кленов очень обычны волнистые или струйчатые текстуры, в то время как у бука они чрезвычайно редки. Такая волнистая или струйчатая текстура придает доске или фанере своеобразный, высоко ценимый в технике рисунок и блеск.

Большой декоративный эффект может быть получен при распиловке или резке участков стволов с различными аномалиями в росте. Таковы нарушения в структуре древесины карельской березы — этой самой декоративной древесины севера — подробно изученные Н. О. Соколовым (1948); текстура так называемого «птичьего глаза», наблюдающаяся у кленов и яворов, иногда и ясеня, березы и некоторых других пород, различного рода капы и наплывы, нарушения структуры в местах перехода ствола в корень или на развилках ствола, отхода крупных веток и т. д. Во всех этих участках, под влиянием ли разрастающихся адвентивных почек (как в случаях большинства наплывов), давления, оказываемого на камбиальный слой какими-либо группами клеток в лубе (как у карельской березы и, повидимому, в большинстве случаев появления «птичьего глаза») или особенности роста самого органа древесного растения, нарушается нормальное расположение трахеальных элементов, сердцевинные лучи перестают быть перпендикулярными к оси ствола и возникает очень сложная структура, часто требующая от микроскописта немало терпения и настойчивости для ее полной расшифровки. Текстура распилов и разрезов таких участков ствола часто в высшей степени своеобразна. Причудливые волнистые узоры такой древесины издавна ценятся в мебельном и отделочном производстве, хотя ее распиловка и сушка часто сопряжены со значительными трудностями.

Многие древесины на радиальных и тангентальных срезах обладают естественным блеском. Последующей обработкой — полировкой, лакировкой и вощением — естественный блеск может быть выявлен и усилен. Однако породы, отличающиеся слабым естественным блеском или вовсе его лишенные, даже при тщательной обработке поверхности, не приобретают того красивого блеска, который характерен для некоторых древе-

син. Блеск обуславливается наличием в древесине более или менее значительных участков с гладкой поверхностью, не рассеивающей, а правильно отражающей свет. Такими участками являются сердцевинные лучи на радиальных или полурадиальных распилах, крупные сосуды, вскрытые рубанком или ножом строгального станка, и особенно толсто-стенные волокна с очень мелкими или точечными полостями. Таким образом, блеск древесины также определяется ее анатомическим строением.

Цвет древесины в декоративно-мебельном производстве служит важнейшим, иногда решающим признаком, по которому производится подбор и оценка древесины, так как подбор цветов и их сочетание в отдельных частях мебельного изделия или панели имеет существенное значение для общего зрительного впечатления о достоинстве работы. Естественная окраска древесины, характеризующая ту или иную породу, трудно поддается имитации, и опыты с искусственной окраской светлоокрашенных древесин редко приводят к сколько-нибудь удовлетворительным результатам. Как правило, наиболее богатой окраской отличается древесина ядра ядровых пород. Поэтому заболонь дуба, каштана, карагача обычно рассматривается как лишенная декоративного интереса. К этому имеются также и соображения технического порядка, именно затруднительность получения достаточно широких листов только заболонной фанеры и неравномерность усушки листов, содержащих ядровые и заболонные части. У пород с мало развитым ядром, как, например, ясеня, одинаково используются как заболонная, так и ядровая части, причем заболонь ясеня имеет красивую светлооранжевую окраску, не уступающую по красоте светло-бурой окраске ядра. Древесина некоторых заболонных пород отличается своеобразной, высокодекоративной окраской, преимущественно светлых тонов. Такова древесина груши, кленов (особенно явора), медвежьего ореха и некоторых других.

По особенностям технологического процесса фанерного производства брус, с которого срезается фанера, должен быть предварительно пропарен. Пропарка обычно в той или иной степени меняет окраску древесины, причем, чем интенсивнее и длительнее пропарка, тем значительнее изменение цвета в сторону его потемнения. Применением некоторых протрав цвет древесины также может быть изменен и иногда это приводит к значительному усилению декоративного эффекта.

Количество и распределение ядровых веществ в древесине всегда могут быть определены микроскопически. Причина изменения окраски при пропарке большей частью зависит от выщелачивания пластических или ядровых веществ под действием воды и высокой температуры и пропитывания клеточных оболочек возникающими продуктами. Все детали этого процесса могут быть прослежены под микроскопом, причем вполне возможно заранее, по состоянию пластических веществ в древесине до пропарки, установить эффект пропарки на цвет древесины. В некоторых породах естественная окраска древесины распределена по поверхности доски или фанерного листа весьма неравномерно и образует черные полосы, линии или более или менее сложный рисунок. Такие черные или темношоколадные полосы довольно характерны для кавказского ореха, выросшего в садовых или в парковых условиях, и древесина этого типа очень высоко ценится во всем мире. Некоторые тропические породы, как, например, *Krugiodendron ferrogineum* из семейства *Rhamnaceae* (Антильские острова) или *Piratiniera* из Южной Америки, ценятся именно в связи с этим своеобразным рисунком, зависящем не от текстуры древесины,

а от неравномерного распределения ядровых или раневых веществ. В более слабом виде такое же распределение раневых веществ обычно в древесине абрикоса, что придает ей очень декоративный вид.

Последним элементом, определяющим качество декоративной древесины, является состояние ее поверхности — большая или меньшая гладкость. Этот признак в какой-то мере сопряжен с блеском поверхности, но ряд пород, древесина которых отличается значительным блеском, например явор, характеризуется менее гладкой поверхностью, чем некоторые другие, у которых высокая гладкость ассоциируется с относительно незначительным блеском, например груша. Состояние поверхности имеет существенное значение в любых отделочных работах, так как шероховатая поверхность, воспринимаемая наощупь или даже глазом, обычно производит неприятное впечатление.

Шероховатая поверхность — основной недостаток большинства кольцесосудистых пород, причем дуб, каштан и шелковица, в связи с большим диаметром своих сосудов, отличаются большей шероховатостью, чем, например, карагач и ясень. Многие рассеяннососудистые породы, характеризующиеся крупнокалиберными тонкостенными волокнами, имеют более или менее шероховатую поверхность. Таковы, например, ольха и медвежий орех. Бук, клены, орех обладают более гладкой поверхностью. Наконец, древесины с мелкокалиберными тонкостенными волокнами имеют наиболее гладкую, приятную наощупь поверхность. Таким образом, состояние поверхности, как и текстура и блеск древесины, являясь внешним выражением особенностей ее анатомического строения.

Установленная связь особенностей анатомического строения древесины с декоративностью позволяет выявлять эти качества при микроскопическом исследовании тех древесных пород, которые до сих пор в промышленности не использовались. Это обстоятельство довольно важно, так как список пород, используемых в нашей мебельной и отделочной промышленности, очень невелик и не может удовлетворить все возрастающие потребности населения Советского Союза в красивой изящной мебели. Поэтому поиски нового декоративного древесного сырья в дендрофлоре Кавказа, Средней Азии и Дальнего Востока имеют весьма актуальное значение.

Не меньшее значение имеет проблема повышения декоративности древесины у более обычных пород. Очень многие из этих признаков строения изменяются под влиянием соответствующего изменения лесорастительных условий. Направленность этих изменений в нужную сторону может позволить получать более декоративную и, следовательно, более ценную древесину.

Наконец, нужно упомянуть и о возможном вмешательстве в условия роста дерева для получения соответствующих капов, наплывов и т. д. Известно, что еще в XVII и XVIII столетиях местные алжирские мастера обжигали стволы так называемого сандарака, или алжирской туи (*Tetraclinis articulata*), чтобы получить наплывы у этой породы, отличающиеся высокой декоративностью. В 1917 г. Пиччиоли описал свои опыты с искусственным получением наплывов у самшита путем наложения на ствол металлического бандаж, вызывавшего пробуждение адвентивных почек. Выбор породы в этом случае можно признать очень неудачным, так как при медленном росте самшита потребовались бы столетия, чтобы получить годные для эксплуатации наплывы. Однако искусственное получение наплывов, особенно для быстрорастущих пород, может ока-

заться вполне перспективным, и здесь также будет необходим постоянный анатомический контроль.

Исследование древесины, видоизмененной технологическими воздействиями

В настоящее время все большее распространение приобретают новые виды древесных материалов, получающиеся путем глубоких воздействий на древесину, изменяющую при этом свое строение и приобретающую новые, повышенные свойства. Среди этих материалов определенную роль играют изделия из прессованной древесины.

Анатомическое исследование изменений, происходящих в древесине при ее прессовании, представляет значительный интерес. Повышение механических свойств прессованной древесины зависит главным образом от степени уплотнения, т. е. сведения до минимума полостей клеток. Чем больше древесинного вещества придется на единицу объема древесины, тем больше будет объемный вес материала и выше его прочность. При прессовании древесины, кроме величины механического уплотнения большое значение имеет действие высоких температур. Прессование в большинстве случаев производится при повышенных температурах. Основным недостатком прессованной древесины до сих пор является ее невысокая стойкость против воздействия влаги, под влиянием которой древесина возвращается в первоначальное состояние. При этом древесина теряет свою прочность — происходит ее «распрессовка».

Распрессовка древесины ограничивает применение прессованной древесины в промышленности. Для придания ей большой стабильности пытались древесину предварительно пропитывать веществами, понижающими ее способность поглощать влагу, а также повышать температуру при прессовании. Оказалось, что повышением температуры при прессовании до 180° можно повысить стабильность прессованной древесины; однако при этом происходит изменение химического состава вещества клеточных оболочек и прочность древесины в связи с этим значительно уменьшается. При действии более низких температур снижение прочности вещества клеточных стенок не происходит, но зато не достигается стабильность материала. Найти оптимум давления и температуры, с учетом влажности прессуемой древесины, составляет очередную задачу технологов, и здесь исследования изменений анатомического строения древесины необходимы.

Изменение анатомического строения древесины при прессовании состоит в сплющивании клеток по линии прессования. Форма клеток изменяется, а сердцевинные лучи становятся извилистыми. При этом у хвойных пород большему изменению подвергается ранняя часть годичного слоя, состоящая из тонкостенных трахеид. Улиственных рассеяносудистых пород уплотнение древесины происходит более равномерно (Хухрянский, 1936; Солнцев и Москалева, 1937; Галлай, 1940 и 1947).

Прессование в тангентальном и радиальном направлениях дает материал, различный по своим механическим свойствам. Это различие обусловливается разным изменением анатомического строения древесины, происходящим при прессовании. При радиальном прессовании сосуды и волокна сжаты в радиальном направлении; сердцевинные лучи гофрированы в различной степени в зависимости от расположения и изменения других элементов. При двустороннем и тангентальном прессованиях сосуды и волокна сплюснуты в тангентальном направлении и вытянуты

в радиальном; сердцевинные лучи вследствие уплотнения тканей в тангентальном направлении сближены между собой и не имеют такой гофрировки, как при радиальном прессовании. Эти различия оказываются довольно существенными и характер разрушения древесины, запрессованной в тангентальном и радиальном направлениях, также различен. При сжатии вдоль волокон у древесины, запрессованной в тангентальном направлении или путем двустороннего прессования, складка (сдвиг) имеет наклон в тангентальной плоскости, как и у не видоизмененной древесины. Напротив, у древесины, запрессованной в радиальном направлении, складка (сдвиг) происходит в радиальной плоскости. Причина этих различий, повидимому, связана с тем, что в радиальной прессованной древесине лучи выгибаются и теряют свою первоначальную жесткость, а следовательно и сопротивление.

Другим видом улучшения свойств древесины является получение слоистопрессованной древесины. Она получается путем прессования лущеного шпона, пропитанного искусственными смолами. Чтобы выяснить особенности и свойства этого материала, необходимо знать свойства и строение складывающихся его компонентов. Такая работа по изучению влияния процесса прессования березового и соснового шпона на анатомическое строение и физико-механические свойства этого материала была проведена В. Е. Москалевой (1950). Она предложила метод контроля степени стабилизации прессованной древесины по степени распрессовки среза в воде. В данном случае метод анатомического анализа является методом контроля материала, более удобным и быстрым, чем другие методы определения водопоглощения и степени разбухания.

Анатомический анализ наряду с другими методами исследования позволил Берлину (1950) дать обоснование изменениям, которые происходят в древесине в процессе ее обработки при получении термогибких материалов на основе шпона.

Исследования в этом направлении только еще разворачиваются, но несомненно, что успех в деле получения новых видов облагороженной древесины в значительной мере зависит от того, насколько работники в этой области будут отчетливо представлять себе строение древесины и возникающие в нем изменения под влиянием тех или иных технологических воздействий.

Анатомический анализ в бумажной и гидролизной промышленности

Анатомический анализ в бумажной промышленности насчитывает значительную давность. Определение длины волокна у тех или иных пород, степени их делигнификации в процессе производства бумажной массы, наличия тех или иных повреждений волокон — все эти приемы давно уже вошли в практику не только исследовательских институтов, но и заводских лабораторий бумажной промышленности.

Однако анатомическое исследование приобретает большое значение и для контроля многих отдельных этапов технологического процесса производства бумаги и гидролиза древесины. Значение процесса набухания клеточных оболочек древесины в кислотах и щелочах имеет большое практическое значение для гидролиза древесины концентрированными кислотами и для щелочной варки целлюлозы. Кроме прикладных задач, изучение процесса набухания в различных реагентах может вскрыть детали тонкого строения клеточных оболочек и роль целлюлозы, гемицеллюлоз и лигнина в процессах набухания древесины.

В последнее время в этом направлении интересные результаты были получены П. П. Одинцовым и сотрудниками (1950а, 1950б). Первая из этих работ посвящена изучению набухания продольных и поперечных срезов древесины сосны, сульфитной целлюлозы и голоцеллюлозы в серной и фосфорной кислотах и в растворах едкого натра различной концентрации. Изучение набухания древесины в кислотах распадалось на две части: на исследование явления набухания при таких концентрациях кислоты, при которых идет растворение и гидролиз гемицеллюлоз, но не происходит растворение целлюлозы (48.0—56.5%), и на изучение набухания древесины в кислоте, способной растворять целлюлозу (60% и выше). При этом наблюдался ход набухания в стенках клеток в кислотах разной концентрации и была выявлена разница в набухании между ранней и поздней древесиной. При 65-процентной концентрации кислоты происходит мацерация трахеид поздней части годичного слоя, в то время как трахеиды ранней древесины не разъединяются. Набухание клеток в фосфорной кислоте протекает значительно медленнее, чем в серной. Характер набухания в растворах едкого натра иной, чем в кислотах.

В другой работе П. П. Одинцов и С. В. Милютин (1950) исследовали процесс набухания срезов ели в серной кислоте и в кислых растворах глюкозы. По мере роста концентрации кислоты возрастает и поперечник волокна. Скорость набухания различна в зависимости от концентрации кислоты. После достижения максимума набухания начиналось медленное сужение волокна и постепенное его побурение.

Интересны наблюдения за поведением окаймленных пор при набухании. Круглые отверстия окаймленных пор резко превращаются в щелевидные при 65-процентной концентрации кислоты. Авторами был также изучен механизм набухания отдельных клеток в кислотах различной концентрации. Установлено, что присутствие сахаров в кислоте задерживает набухание.

Таким образом, исследование процессов набухания древесины на микроскопических срезах дало возможность П. П. Одинцову подробно изучить процесс набухания отдельных клеток и установить концентрацию кислот, при которых происходит мацерация древесины. Так как клеточная оболочка имеет сложное структурное и химическое строение, анализ процесса набухания клеточных оболочек различных анатомических элементов древесины в кислотах и щелочах представляет большое практическое значение для гидролиза древесины концентрированными кислотами и для щелочной варки целлюлозы. При употреблении древесины в химическом производстве также необходимо иметь представление о ее стойкости по отношению к различным кислотам и щелочам. Кроме прикладного значения, изучение механизма набухания в различных реагентах может дополнить наши сведения о структуре клеточной оболочки и ее химическом составе.

Перспективы анатомического контроля в технологии древесины

Техническая анатомия древесины еще далеко не получила того развития, которого она заслуживает. В известной мере это объясняется отсутствием широкой планомерной исследовательской работы в этом направлении. Как бы ни были значительны и важны отдельные результаты, полученные в этой области, все же они недостаточно увязаны между собой и, кроме того, часто отрывочны или плохо систематизированы.

Как мы видели, почти все технические свойства древесины, определяющие возможность того или иного ее промышленного использования, могут быть установлены при микроскопическом исследовании. Изучение небольшого куска древесины, размером в 1—2 см³, может позволить оценить ряд ее физических и механических свойств: способность к пропитке, декоративность, пригодность к прессованию, использование в бумажной и гидролизной промышленности и т. д. Однако эти возможности в настоящее время в большей своей части далеко еще не реализованы и указанная оценка в значительной мере может быть сделана пока только ориентировочно.

Поэтому планомерные исследования связей между строением и техническими (в широком смысле слова) свойствами древесины должны иметь огромное значение. Зная механические и физические свойства клеточной оболочки и их связь с условиями роста дерева, можно судить о технических показателях древесины с определенным анатомическим строением. Это направление в технической анатомии древесины, нам кажется, следовало бы признать важнейшим.

Однако другие разделы технической анатомии также могут иметь большое значение. Таковы вопросы, связанные с особенностями разрушения структуры при различных механических нагрузках. Например нам плохо известны изменения анатомического строения древесины при сжатии поперек волокон. Между тем знание характера разрушения при этом виде механического воздействия очень нужно для понимания процессов, происходящих при разных видах обработки и переработки древесины. Сущность ряда процессов деревообработки, как резание, строгание, сверление, шлифовка, не может быть раскрыта без знания тех нарушений структуры, которые наблюдаются в результате приложения различных режущих, скалывающих или иных усилий. Дискуссионные теории резания древесины могли бы получить экспериментальное обоснование при помощи микроскопического исследования изменения строения, имеющих место на различных стадиях процесса обработки древесины.

Явления, происходящие при гнущейся древесины, до сих пор расшифрованы очень плохо. Исследование анатомических изменений, наблюдаемых в древесине при этом виде технологического воздействия, могли бы позволить создать адекватную теорию гнущейся и тем самым содействовать качеству получаемой продукции и расширению ассортимента сырья для этого производства.

В вопросах прессования древесины анатомия может облегчить технологам поиски режимов для получения высококачественного материала. Метод химического анализа, проводившийся оторванно от микроскопического, дал очень мало для понимания явлений, происходящих при термической обработке и прессовании древесины. Разложение единого структурного комплекса древесины на отдельные компоненты часто искажает картину происходящих явлений в древесине в целом и маскирует те изменения, которые наблюдаются при действии различных факторов. Теория прессования древесины может быть разработана только при комплексном изучении прессованной древесины методами химического и анатомического исследования.

Микроскопическое исследование прессованной древесины должно развиваться по следующим направлениям: 1) изучение изменения анатомического строения древесины при прессовании в различных направлениях с разными режимами; 2) контроль качества получаемых материалов (например степень стабилизации прессованной древесины по распусканию

среза в воде; 3) изучение характера разрушения прессованной древесины при разных видах механического воздействия; 4) изучение изменения химического состава, субмикроскопического строения и связанных с этим физико-механических свойств клеточных оболочек при действии высокой температуры.

Все эти направления требуют для решения поставленных вопросов разработки специальных методов исследования.

Большое значение имеет анатомическое исследование материала в производстве древесно-волоконистых плит и изделий из древесной крошки. Этим путем может быть проведен контроль качества изготавливаемого материала: определение породы, степень измельчения, однородность частиц и т. д. Знание строения материала в связи с его физико-механическими свойствами наряду со знанием химического состава связующего вещества поможет получить новые материалы с улучшенными свойствами. Эти материалы из измельченной древесины с введением в нее связующего вещества, от которого в значительной степени зависят физико-механические свойства, в некоторых случаях являются совершенно новыми материалами, резко отличающимися от древесины. Вследствие этого методы определения физико-механических свойств, а также и микроскопического исследования таких материалов значительно отличаются от методов исследования цельной древесины.

Для уменьшения водопоглощения древесно-волоконистых плит употребляется пропитка их различными гидрофобными веществами (канифолью, парафином и т. д.). Характер распределения частиц этого вещества на поверхности волокон, степень проникновения их внутрь волокна можно установить с помощью микроскопического исследования.

Перечисленные выше проблемы, стоящие перед технической анатомией древесины, отнюдь не исчерпывают всех областей ее возможного применения в самых различных отраслях лесной, деревообрабатывающей и деревоперерабатывающей промышленности.

Как видно из вышеизложенного, основные достижения в области технической анатомии древесины принадлежат советским ученым. Однако еще больше остается сделать. Полученные результаты только указывают путь к созданию целостной концепции технической анатомии, не только объясняющей технологические процессы, но и управляющей свойствами получаемых материалов.

ЛИТЕРАТУРА

- Абраменко С. Н. 1935. Определитель древесины главнейших пород СССР. М.—Л.
- Александров В. Г. 1925. О генезисе утолщений на стенках сосудов. Журн. Русск. Ботан. общ., 10 : 287—289.
- Александров В. Г. 1936. Камбий и происходящие из него ткани. Ботан. журн. СССР, 21 : 344—378.
- Александров В. Г. и К. Ю. Абесадзе. 1927. О развитии окаймленных пор в трахеидах сосны. Журн. Русск. Ботан. общ., 12 : 183—196.
- Александров В. Г. и О. Г. Александрова. 1928—1930. О сосудисто-волокнистых пучках стебля подсолнечника как объекте экспериментальной анатомии. Журн. Русск. Ботан. общ., 13 : 347—376; 14 : 255—278.
- Александров В. Г. и Е. А. Макаревская. 1926а. Материалы к познанию особенностей жизни виноградной лозы в Кахетии: о периодических изменениях в состоянии пластических веществ в корнях, стеблях и листьях основных кахетинских сортов. Зап. научно-прикл. отд. Тифлисс. ботан. сада, 5 : 75—104.
- Александров В. Г. и Е. А. Макаревская. 1926б. О режиме некоторых пластических веществ в стеблях винограда, произрастающего в Кахетии. Научно-агроном. журн. : 323—333.
- Александров В. Г. и М. И. Савченко. 1950. О состоянии зеленых пластид коры деревьев в зимнее время. Тр. Ботан. инст. АН СССР, серия VII, 1 : 5—81.
- Александров В. Г. и А. С. Тимофеев. 1923. О проекции строения стебля на строение листы у древесных растений. Журн. Русск. Ботан. общ., 8 : 157—166.
- Алексеев А. М. 1930. Древесина хвойных и некоторые филогенетические вопросы, с нею связанные. Изв. Казанск. инст. сельск. хоз. и лесовед., 2.
- Баженов В. А. 1949. К вопросу о линиях скопления во втором слое клеточных оболочек. Тр. Инст. леса АН СССР, IV.
- Баранецкий О. В. 1883. Дополнение к сообщению А. С. Гребницкого. Протоколы VII съезда русск. естествоисп. и врачей, Одесса.
- Берлин А. А. 1950. Исследование в области химии и технологии облагороженной древесины и пластических масс. Гослесбумиздат, М.—Л.
- Благовещенский А. В. 1949. Биохимические основы эволюционного процесса у растений. М.—Л.
- Будкевич В. Е. 1934. Анатомия некоторых видов рода *Juniperus*. Сов. ботаника, 6 : 116—124.
- Будкевич В. Е. 1950. Ключ к определению видов рода *Pinus* по анатомическим признакам вторичной древесины. Тр. Ботан. инст. АН АрмССР, 7 : 145—153.
- Вакин А. Т. 1950а. Грибные повреждения древесины лиственных пород в Теллермановском лесу. Тр. Инст. леса АН СССР, III : 107—132.
- Вакин А. Т. 1950б. Защита березового сырья от задыхания и гнили. Тр. ЦНИИМОД, 1 (7) : 181—229.
- Вакин А. Т. и А. Н. Гусева. 1950. О некоторых условиях развития гриба *Polyporus dryophilus* Berk. в стволе дуба. Докл. АН СССР, 71, 6 : 1155—1158.
- Ванин С. И. 1935. О порядке описаний анатомического строения древесины. Сов. ботаника, 5 : 87—97.
- Ванин С. И. 1949. Древесиноведение. М.—Л.
- Ванин С. И. 1950. Об изучении анатомического строения древесины. Тр. Инст. леса АН СССР, IV.
- Вихров В. Е. 1939. Измерение анатомических элементов растительных тканей методом микрофотографирования. Бум. промышл., 10.

- Вихров В. Е. 1947. Диагностические признаки древесины главных пород СССР. М.—Л.
- Вихров В. Е. 1949. Строение и физико-механические свойства ранней и поздней древесины сибирской лиственницы. Тр. Инст. леса, IV.
- Вихров В. Е. 1950. Строение и физико-механические свойства древесины дуба в связи с условиями произрастания. Гослесбумиздат, М.—Л.
- Вихров В. Е. 1952. Строение и физико-механические свойства древесины дуба в связи с условиями произрастания. Автореф. докт. диссерт. Инст. леса АН СССР, М.
- Галлай Я. Г. 1940. Структурный анализ древесных пластиков (лигнофоля). Лесохим. промышл., 7.
- Галлай Я. Г. 1947. Структурный анализ древесных пластмасс. Заводская лаборатория.
- Гаммерман А. Ф., А. А. Никитин и Т. Л. Николаева. 1946. Определитель древесины по микроскопическим признакам. М.—Л.
- Гартман Л. Н. 1934. Влияние анатомического строения древесины сосны на качество ее пропитки. Лесохим. промышл., 5 и 6.
- Гзырян М. С. 1950а. Древесина ясеней. Тр. Ботан. инст. АН СССР, 7 : 105—132.
- Гзырян М. С. 1950б. Соотношение между шириной годичного кольца и порозностью древесины у тополей. Докл. АН СССР, 73, 1 : 183—186.
- Гзырян М. С. 1952а. Семейство Salicaceae и его положение в системе покрытосеменных по данным анатомии древесины. Изд. АН АрмССР : 1—26.
- Гзырян М. С. 1952б. Строение древесины и коры абрикоса. Известия АН АрмССР, Биол. и с.-х. науки, V, № 8 : 71—82.
- Гзырян М. С. 1953. Древесина платанов. Изв. АН АрмССР, Биол. и с.-х. науки, VI, № 5 : 75—80.
- Гребницкий А. С. 1883. О периодичности накопления и исчезания крахмала в ветвях наших деревьев. Протоколы VII съезда русск. естествоиспыт. и врачей, Одесса.
- Гребницкий А. С. 1884. Крахмал как запасной материал наших деревьев. Тр. СПб. общ. естествоисп., 15.
- Грегуш П. 1950. Ксилотомический ключ для определения растущих в настоящее время видов хвойных деревьев. Acta biol. Acad. sci. hungaricae, 1 (1—4) : 207—327.
- Григорян Н. Ф. 1952. Патолого-анатомическое исследование хлопчатника в связи с устойчивостью к вертициллиозному увяданию. Диссертация. Ереван.
- Громова В. 1946. О различных типах изменения признаков в эволюции животных. Докл. АН СССР, 54, 5.
- Громова В. 1949, 1950. История лошадей в старом свете. Тр. Палеонтолог. инст. АН СССР, 17, 1 (1949), 2 (1950).
- Давтян А. Г. 1950. Сравнительно-анатомическое исследование древесины дикорастущих и культивируемых на Кавказе видов рода *Elaeagnus*. Тр. Ботан. инст. АН АрмССР, 7 : 133—144.
- Деревья и кустарники СССР, т. I. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Джапаридзе Л. И. 1934. Гваяковая смола и H_2O_2 как реактив для обнаружения спелой древесины. Тр. Тбилисск. ботан. инст., 1.
- Джапаридзе Л. И. 1936. О водопроводимости спелой древесины и заболони у ели и пихты. Природа, 9 : 93—97.
- Джапаридзе Л. И. 1937. Спелодревесные породы окрестностей Тбилиси. Тр. Тбилисск. ботан. инст., 2 : 34—39.
- Джапаридзе Л. И. 1941. Старческие сдвиги торусов. Докл. АН СССР, 31, 2 : 168—170.
- Джапаридзе Л. И. 1953. Практикум по микрохимии растений. М.
- Джапаридзе Л. И. и Н. Н. Брегадзе. 1940. Особенности в смещении торусов при возникновении спелой древесины. Ботан. журн. СССР, 25, стр. 4—5, 310—316.
- Джапаридзе Л. И. и Н. Н. Брегадзе. 1941. О распределении активных пор в древесине ели и пихты. Тр. Тбилисск. ботан. инст., 8, 273—287.
- Джапаридзе Л. И. и Л. М. Василевская. 1934. К анатомической характеристике кавказских сосен. Тр. Тифлисск. ботан. инст., 1, 271—284.
- Ефремов И. А. 1951. Тафанолия и геологическая летопись. Тр. Палеонтолог. инст. АН СССР, 24 : 1—178.
- Жеребов Л. Н. 1946. Механические функции химических ингредиентов древесины. Бум. промышл., 17.
- Зенкевич Л. А. 1944. Очерки по эволюции двигательного аппарата животных. Журн. общ. биол., 5 (3) : 129—171.

- Иванов Л. А. 1930. Научные основания техники подсочки сосны. Тр. по лесн. опытно. делу, 1 : 1—56.
- Иванов Л. А. 1933. Как изменяется строение древесины при ее механическом разрушении. Ботан. журн. СССР, 18 : 38—51.
- Иванов Л. А. 1934. Биологические основы использования хвойных СССР в терпентинном производстве. М.—Л. : 180.
- Иванов Л. А. 1935. К вопросу о механических свойствах различных слоев клеточных оболочек. Ботан. журн. СССР, 20 : 70—71.
- Иванов Л. А. 1939. Анатомия растений. М.—Л. : 264.
- Иванов Л. А. 1948. Влажность древесины ствола в связи с водообменом в дереве. Тр. Инст. физиол. раст. им. К. А. Тимирязева, 6, 1 : 9—44.
- Иванов Ю. М. 1935. К вопросу об изменении строения древесины при механическом разрушении. Ботан. журн. СССР, 20 : 1.
- Иванов Ю. М. и В. Е. Вихров. 1952. О прочности и упругости оболочек трахеид древесины сосны при сжатии поперек волокон. Тр. Инст. леса АН СССР, IV.
- Иванов Ю. М. и К. В. Панферов. 1949. Деформация ранней и поздней древесины сосны при сжатии поперек волокон давлением по 3500 кг/см². Тр. Инст. леса АН СССР, IV.
- Ильин М. М. 1950. Поликамбиальность и эволюция. Пробл. ботаники, 1.
- Козо-Полянский Б. М. 1937. Биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж.
- Козо-Полянский Б. М. 1947. О новой системе растений. Докл. АН СССР, 56, 3 : 309—311.
- Козо-Полянский Б. М. 1950а. Значение различных методов в систематике растений, преимущественно *Anthophyta*. Пробл. ботаники, 1.
- Козо-Полянский Б. М. 1950б. Происхождение цветка и типа цветковых растений. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., 5 (4).
- Коссович Н. Л. 1935. Исследование различий анатомического строения древесины северной и южной стороны ствола хвойных. Ботан. журн. СССР, 20.
- Криштофович А. Н. 1946. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Матер. по ист. флоры и раст. СССР, 2 : 21—86.
- Кузнецов Н. Т. 1929. Таблицы для определения и изучения древесины по макроскопическим признакам. М.—Л.
- Курсанов Л. И. 1931. Микология. М.—Л.
- Манская С. М. 1948. Ферментативное окисление фенольных соединений. Автореф. докт. диссерт. Инст. геохимии и аналит. химии им. В. И. Вернадского : 36.
- Международные правила ботанической номенклатуры. 1949. М.—Л.
- Мелехов И. С. 1932. О качестве северной сосны. Архангельск.
- Мелехов И. С. 1934а. Древесина северной ели. Л.
- Мелехов И. С. 1934б. О технических свойствах древесины сосны Плесецкого-лестранского. Сб. работ АЛТИ, Архангельск.
- Мелехов И. С. 1948. Влияние пожаров на лес. М.—Л.
- Мелехов И. С. и Н. И. Стрекаловский. 1934. К характеристике древесины сибирской лиственницы. Механ. обработка древесины, 9.
- Михайловская И. С. 1950. Особенности приспособительной эволюции лимонника китайского. Автореф. канд. диссерт. Моск. Гос. педагог. инст. им. В. И. Ленина.
- Москалева В. Е. 1939. Изучение влияния анатомического строения сосны и лиственницы на физико-механические свойства. Информ. листок ЦНИИМОД, 7 : 4.
- Москалева В. Е. 1940. Механизм разрушения древесины при сжатии вдоль волокон. Техн. бюлл. ЦНИИМОД, 5.
- Москалева В. Е. 1948. Изменение анатомического строения древесины при механических воздействиях. Докл. АН АрмССР, 3, 5 : 207—212.
- Москалева В. Е. 1950. Изменение анатомического строения и физико-механических свойств древесного шпона при пластификации. Сб. тр. ЦНИЛХИ, 9.
- Москалева В. Е. 1951а. Изменение анатомического строения древесины в связи с усушкой. Изв. АН АрмССР, 4, 2 : 167—172.
- Москалева В. Е. 1951б. Развитие ксилемы в почках сосны. Сб. тр. ЦНИЛХИ, 10.
- Насонов Д. Н. и В. Я. Александров. 1940. Реакция живого вещества на внешние воздействия. М.—Л.
- Наумов Н. А. 1932. Методы микроскопических исследований в фитопатологии. М.—Л.

- Никитин А. А. 1938. Сравнительно-анатомическое исследование вторичной древесины сем. *Rhamnaceae* флоры СССР. Тр. Ботан. инст. АН СССР, серия V, 1.
- Никитин А. А. 1950. О строении вторичной древесины некоторых видов рода *Juglans*. Тр. Ботан. инст. АН СССР, 5, Растит. сырье, 2 : 240—255.
- Никитин А. А. и П. И. Суворов. 1950. О свойствах древесины черемухи СССР. Тр. Ботан. инст. АН СССР, 5, Растит. сырье, 2 : 224—239.
- Одинцов П. П. и С. В. Милютин. 1950. Набухание клеточных стенок еловой древесины в серной кислоте и в кислых растворах глюкозы. Изв. АН Латв. ССР, 9 (38).
- Одинцов П. П. и Л. Н. Рейзиня. 1950. Набухание сосновой древесины, целлюлозы и хемоделлюлозы в кислотах и растворах едкого натра. Тр. Инст. лесохоз. пробл. АН Латв. ССР, 2.
- Определитель древесных пород. 1940. Под ред. В. Н. Сукачева, М.—Л.
- Оршанская В. А. 1933. Задачи микологического контроля авиадревесины. ВИАМ, Информ. сб., 2, Авиалес : 31—38.
- Паланджян В. А. 1953. Строение древесины кавказских представителей сем. *Illiciaceae* в связи с их эволюцией и систематикой. Тр. Ботан. инст. АН АрмССР, IX : 121—178.
- Перелыгин Л. М. 1936. По поводу плана описания строения древесины. Сов. ботаника, 5.
- Перелыгин Л. М. 1939. О причинах различия между радиальной и тангентальной усупкой древесины. Лесн. индустрия, 2.
- Перелыгин Л. М. 1949. Древесиноведение. М.—Л.
- Перетолчин К. 1904. Изменения запасных веществ деревьев в период зимнего покоя. Изв. СПб. лесн. инст., 11.
- Поплавский К. М. 1950. Динамика запасного крахмала у яблони. Тр. Плодоовощн. инст. им. И. В. Мичурина, 6.
- Попов М. Г. 1948. О применении ботанико-географического метода в систематике растений. Пробл. ботаники, 1, стр. 70—108.
- Попова Е. и С. Манская. 1929. Анатомическое исследование технически-полезной древесины различных *Supressaceae*. Тр. Крымск. научно-исслед. инст., 3.
- Поснов Б. А. 1932. Некоторые теоретические вопросы сушки древесины. Лесопром. дело, 7—8.
- Приходько А. И. 1927. К вопросу о периодических изменениях запасных пластических веществ в древесине. Изв. Тифлисск. Гос. политехн. инст., 3.
- Раздорский М. Ф. 1949. Анатомия растений. М.—Л.
- Ротерт В. А. 1897. О строении оболочки растительных сосудов. Тр. Казанск. общ. естествоиспыт., 31.
- Рудаков В. Е. 1951. Метод изучения влияния колебания климата на толщину годовичных колец деревьев. Докл. АН АрмССР, 13, 3 : 75—79.
- Савина А. В. 1939. Влияние рубок ухода на строение древесины осины. Тр. Всесоюзн. Научно-исслед. инст. лесн. хоз., 2 : 56—68.
- Савина А. В. 1941. Влияние рубок ухода на строение древесины дуба. Тр. Всесоюзн. Научно-исслед. инст. лесн. хоз., 21 : 137—144.
- Северцов А. Н. 1949. Морфологические закономерности эволюции. Изд. АН СССР, М.—Л.
- Сергеев А. М. 1935. О необратимости эволюции. Природа, 12.
- Соколов Н. О. 1948. Некоторые особенности анатомического строения древесины карельской березы. Тр. Лесотехн. акад., 64 : 83—90.
- Соколов С. Я. 1953. Хлоропласты в древесине ветвей. Ботан. журн. СССР, XXXVIII, 5 : 661—668.
- Солнцев Д. А. и В. Е. Москалева. 1937. Исследование анатомических изменений древесины при прессовании. Информ. листок ЦНИИМОД, 55.
- Стрекаловский Н. И. 1939. Технические свойства древесины бассейна реки Волги. Архангельск.
- Стрекаловский Н. И. 1949. О физико-механических свойствах древесины северной березы. Тр. Архангельск. лесотехн. инст., 13 : 163—173.
- Сурож И. Н. 1900. Масло как запасное вещество наших деревьев. Изв. СПб. лесн. инст., 4.
- Сущкин П. 1915. Обратим ли процесс эволюции? Новые идеи в биологии, 8.
- Тахтаджян А. Л. 1941. Эволюция плацентации у высших растений. Изв. Арм. фил. АН СССР, 2 (7) : 57—61.
- Тахтаджян А. Л. 1943. Соотношения оптогенеза и филогенеза у высших растений. Тр. Ереванск. Гос. ун-в. им. В. М. Молотова, 22 : 71—176.
- Тахтаджян А. Л. 1945. Опыт применения теории филэмбриогенеза к объяс-

- нению происхождения зародыша однодольных. Докл. АН АрмССР, 3 (42): 49—53.
- Тахтаджян А. Л. 1946. Об эволюционной гетерохронии признаков. Докл. АН АрмССР, 5 (3): 79—86.
- Тахтаджян А. Л. 1947. О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике. Бюлл. Моск. общ. испыт. природы, отд. биол., 52 (5): 95—120.
- Тахтаджян А. Л. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных. Изд. Моск. общ. испыт. природы, М.
- Тахтаджян А. Л. 1950. Филогенетические основы системы высших растений. Ботан. журн. СССР, 35, 2.
- Тахтаджян А. Л. 1951. Пути приспособительной эволюции растений. Ботан. журн. СССР, 36, 3.
- Тахтаджян А. Л. 1954. Происхождение покрытосеменных растений. Изд. «Сов. наука», М.
- Тер-Абрамян Б. 1951. Строение древесины видов *Carpinus* L. Изв. АН АрмССР, серия биол. и с.-х. наук, 4.
- Тимофеев А. С. 1923. Особенности превращения крахмала в древесине *Juglans regia*. Журн. Русск. Ботан. общ., 8.
- Тимофеев А. С. 1927. Материалы к выяснению процесса ядрообразования древесины. Журн. Русск. Ботан. общ., 12.
- Туманян С. А. 1948. К анатомической характеристике армянских представителей рода *Pyrus* и *Malus*. Докл. АН АрмССР, 6 (1): 9—16.
- Туманян С. А. 1949. К анатомической характеристике рода *Sorbus*. Тр. Инст. леса АН СССР, IX: 85—90.
- Туманян С. А. 1950. Анатомическое строение древесины кавказских представителей подсем. *Romoidae* сем. *Rosaceae*. Тр. Ботан. инст. АН АрмССР, 7.
- Туманян С. А. 1952. Паренхима в древесине лиственных пород. Ботан. журн. СССР.
- Туманян С. А. 1953. Сравнительно-анатомическое исследование древесины представителей рода *Quercus*. Тр. Инст. леса АН СССР, IX.
- Уайт Ф. Р. 1949. Культура растительных тканей. М.—Л.
- Успенский Е. Е. 1922. Определитель деревьев по элементам древесины. Вестн. торфян. дела.
- Хухрянский П. Н. 1936. Структурные изменения древесины при прессовании. Вестн. инженеров и техников, 1.
- Чхубианишвили И. И. 1932. Сравнительно-анатомическое исследование вторичной древесины некоторых видов рода *Eucalyptus*. Тр. Грузинск. с.-х. инст., 13.
- Цветкова Е. С. 1948. К вопросу о формировании годичного кольца у сосны. Тр. Лесотехн. акад. им. С. М. Кирова, 64: 48—55.
- Шанидзе М. А. и Т. А. Кезели. 1933. Материалы к изучению анатомической структуры и режима пластических веществ вегетативных органов чайного куста *Camelia sinensis* (L.) O. Ktze. Ботан. журн. СССР, 18.
- Шишкин П. 1932. Возможность оценки зимостойкости яблони по анатомическим признакам. Плодоовощи. хоз., 12: 30—31.
- Яковлев М. С. 1933. Простой метод фотографирования микроскопических объектов. Тр. по прикл. ботан., генет. и селекц., серия А, Соц. растениеводство, 3.
- Ярмоленко А. В. 1933. Опыт применения анатомии вторичной древесины ствола к объяснению филогении хвойных. Сов. ботаника, 6.
- Ярмоленко А. В. 1939. О липенных сосудах ископаемых древесины из мезозоя Союза ССР. Сов. ботаника, 6—7: 234—245.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1937. Превращение пластических веществ. Докл. АН СССР, 14, 1: 27—30.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1939. Определитель кавказских представителей рода *Aser* по строению их древесины. Зам. по систем. и геогр. раст. Тбилиск. ботан. инст., 7: 20—26.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1946. Строение древесины кавказских представителей сем. *Egicaseae* и его систематическое и филогенетическое значение. Изв. АН АрмССР, 9: 33—58.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1948. Принципы систематики древесины. Тр. Ботан. инст. АН АрмССР, 5: 5—155.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1954. Древесины Кавказа. I. Изд. АН АрмССР. Ереван.
- Яценко-Хмелевский А. А. и Л. М. Василевская. 1940. Реакции живых клеток срубленной древесины бука на распространение в ней гриба. Докл. АН СССР, 26, 7: 717—720.

- Яценко - Хмелевский А. А. и Л. И. Джапаридзе. 1936. Словарь терминов, употребляемых при описании древесины. Тбилиси
- Яценко - Хмелевский А. А. и Г. В. Канделаки. 1940. Древесные угли из археологических раскопок в Дабла-Гоми (Западная Грузия). Сообщ. Грузинск. фил. АН СССР, 1 (5) : 353—360.
- Яценко - Хмелевский А. А. и Г. В. Канделаки. 1941. Древесные угли из раскопок Бетшапенской циклопической крепости (Цалка). Сообщ. АН ГрузССР, 2 (5) : 441—448.
- Яценко - Хмелевский А. А. и Е. Л. Конюшевская. 1936. Превращение крахмала в древесине срубленных буковых деревьев. Тр. Тбилисск. лесотехн. инст., 2 : 128—138.
- Яценко - Хмелевский А. А. и Е. Л. Конюшевская. 1938. Влияние физиологической сушки древесины бука на режим ее пластических веществ. Докл. АН СССР, 20, 4 : 323—326.
- Arnold C. A. 1947. An introduction to paleobotany. New York.
- Arnold C. A. 1948. Classification of gymnosperms from the viewpoint of paleobotany. Bot. gaz., 110, 1.
- Bailey I. W. 1933. The cambium and its derivative tissue. VII. Problems in identifying the wood of mesozoic Coniferae. Ann. Bot., 47.
- Bailey I. W. a. B. G. I. Swamy. 1948. Amborella trichopoda Ball., a new morphological type of vesselless dicotyledon. Journ. Arnold Arbor., 29 : 245—248.
- Bailey I. W. a. W. W. Tupper. 1918. Size variations in tracheary cells. I. A comparison between the secondary xylem of vascular cryptogams, gymnosperms and angiosperms. Proc. Amer. Acad. Arts. Sci., 54 : 149—204.
- Bannan M. B. 1951. The annual cycle of size changes in the fusiform cambial cells of Chamaecyparis and Thuja. Canad. Journ. of Bot., 29 (4) : 421—437.
- Berger L. G. 1923. Fossile Houtsoorten uit het Tertiair van Zuid-Sumatra. Verhand. Geol. Mijnb. Gen. Nederland en Kol., 7 : 143—148.
- Berger L. G. a. H. Beekman. 1922. Inleiding tot de herkenning van hout in de praktijk. Mededeeling van het Proefstation voor het Boschwezen, 7.
- Bienfait J. 1926. Relation of the manner of failure to the structure of wood under compression parallel to the grain. Journ. agri. res., 33.
- Bisset I. J. W. a. H. E. Dadswell. 1949. The variation of fibre length within on tree of Eucalyptus regnans F. et M. Australian Forestry, 13, 2.
- Boureau E. 1949. Sur l'évolution de la ponctuation araucarienne dans les bois vivants et fossiles. Bull. de la Soc. bot. de France, 96 (4—6) : 94—97.
- Bower F. O. 1935. Primitive land plants. London.
- Brown H. P. a. A. J. Panshin. 1932. Das Holz der forstlich wichtigsten Bäume Mitteleuropas. Hanover : 23.
- Brown H. P. a. A. J. Panshin. 1940. Commercial timbers of the United States. New York and London.
- Campbell A. H. 1933. Zone lines in plant tissues. I. The black lines formed by Xylaria polymorpha (Pers.) Grev. in hardwoods. Ann. Appl. Biol., 20 : 123—145.
- Campbell A. H. 1934. Zone lines in plant tissues. II. The black lines by Armillaria mellea (Vahl.) Qu. Ann. Appl. Biol., 21 : 1—22.
- Campbell A. H. a. R. G. Munson. 1936. Zone lines in plant tissues. III. The black lines formed by Polyporus squamosus (Huds.) Fr. Ann. Appl. Biol., 23 : 453—464.
- Capelletti C. 1934. Ricerche sulla respirazione del legno. Ann. Bot., 20 (3) : 470—503.
- Castellarnau J. M. 1883. Estudio micrografico de la madeira de las coniferas españolas y especialmente del genero Pinus. Ann. Soc. esp. Hisp. nat., 12.
- Chalk L. a. B. J. Rendle. 1929. British hardwoods, their structure and identification. Bull. For. Prod. Res. Lond., 3 : 53.
- Chamberlain Ch. 1941. Gymnosperms. Chicago.
- Chattaway M. M. 1931. Proposed standards for numerical values used in describing woods. Trop. Woods, 29 : 20—28.
- Chattaway M. M. 1949. The development of tyloses and secretion of gum in heartwood formation. Austral. Journ. of scient. research, B, 2 (3) : 227—240.
- Chowdhury K. A. 1932. The identification of important Indian sleeper woods. (Indian) For. Bull., 77 : 18.
- Chowdhury K. A. 1934. The identification of the commercial timbers of the Punjab. (Indian) For. Bull., 84 : 70.
- Chowdhury K. A. 1942a. Identification of timber for helms and tool handles. Ind. For. Leaflet, 25 : 6—16.

- Chowdhury K. A. 1942b. 1944. Hints on the identification of Indian Timbers. Ind. For. Leaflet, 21 (1942); second Edition (1944).
- Chowdhury K. A. 1943a. Timber for motor lorry bodies. Ind. For. Leaflet, 37 : 17—29.
- Chowdhury K. A. 1943b. Timbers for gun and rifle parts. Ind. For. Leaflet, 50 : 67—73.
- Chowdhury K. A. 1945. The identification of Burma commercial timbers. Ind. For. Rec. (N. S. Util), 3 (6) : 1—27.
- Clarke S. H. 1938. A multiple entry perforated card key with special reference to the identification of hardwoods. New. Phytol., 37 (4) : 369—374.
- Conventz H. 1882. Fossile Holz aus der Sammlung der Königlichen geologischen Landesanstalt zu Berlin. Jahrb. Kgl. Geol. Landesanstalt., 2 : 144—171.
- Croizat L. 1947. Trochodendron, Tetracentron and their meaning in phylogeny. Bull. Torrey Bot. Club., 74 (1).
- Cummins J. E. a. H. B. Wilson. 1935. The starch content of some Australian hardwoods in relation to their susceptibility to attack by the powder post borer *Lyctus brunneus* St. Journ. Sci. and Ind. Res., 7 : 225—233.
- Dadswell H. E. a. A. M. Eckersley. 1935. The identification of the principal commercial Australian timbers other than *Eucalyptus*. Techn. Paper. For. Prod. Res. Austr., 16 : 102.
- Dippel L. 1860. Über die Entstehung und Bau der Tüpfel. Bot. Ztg., 18.
- Djordjevic. 1931. Anatomischer Bau des Holzes und Anleitung zum Bestimmen unserer wichtigeren Holzarten und Sträucher nach ihren anatomischen Merkmalen. Belgrade.
- Eames A. J. a. L. H. Mac Daniels. 1947. An introduction to plant anatomy. New York and London : 427.
- Echold W. 1929. Die Hoftüpfel bei rezenten und fossilen Coniferen. Jahrb. d. k. Preuss. geol. Landesanst., 42 : 472.
- Edwards W. N. 1931. Dicotyledones (Ligna). Fossilium Catalogus. II. Plantae. Pars. 17, Berlin : 1—96.
- Erickson H. D. 1949. Relation of specific gravity to shrinkage and of these factors to growth in Yellow Poplar. Journ. of Agric. Res., 78 (5—6).
- Erickson H. D., H. Schmitz a. R. A. Gortner. 1938. Directional permeability of seasoned woods to water and some factors which affect it. Journ. of Agric. Res., 56 (10) : 711—740.
- Fischer A. 1882. Neue Beobachtungen über Stärke in Gefässe. Ber. Bot. Gez., 4 : 97.
- Fischer A. 1885. Ueber ein abnormes Vorkommen von Stärke Körnern in Gefässe. Bot. Ztg.
- Fischer A. 1890. Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Jahrb. Wiss. Bot., 22 (1).
- Frank R. 1867. Ueber die anatomische Bedeutung und die Entstehung der vegetabilischen Schleime. VI. Kirschgummi. Jahrb. wiss. Bot., 5.
- Frank R. 1884. Ueber die Gummibildung im Holz und deren physiologische Bedeutung. Ber. d. Bot. Gez., 2.
- Fritzsche. 1910. Untersuchungen über die Lebensdauer und Absterben der Elemente des Holzkörpers. Diss., Leipzig.
- Gäumann E. 1932. Der Einfluss der Fällungszeit auf die Dauerhaftigkeit der Fichten und Tannenholzes Angewandte Botanik, 14 : 387—411.
- Gäumann E. 1936. Der Einfluss der Fällungszeit auf die Dauerhaftigkeit des Buchenholzes. Mitteil. der Schweizerischen Anstalt für das forstl. Versuchsw., 19 (2) : 382—456.
- Gäumann E. 1946. Pflanzliche Infektioslehre. Basel : 611.
- George L. 1931. Les rapports des Gnétales avec les Dicotyledons et les Gymnosperms. Cr. Acad. Sci. (Paris), 193 : 1451—1453.
- Gerry E. 1915. Fiber measurement studies : length variations, where they occur and their relation to the strength and uses of wood. Science, n. s., 41.
- Ghosh S. S. 1943. How to identify timbers. IV Timbers for boxes and packing cases. Ind. For. Leaflet, 40 : 30—59.
- Glock W. S. 1941. Growth ring and climate. Bot. Rev., 7, 12.
- Godwin H. a. A. G. Tansley. 1941. Prehistoric charcoals as evidence of former vegetation, soil and climate. Journ. of Ecology, 29 (1) : 117—126.
- Good H. M. a. C. D. Nelson. 1951. A histological study of sugar maple decayed by *Polyporus glomeratus* Peck. Canad. Journ. of Bot., 29 (3) : 215—223.
- Gothan W. 1905. Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen Hölzern. Abhandl. Preuss. Geolog. Landesanst., 44.

- Greguss P. 1945. Bestimmung der mitteleuropäischen Laubhölzer und Sträucher auf xylotomischen Grundlage. Budapest : 183.
- Greguss P. 1950. Xylotomischer Bestimmungsschlüssel der Heute lebenden Koniferen-Gattungen. Acta Biologica (Budapest), 1(—4): 207—327.
- Griffioen K. 1934. A study of the dark coloured duramen of Ebony. Rec. Trav. bot. Néerl., 31.
- Hale J. D. 1932. The identification of woods commonly used in Canada. Bull. For. Br. Can., 81 : 48.
- Hartig R. 1898. Die anatomische Unterscheidungsmerkmale der wichtigsten in Deutschland wachsenden Hölzen. München.
- Hess R. W. 1946. Keys to american woods. Trop. Woods, 85 : 11—19.
- Hilborn M. H. 1937. The anatomy of a black zone caused by *Xylaria polymorpha*. Phythology, 27 (12) : 1177—1179.
- Isenberg I. H. 1933. Microchemical studies on tyloses. Journ. For., 31 : 961—967.
- Jamabayashi N. 1928. Identification of Korean woods. Bull. For. Exp. Sta. Chosen, 27.
- Janssonius H. H. 1906—1936. Mikrographie des Holzes der auf Java vorkommenden Baumarten, 6. Leiden.
- Janssonius H. H. 1940. Anatomische Bestimmungstabelle für die Javanischen Hölzer. Leiden : 236.
- Jajawardana C. P. 1932. The anatomical structure of Ceylon woods. Ann. bot. gar. Peradeniya : 307—317.
- Jeffrey E. C. 1917. Anatomy of woody plants. Chicago : 478.
- Johannsen D. A. 1940. Plant microtechnique. New York and London : 523.
- Jolly N. W. 1917. The structure and identification of Queensland woods. For. Bull. Qd., 1 : 14.
- Jongmans W., T. G. Halle, W. Gothan. 1935. Proposed additions to the international rules of botanical nomenclature. Haaren : 15.
- Kaiser P. 1880. *Ficoxylon bohemicum*, ein neues fossiles Laubholz. Zeitschr. f. Gesamt. Naturwiss., 5 (3) : 309—317.
- Kanehira R. 1921a. Anatomical characters and identification of Formosan woods Taihoku : 317.
- Kanehira R. 1921b. Identification of the important japanese woods by anatomical characters. Taihoku—Formosa.
- Kanehira R. 1924. Identification of Philippine woods by anatomical characters. Govt. Res. Inst. Formosa. Publ. : 73.
- Kanehira R. 1926. Anatomical characters and identification of the important woods of the Japanese Empire. Taihoku : 297.
- Klein G. 1923. Zur Ätiologie des Thyllen. Zeitschr. f. Bot.
- Kny L. 1909. Der Turgor der Markstrahlzellen. Landwirtschaft. Jahrb., 38.
- Koehler A. 1917. Guidebook for the identification of woods used for ties timbers. U. S. Agris., For. Serv., Washington Misc. : 79.
- Koehler A. 1926. The identification of furniture woods. Misc. Circ. U. S. Dept. Agric., 66 : 76.
- Kollman I. 1941. Esche und ihr Holz. Berlin : 147.
- Kräusel R. 1919—1920. Die fossilen Koniferenhölzer. Paleontographica, 69 : 185 (1919); Nachtragin Senckeubergiana, 2 : 198 (1920).
- Kräusel R. 1949. Die fossilen Koniferenhölzer. II. Teil. Kritische Untersuchungen zur diagnostik lebender und fossilen Koniferenhölzer. Paleontographica, 89, Abt. B : 83—203.
- Kräusel R. u. G. Schönfeld. 1924. Fossile Hölzer aus der Braunkohle von Süd-Limburg. Abb. der Senckenberg. Naturforsch. Gesel., 38 (3) : 253.
- Lakon. 1911. Ueber das Vorkommen von Stärkekorner und Öltröpfen in den Tracheidenhaftfüßen des Coniferenholzes. Ber. bot. Ges., 29.
- Lee H. N. a. E. M. Smith. 1916. Douglas fire fibers with special references to length. For. Quarterly, 14.
- Liese W. 1953. Ueber die Hoftüpfel der Koniferen. Ber. d. d. bot. Ges., 66, 5 : 202—210.
- Lignier O. 1912. Les Gnétales, leurs fleurs et leurs position systématique. Ann. Sci. nat., 9, 16 : 55—185.
- Lignier O. et A. Tison. 1911. Les Gnétales sont des Angiosperms apétales. C. r. Acad. Sci. Paris.
- Majumdar G. P. 1941. The sliding, gliding, symplastic or intrusive growths of the cambium cells and their derivatives in higher vascular plants. Journ. Indian bot. Soc., 20 : 161—171.

- Mathieu A. 1897. Flore forestière. Nancy.
- Mer E. 1887. Recherches sur la formation du bois parfait. Bull. Soc. bot. France, 34.
- Mer E. 1895. Nouvelles recherches sur la formation du bois parfait. Bull. Soc. bot. France, 42.
- Mer E. 1896. De la formation des duramens dans les essences fenillées. C. r. Acad. Sci. Paris, 122.
- Mer E. 1898. De la transformation de l'aubier en bois parfait dans les chênes rouvres et pédoncules. Ann. Sci. nat., 8 (5).
- Metcalf C. R. a. L. Chalk. 1950. Anatomy of the Dicotyledons. Oxford.
- Milanez F. R. 1936. Estudo de um dicotyledoneo fossilio cretaceo. Rodriguésia, 1.
- Nicoloff Th. 1911. Contribution à l'histologie et à la physiologie des rayons médullaires chez les Dicotyledones arborescentes. Rev. gén. Bot., 23 : 369—403.
- Nördlinger H. 1881. Anatomische Merkmale der wichtigsten Wald- und Gattenarten. Stuttgart.
- Normand D. 1934. Aperçu sur la systematique des bois. Rev. inter. du Bois, 1 (11) : 15—25.
- Normand D. 1946. L'identification des bois de la Côte d'Ivoire. Rev. Agr. trop., 1 : 361—374.
- Onslow N. W. 1921. Boichem. Journ., 15 : 107—112.
- Paul H. B. 1930. The application of silviculture in controlling the specific gravity of wood. U. S. Dep. Agr. Techn. Bull., 168.
- Pearson R. S. a. H. P. Brown. 1932. Commercial timbers of India. Govt. of India Central Publication Branch. Calcutta, 1 and 2 : 1150.
- Pereira J. A. 1933. Contribuicao para a Identificacao Micrographica das nossas Maderas. Bull. Escola Polytechnica de Sao Paulo, Brazil, 9 : 165.
- Perrot E. 1921—1922. Essai d'identification des bois tropicaux. Paris.
- Petersen O. G. 1901. Diagnostic Vedanatomi af N. V. Europas Traecr og Buske. Kopenhagen.
- Pfeiffer J. Ph. 1917. De warde van het Wetenschappelijk onderzoek voor de vaststelling van technische eigenschappen van hout. Thesis Delft. Amsterdam.
- Pfeiffer J. Ph. 1926. De micrografische identificatie van hout. Naar aanleiding van het Proefschrift van J. R. Beversius, Wageningen.
- Pfeiffer J. Ph. a. W. W. Varossieu. 1945. Classification of the structural elements of the secondary wood for classification and identification of wood species. Blumea, 5 (3) : 437—489.
- Phillips E. W. J. 1933. Movement of the pit membrane in coniferous wood, with special reference to preservative treatment. Forestry, 7.
- Phillips E. W. J. 1941. The identification of coniferous woods by their microscopic structure. Journ. Linn. Soc. Bot., 52, 343 : 259—320.
- Piccioli L. 1906a. I caratteri anatomici per canescere i principali legnami adoperati in Italia. Bull. del Lab. ed Orto bot. Siena, 8 (1—4) : 97—187.
- Piccioli L. 1906b. Il legname di rovere e di farnia e i caratteri per distinguere quelle di tutte le querce italiane. Negli Atti della Accad. dei Geografi, Firenze.
- Piccioli L. 1917—1918. I legni mazzati. Annali del R. Istituto Superiore Forest. Nazione, 3.
- Pool D. J. W. 1929. On the anatomy of Araucarian wood. Diss., Amsterdam; Rec. Trav. néerl., 25.
- Praël E. 1888. Vergleichende Untersuchungen über Schutz- und Kernholz der Laubbäume. Jahrb. Wiss. Bot., 19.
- Preston R. D. 1948. Biochim. et Biophys. Acta, 2 : 370.
- Preston R. D. a. A. B. Wardrop. 1949. The submicroscopic organization of the walls of conifer cambiums. Biochim. et Biophys. Acta, 3 : 586.
- Prichard R. P. and I. B. Bailey. 1916. The significance of certain variations in the anatomical structure of wood. For. Quart., 14 : 662—671.
- Record S. J. 1934. Identification of the timbers of temperate North America. New York : 196.
- Record S. J. 1942—1944. Keys to American woods. Trop. Woods, 72 : 19—35; 73 : 23—42; 74 : 17—43; 75 : 8—26; 76 : 32—47; 77 : 18—38; 78 : 35—45; 79 : 25—34; 80 : 10—15.
- Record S. J. a. M. M. Chatterway. 1939. List of anatomical features used in classifying dicotyledonous woods. Trop. Woods, 57 : 11—16.
- Record S. J. a. R. W. Hess. 1943. Timbers of the New World. New Haven : 640.
- Ritter J. L. 1925. Distribution of lignin in wood. Indus. and Eng. Chem., 17.
- Ritter J. L. 1934. Structure of the cell wall of wood fibers. The papers industr.,

- Sahni B. 1932. Homoxylon rajamahalsense gen. et sp. nova, a fossil angiospermous wood devoid of vessels from the Rajmahal Hills. Behar. Mem. Geol. survey India. Paleontologia indica, New Ser., 20 (2) : 1—19.
- Sahni B. 1948. The Pentoxyleae: a new group of jurassic gymnosperms from the Rajmahal Hills of India. Bot. Gasett, 110 (4) : 47—80.
- Saint-Lourent J. de. 1926, 1928. Etudes sur les caractères anatomiques des bois d'Algérie. Bull. Stat. forest. Nord d'Afrique, 7 (1926); 9 (1928).
- Saint-Lourent J. de. 1932a. Etudes sur les caractères anatomiques du bois et du liber secondaire dans les essences du Sahara et particulièrement du Hodhar. Bull. Stat. forest. Nord d'Afrique, 2.
- Saint-Lourent J. de. 1932b. Etudes sur les caractères anatomiques du bois et du liber secondaire dans quelques essences forestières du Maroc, dernièrement récoltées par Mr. le Dr. R. Maire. Bull. Stat. forest. Nord d'Afrique, 2.
- Salisbury E. F. a. F. W. Jane. 1940. Characoals from Maiden Castle and their significance in relation to the vegetation and climatic conditions in prehistoric time. Journ. of Ecology, 28 (2) : 310—325.
- Sanio C. 1863. Vergleichende Untersuchungen über die Elementarorgane des Holzes. Bot. Ztg., 21.
- Schleiden M. J. u. E. Schmidt. 1853. Die organischen Reste des Muschelkalkes in Saal-Thale bei Jena. Neues Jahrb. : 9—30.
- Schmidt E. 1941. Microphotographischer Atlas der mitteleuropäischen Hölzer. Schiftenreihe Reichsinst. ausl. kolon. Forstwirtschaft, 1 : 112.
- Seward A. C. 1917. Fossil plants, vol. III. Cambridge.
- Seward A. C. 1919. Fossil plants, vol. IV. Cambridge.
- Simon S. 1908. Ber. deutsch. bot. Ges., 26 : 364—396.
- Slypper E. J. 1933. Bestimmungstabelle für rezente und fossile Coniferen hölzer nach microscopischen Merkmalen. Rec. trav. bot. néerl., 30.
- Solöder H. 1899, 1908. Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart (1899); Ergänzungsband, Stuttgart (1908).
- Stauffer O. 1892. Untersuchungen über spezifischen Trockengewicht, sowie anatomischen Bau des Holzes der Birke. Forstl. Naturwiss. Ztschr., 4.
- Stone H. 1920. A guide to the identification of our more useful timbers. Cambridge : 52.
- Stone H. a. H. A. Cox. 1922. A guide to the identification of the more useful timber of Nigeria. London : 111.
- Susmel L. 1950. Caratterie riconoscimento dei principali carboni di legno. Itala Forest. e Montana, 5 (4) : 149—156.
- Swamy B. G. 1949. The comparative morphology of the Santalaceae: node, secondary xylem and pollen. Am. Journ. Bot., 36, 9.
- Tang I. 1932. Timber studies of Chinese trees. Bull. Fan. Inst. Biol. Peking, 3 : 123—131, 157—210, 253—338.
- Tang I. 1935a. Notes of the systematic position of Bretschneideraceae as shown by its timber anatomy. Bull. Fan. Inst. Biol. Peking, 6 : 153—157.
- Tang I. 1935b. A preliminary study on the identification of the economic woods of China. Sunyatsenia, 3 : 44—64.
- Tang I. 1943. Systematic anatomy of the woods of the Hamamelidaceae. Bull. Fan. Inst. Biol. Peking, N. s., 1 : 8—62.
- Tassi Fl. 1906. Ricerche comparate sul tessuto midollare delle conifere e sui rapporti di esso con gli elementi conduttori del legno. Bull. laborat. orto bot. Siena, 8.
- Tippo O. 1938. Comparative anatomy of the Moraceae and their presumed allies. Bot. gaz., 100 : 1—99.
- Torrey R. E. 1921. Telephragmoxylon and the origin of wood parenchyma. Ann. Bot., 35 (137) : 73—77.
- Tortorelli L. A. 1926. Identification de maderas argentinas por el examen microscopico de sus elementos. Folleto del centro de Ingenieros Agronomos, Buenos Aires.
- Tortorelli L. A. 1936. Reconocimiento de maderas del pais. Maderil, Buenos Aires, 8.
- Tunmann O. u. E. Rosenthaler. 1930. Pflanzenmikrochemie. Bern.
- Unger E. 1842. Synopsis Lygnorum Fossilium Plantarum Acramphibryarum. In Endlicher's Genera Plantarum Suppl. II. Appendix : 100—102.
- Unger E. 1845. Synopsis Plantarum fossilium. Leipzig.
- Ursprung u. Blume. 1916. Ueber die Verteilung des osmotische Werth in der Pflanze. Berl. d. D. Bot. Gez., 34 : 88—104.
- Van Tieghem Ph. 1900. Sur les Dicotylédones du groupe des Homoxylées. Journ. de Bot., 15.

- V a n V y k S. N. 1935. A Key to the more important indigenous and exotic timbers grown or marketed in South Africa. Ann. Univ. Stellenbosch, 13A : 1—29.
- V a n W i s s e l i n g h C. 1924. Die Zellmembran. Berlin.
- W a r d r o p A. B. a. H. E. D a d s w e l l. 1950. The nature of reaction wood. II. The cell wall organization of compression wood tracheids. Austral. Journ. of Sci. Res., B. 3 (1) : 1—13.
- W a t k i n s K. S. 1939. Stem anatomy of chaparral shrubs. Bot. Gaz., 101 : 391—402.
- W e b b e r G. E. 1936. The woods of sclerophyllous and desert shrubs of California. Amer. Journ. Bot., 23 : 181—188.
-

ПРИЛОЖЕНИЯ

СЛОВАРЬ ОСНОВНЫХ ТЕРМИНОВ АНАТОМИИ ДРЕВЕСИНЫ НА РУССКОМ, АНГЛИЙСКОМ, НЕМЕЦКОМ И ФРАНЦУЗСКОМ ЯЗЫКАХ

Огромное количество описаний строения древесины различных пород, публикующихся на всех языках мира, настоятельно требует стандартизации терминологии в международном масштабе. Как известно, такая работа была проведена в свое время (1932—1933 гг.) Международной Ассоциацией анатомов древесины, специальный номенклатурный комитет которой разработал «Словарь терминов, употребляемых при описании древесины» на английском языке, впоследствии переведенный на русский, грузинский, армянский, французский, немецкий, голландский, шведский, португальский и испанский языки.

Французский перевод был сделан комиссией под председательством проф. Коллардэ в составе Гинье, Нормана и Жаккара. Немецкая комиссия возглавлялась проф. Майером, после смерти которого закончила свою работу в составе Бредемана, Киссера, Кройзеля, Мэккеля и Брюннера. Испанский перевод был осуществлен в Южной Америке аргентинским древесиноведом Торторелли. Известный китайский анатом и древесиновед Тан в свое время опубликовал в Китае китайский перевод «Словаря». Русский перевод словаря, выполненный А. А. Яценко-Хмелевским и Л. И. Джапаридзе, был опубликован в 1936 г.

Весьма желательно, чтобы работа по переводу основных терминов анатомии древесины была бы продолжена как анатомами и древесиноведами союзных республик, так и учеными стран народной демократии. Такой труд был бы весьма ценным и безусловно способствовал бы дальнейшему развитию анатомии древесины.

Ниже нами на четырех языках даются основные термины анатомии древесины, вошедшие в указанный выше «Словарь». Приведенная в первой главе настоящей книги терминология более детальна и охватывает большее число терминов. Хотя многие из них и употреблялись на других языках, мы не сочли уместным включить их в словарь, в котором терминология уточнялась авторитетными анатомами каждой из представленных в нем стран. Расширение международного словаря — дело будущего, и в этой работе советская наука должна сыграть решающую роль.

Русский	Английский
1. Древесина	1. Wood or xylem
2. Ксилема	2. Primary wood or primary xylem
3. Протоксилема	3. Protoxylem
4. Метаксилема	4. Metaxylem
5. Вторичная древесина	5. Secondary wood or secondary xylem
6. Сердцевина	6. Pith
7. Камбий	7. Cambium
8. Инициальная (или начальная) клетка	8. Initial
9. Веретенообразная инициальная клетка	9. Fusiform initial
10. Лучевая инициальная клетка	10. Ray initial
11. Ярусный камбий	11. Storied cambium
12. Камбиальная зона	12. Cambial zone
13. Кора	13. Bark
14. Луб и первичная флоэма	14. Primary phloem
15. Флоэма	15. Phloem
16. Луб	16. Secondary phloem
17. Включенный луб	17. Included phloem
18. Внутренняя флоэма	18. Internal phloem
19. Луч (сердцевинный луч)	19. Ray
20. Древесинный луч	20. Wood ray or xylem ray
21. Лубяной луч	21. Phloem ray
Д р е в е с и н а	
22. Заболонь	22. Sapwood
23. Ядро	23. Heartwood
24. Включенная заболонь	24. Included sapwood
25. Спой прироста	25. Growth layer
26. Кольцо прироста	26. Growth ring
27. Годичное кольцо	27. Annual ring
28. Двойное (или множественное) годичное кольцо	28. Double (or multiple) annual ring
29. Ложное годичное кольцо	29. False annual ring
30. Ранняя древесина	30. Early wood
31. Весенняя древесина	31. Springwood
32. Поздняя древесина	32. Late wood
33. Летняя древесина	33. Summer wood
34. Граница кольца прироста	34. Growth ring boundary
35. Сердцевинная пластинка	35. Middle lamella
36. Межклетчатая пластинка	36. Intercellular layer
37. Первичная стенка (оболочка)	37. Primary wall
38. Первичное поровое поле	38. Primary pit field
39. Крассулы	39. Crassulae
40. Вторичная стенка (оболочка)	40. Secondary wall
41. Спиральные утолщения	41. Spiral thickenings
42. Полость клетки (люмен)	42. Lumen
43. Требекулы	43. Trabeculae
44. Межклетчатые пространства	44. Intercellular spaces
45. Пора	45. Pit
46. Пленка поры	46. Pit membrane
47. Ободок поры	47. Pit annulus
48. Торус	48. Torus
49. Полость поры	49. Pit cavity
50. Простая пора	50. Simple pit
51. Окаймленная пора	51. Bordered pit
52. Окаймление поры	52. Pit border
53. Камера поры	53. Pit chamber
	W o o d

Немецкий

Французский

1. Holz oder Xylem
2. Primäres Holz oder primäres Xylem
3. Protoxylem
4. Metaxylem
5. Secundäres Holz oder secundäre Xylem
6. Mark
7. Cambium
8. Initialzelle

1. Bois ou xylème
2. Bois primaire
3. Protoxylème
4. Metaxylème
5. Bois secondaire
6. Moelle
7. Cambium
8. Initiale ou cellule initiale

9. Spindelformige Initialzelle

9. Initiale fusiforme

10. Markstrahlinitialzelle
11. Stockwerkartiges Cambium
12. Cambiumzone
13. Rinde
14. Primäres Phloem
15. Phloem
16. Secundäres Phloem
17. Eingeschlossenes Phloem
18. Innenphloem
19. Markstrahl
20. Holzmarkstrahl
21. Rindenmarkstrahl

10. Initiale de rayon
11. Cambium étagé
12. Meristème cambial
13. Ecorce
14. Phloème ou liber
15. Phloème
16. Phloème secondaire
17. Phloème intraligneux
18. Phloème interne
19. Rayon
20. Rayon ligneux
21. Rayon librier

H o l z

B o i s

22. Splint oder Splintholz
23. Kern oder Kernholz
24. Splintinseln, eigestreuter Splint
25. Zuwachszone
26. Zuwachsring
27. Jahresring
28. Doppeljahresring oder mehrfaher Jahresring
29. Falscher Jahresring
30. Frühholz
31. Frühjahrsholz
32. Spätholz
33. Sommerholz
34. Zuwachsringsgrenze bzw. Jahresringgrenze
35. Mitellamelle
36. Interzellularschicht
37. Primärwand

22. Aubier
23. Duramen, bois de coeur ou bois parfait
24. Lunures ou bois luné
25. Couche d'accroissement
26. Anneau ligneux ou cerne
27. Couche annuelle
28. Couche annuelle double (ou multiple)
29. Faux-anneau ou faux-cerne
30. Bois initial
31. Bois de printemps
32. Bois final
33. Bois d'été
34. Limite de l'anneau ligneux (ou du cerne) ou ligne limitante
35. Lamelle moyenne
36. Couche intercellulaire
37. Paroi primaire ou membrane primaire

38. Primäres Tupelfeld

38. Champ de la ponctuation

39. Crassulae

39. Crassules

40. Secundärwand

40. Paroi secondaire ou membrane secondaire

41. Innere Spiralsbreiten

41. Epaisissements spirales

42. Lumenc

42. Lumière ou cavité

43. Trabeculae

43. Trabécules

44. Interzellularräume

44. Espace intercellulaire

45. Tüpfel

45. Ponctuation

46. Schliesshaut

46. Membrane de la ponctuation

47. Schliesshautring

47. Anneau de la ponctuation

48. Torus oder Schliesshaut Scheibe

48. Torus

49. Tüpfelhohlraum

49. Cavité de la ponctuation

50. Einfacher Tüpfel

50. Ponctuation simple

51. Hoftüpfel

51. Ponctuation aréolée

52. Hoftüpfelwand

52. Aréole de la ponctuation

53. Tüpfelkammer

53. Chambre de la ponctuation (aréolée)

Русский	Английский
54. Канал поры	54. Pit canal
55. Отверстие поры	55. Pit aperture
56. Внешнее отверстие	56. Outer aperture
57. Внутреннее отверстие	57. Inner aperture
58. Включенное отверстие	58. Included aperture
59. Вытянутое отверстие	59. Extended aperture
60. Слитые отверстия	60. Coalescent apertures
61. Пара пор	61. Pit-pair
62. Полуокаймленная пара пор	62. Half-bordered pitpair
63. Слепая пора	63. Blind pit
64. Зубчатая пора	64. Vestured pit
65. Односторонне-сложная поровость	65. Unilaterally compound pitting
66. Разветвленная поровость	66. Ramiform pits
67. Лестничная поровость	67. Scalariform pitting
68. Супротивная поровость	68. Opposite pitting
69. Очередная поровость	69. Alternate pitting
70. Ситовидная поровость	70. Sieve pitting
71. Трахеальные элементы	71. Tracheary elements
72. Трахеида	72. Tracheid
73. Тяжевая трахеида	73. Strand tracheid
74. Лучевая трахеида	74. Ray tracheid
75. Сосудистая трахеида	75. Vascular tracheid
76. Вазицентричная трахеида	76. Vasicentric tracheid
77. Разъединенные трахеиды	77. Disjunctive tracheids
78. Волокнистая трахеида	78. Fiber-tracheid
79. Перегородчатая волокнистая трахеида	79. Septate fiber-tracheid
80. Сосуд	80. Vessel
81. Членик (элемент) сосуда	81. Vessel member or vessel element
82. Перфорационная пластинка	82. Perforation plate
83. Перфорация	83. Perforation
84. Простая перфорация	84. Simple perforation
85. Перфорационный ободок	85. Perforation rim
86. Множественная перфорация	86. Multiple perforations
87. Лестничная перфорационная пластинка	87. Scalariforme perforation plate
88. Сетчатая перфорационная пластинка	88. Reticulate perforation plate
89. Эфедроидная перфорационная пластинка	89. Ephedroid perforation plate
90. Просвет (сосуда)	90. Pore
91. Одиночный просвет	91. Solitary pore
92. Сомкнутые просветы	92. Pore multiple
93. Цепочка просветов	93. Pore chain
94. Группа просветов	94. Pore cluster
95. Рассеяннососудистая древесина	95. Diffuse-porous wood
96. Кольцесосудистая древесина	96. Ring-porous wood
97. Древесное волокно (волокно либриформа)	97. Libriform wood fiber
98. Перегородчатое древесное волокно	98. Septate wood fiber
99. Паренхима	99. Parenchyma
100. Древесная (и ксилемная паренхима)	100. Wood parenchyma or xylem parenchyma
101. Веретеновидная клетка древесной паренхимы	101. Fusiforme wood parenchyma
102. Тяж древесинной паренхимы	102. Wood parenchyma strand

Немецкий

54. Tüpfelkanal
55. Tüpfelmündung
56. Aussenmündung
57. Innenmündung
58. Eingeschlossene Mündung
59. Übergreifende Mündung
60. Verschmolzene Mündung
61. Tüpfelpaar
62. Einseitig behaftes Tüpfelpaar
63. Blindtüpfel
64. Zackentüpfel
65. Einseitige Gruppentüpfelung
66. Verzweigte Tüpfel
67. Leiterförmige oder treppenförmige Tüpfelung
68. Horizontaltüpfelung
69. Diagonaltüpfelung oder Schragtüpfelung
70. Siebtüpfelung
71. Tracheale Elemente
72. Tracheide
73. Strangtracheide
74. Markstrahltracheide
75. Gefäßstracheiden
76. Gefäßmanteltracheiden
77. Zweigtracheiden
78. Fasertracheiden
79. Gekammerte Fasertracheide
80. Gefäße
81. Gefäßsglied
82. —
83. Durchbrechung
84. Einfache Durchbrechung
85. Randleiste oder Grenzleiste
86. Mehrfache Durchbrechung
87. Leiterförmige Durchbrechung
88. Netzartige Durchbrechung
89. Ephedroide Durchbrechung
90. Gefäßspoer
91. Einzelgefäßspore (Einzelpore)
92. Gefäßsporengruppe (Porengruppe)
93. Gefäßsporenreihe (Porenreihe, Porenvette)
94. Gefäßsporenhautten (Porenhautten)
95. Zerstreutporiges Holz
96. Ringporiges Holz
97. Libriformfaser oder Holzfaser
98. Gekammerte Holz-oder Libriformfaser
99. Parenchym
100. Holzparenchym
101. Spindelförmige Holzparenchymzelle oder Spindelzelle
102. Holzparenchymstrang

Французский

54. Canal de la ponctuation (aréolée)
55. Orifice de la ponctuation
56. Orifice externe (de la ponctuation)
57. Orifice interne (de la ponctuation)
58. Orifice rétréci
59. Orifice distendu
60. Orifices confluent
61. Couple de ponctuations
62. Couples de ponctuations demi-aréolées
63. Ponctuation aveugle
64. Ponctuation ornée
65. Ponctuation unilatéralement groupées
66. Ponctuations ramifiées
67. Ponctuations en disposition scalariforme
68. Ponctuations en rangées horizontales
69. Ponctuations en filles obliques (ou en spirales)
70. Ponctuations en tamis
71. Eléments vasculaires
72. Trachéide
73. Trachéide horizontale
74. Trachéide transversale
75. Trachéide vasculaire
76. Trachéide juxtavasculaire
77. Trachéides disjointes
78. Fibre-trachéide
79. Fibre-trachéide cloisonnée
80. Vaisseau
81. Élément de vaisseau
82. Cloison perforée
83. Perforation
84. Perforation unique
85. Bourrelet circulaire
86. Perforations multiples
87. Cloison en grilles
88. Cloison réticulée
89. Cloison à perforations aréolées
90. Pore
91. Pore isolé
92. Pores accolés
93. Files de pores
94. Groupe de pore
95. Bois à pores épars (ou disséminés)
96. Bois à zone poreuse
97. Fibre ligneuse
98. Fibre cloisonnée
99. Parenchyme
100. Parenchyme ligneux
101. Cellule de parenchyme fusiforme
102. File de cellule de parenchyme court

Русский	Английский
103. Диффузная паренхима	103. Diffuse parenchyma
104. Терминальная паренхима	104. Terminal parenchyma
105. Метатрахеальная паренхима	105. Metatracheal parenchyma
106. Паратрахеальная паренхима	106. Paratracheal parenchyma
107. Вазицентричная паренхима	107. Vasicentric parenchyma
108. Крыловидная паренхима	108. Aliform parenchyma
109. Сомкнутокрыловидная паренхима	109. Confluent parenchyma
110. Соединительная ткань	110. Conjunctive tissue
111. Сердцевинное пятно	111. Pith fleck
112. Лучевая паренхима	112. Ray parenchyma
113. Разъединенные паренхимные клетки	113. Disjunctive parenchyma cells
114. Перегородчатая паренхимная клетка	114. Septate parenchyma cell
115. Тилла	115. Tylosis
116. Межклетный ход	116. Intercellular canal
117. Эпителий	117. Epithelium
118. Тиллоид	118. Tylosoid
119. Агрегатный луч	119. Aggregate ray
120. Гомогенный луч	120. Homogeneous ray
121. Гетерогенный луч	121. Heterogeneous ray
122. Лежащая лучевая клетка	122. Procumbent ray cell
123. Стоячая лучевая клетка	123. Upright ray cell
124. Черепитчатая клетка	124. Tile cells
125. Кроющие клетки	125. Sheath cells
126. Млечная трубка (млечник)	126. Latex tube

Немецкий

- 103. Zerstreutes Holzparenchym
- 104. Grenzparenchym
- 105. Metatracheales Parenchym
- 106. Paratracheales Parenchym
- 107. Gefässmantelparenchym
- 108. Geflügeltes Gefässmantelparenchym
- 109. Gebändertes Gefässmantelparenchyma
- 110. Netzparenchym
- 111. Markfleck
- 112. Markstrahlparenchym
- 113. Abzweigende parenchymzellen
- 114. Gekammerte Parenchymzelle
- 115. Thylle (oder Füllzelle)
- 116. Sekretgang
- 117. Epithelium
- 118. Thylenähnliche Zelle
- 119. Scheinmarkstrahl
- 120. Einfacher Markstrahl
- 121. Zusammengesetzter Markstrahl
- 122. Liegende Markstrahlzelle
- 123. Stehende (aufrechte) Markstrahlzelle
- 124. Ziegelzellen
- 125. Hüllzellen
- 126. Milchröhre

Французский

- 103. Parenchyme dispersé
- 104. Parenchyme circummédullaire final
- 105. Parenchyme circummédullaire
- 106. Parenchyme juxtavasculaire
- 107. Parenchyme circumvasculaire
- 108. Parenchyme circumvasculaire aliforme
- 109. Parenchyme circumvasculaire anastomose
- 110. Parenchyme de remplissage
- 111. Tache médullaire
- 112. Parenchyme des rayons
- 113. Cellules parenchymateuses disjointes
- 114. Cellule cloisonnée de parenchyme
- 115. Thylle
- 116. Canal sécréteur
- 117. Couche de cellules sécrétrices
- 118. Thyloïde
- 119. Faux-rayon
- 120. Rayon homogène
- 121. Rayon hétérogène
- 122. Cellule de rayon couchée
- 123. Cellule de rayon dressée
- 124. Cellules de rayon palissadiques
- 125. Cellules bordantes du rayon
- 126. Laticifère

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

- Абесадзе К. Ю. 166, 177, 212, 213
 Абраменко С. Н. 135
 Айзенберг И. Г. (Jsenberg) 230
 Акинфинов 232
 Александров В. Г. 166, 167, 177, 178, 198, 212, 213, 215, 218, 262
 Александрова О. Г. 262
 Алексеев А. М. 182
 Арзуманян Г. А. 281
 Арнольд К. А. 182
- Баженов В. А. 282, 283
 Банкрофт Н. 151
 Баранецкий О. В. 217
 Баранов П. А. 268
 Бауэр Э. О. (Bower) 163
 Берлин А. А. 294
 Бернар Клод 220
 Бертог 267
 Биссет И. (Bisset) 108, 264
 Благовещенский А. В. 235
 Блюм (Blüme) 217
 Боннье Г. 268
 Браун Г. П. (Brown) 134, 135
 Брегадзе Н. Н. 236, 237, 285
 Бредеманн 311
 Брюннер 311
 Будкевич В. Е. 53
 Буро Э. (Boureau) 151, 176—178, 183
 Бэйли И. В. (Bailey) 20, 105, 107, 108, 182, 191, 197, 199, 201, 206, 207, 212, 264
 Бэннэн М. Б. (Bannan) 211
 Бээкман Г. (Beekman) 47
 Бюстен 240
- Вакин А. Т. 232, 244, 246, 247
 Вальтер О. А. 37
 Ван Вйк С. Н. (Van Vyк) 139
 Ван Висселинг С. (Van Wisselingh) 233
 Ванин С. И. 135, 150, 277—280
 Ван Тигем Ф. 46, 191
 Вароссио В. В. (Varossieau) 47—49
 Василевская Л. М. 243, 268
 Вильсон Г. Б. 254
 Вихров В. Е. 10, 131, 135, 155, 261, 262, 264, 265, 267, 271, 273, 274, 279—281
- Габерландт 223, 229
 Галле Т. Г. (Halle) 148, 293
- Гаммерман А. Ф. 136, 137
 Гартиг Р. (Gartig) 108, 135, 257, 258
 Гартман Л. Н. 284
 Гартнер Р. А. (Gartner) 283
 Геккель Э. 158, 160
 Гзырян М. С. 11, 79, 104, 156, 208, 240, 259
 Гинье 311
 Глок В. С. (Glock) 257
 Годвин Г. (Godwin) 140
 Гойман Э. (Gäumann) 253
 Горянинов П. 150
 Госсен 183
 Готан В. (Gothan) 144, 147, 148, 151, 152
 Гопш С. (Ghosh) 138
 Гребницкий А. С. 217
 Грегуш П. (Greguss) 137, 139
 Григорян Н. Ф. 222
 Гриффioen К. (Griffioen) 240
 Громова В. 158, 160
 Гэнман 243
- Дадсуэлл Г. Э. (Dadswell) 108, 139, 142, 264, 274, 275
 Дарвин Ч. 158—160
 Де Бари 24
 Декандоль (De Candolle) 150
 Ден Бергер А. (Den Berger) 47, 138, 150, 151, 153,
 Джампаладян 286, 287
 Джанапидзе Л. И. 7, 19, 28, 222, 234—238, 284, 285, 307
 Джейн Ф. В. (Jane) 140
 Джеффри Э. С. (Jeffrey) 157, 158, 161, 163, 164, 179, 180, 182—185, 192, 196, 207, 265
 Джоли Н. В. (Jolly) 139
 Джорджевич (Djordjevic) 138
 Диппель Л. 212
 Долло 159
 Дэнлеп 278
- Ефремов И. А. 158
- Жакнар 307
 Жерар 47
 Жеребов Л. Н. 274, 276
 Жорж (George) 189
- Зенкевич Л. А. 160
 Золередер Г. 46, 145

- Иванов Л. А. 37, 230, 238, 282
Иванов Ю. М. 280, 282
Ильин М. М. 162
Имс (Eames) 12
Ионгманс В. (Jongmans) 151
- Кайзер П. (Kaiser) 149
Камэн (Cummins) 254
Канделаки Г. В. 140
Канехира Р. (Kanehira) 138
Каппеллетти К. (Cappelletti) 216, 235
Каррутерс 151
Кассини 150
Кастеллярнау 135, 138
Кезели Т. А. 218
Келлер А. (Koehler) 138
Киарруджи 151
Киссер 311
Клейн Г. (Klein) 228
Кларк С. Г. (Clarke) 141, 254
Кни Л. (Кну) 217, 220
Козо-Полянский В. М. 158, 161, 189
Кокс Г. А. (Cox) 139
Коллардэ 311
Колман В. (Kollman) 108, 240, 259
Комаров В. Л. 37
Конвентц Г. (Conventz) 148, 149
Конюшевская Е. Л. 226, 253
Коссович Н. Л. 264
Круаза Л. (Croizat) 206
Крибс 201—203
Криштофович А. Н. 158, 264
Кройзель (Krausel) 147
Кузнецов Н. Т. 135
Курсанов Л. И. 254
Кэмпбелл А. Г. (Campbell) 248
- Лакон 215
Ланге Т. 215
Лемель 201
Леонтьев Н. Л. 280
Ли Г. И. (Lee) 265
Лигнир О. (Lignier) 189
Лизе В. (Liese) 286
Линней 150
Луд 243
Лундиус 146
- Маджумдар Г. П. (Majumdar) 212, 230
Майер 307
Макаревская 218
Мак-Даниэлс 12
Мак-Дуголл 241, 257
Мальпиги 41
Манская С. М. 190
Матье А. (Mathieu) 138
Мелехов И. С. 258, 265, 280
Меткаф К. Р. (Metcalf) 20, 105, 112, 117, 145
Миланец Ф. Р. (Milanez) 215
Милютин С. В. 295
Михайловская И. С. 208
Мойль 47, 138
Москалева В. Е. 40, 213, 271, 279, 280, 282, 283, 293, 294
Мэккель 311
- Мэр Э. (Mer) 240
Мюллер И. 160
Мюнх 240
- Наумов Н. А. 37, 254
Нельсон К. Д. (Nelson) 243
Нердлингер Г. (Nördlinger) 138
Никитин А. А. 136, 137
Николаева Т. Л. 136, 137
Николов Т. (Nicoloff) 146, 219
Норман Д. (Normand) 47, 139, 151, 311
- Одинцов П. П. 295
Онслоу Н. В. (Onslow) 235
Оршанская В. А. 250
Осборн 159
- Паул Г. Б. (Paul) 259
Певцов А. Х. 280
Перейра (Pereira) 139
Перельгин Л. М. 47, 135, 271, 279, Перетолчин 218
Перро Э. (Perrot) 47, 139
Петерсен О. Г. (Petersen) 138
Пирсон Р. С. (Pearson) 138
Пиччиоли Л. (Piccioli) 138, 292
Поплавский К. М. 218, 222
Попов М. Г. 208, 209
Поснов Б. А. 279
Пояркова А. И. 156
Прель Э. (Praël) 225, 240
Престон Р. Д. 274
Пристли 212
Приходько А. И. 218, 219
Причард Р. И. (Prichard) 108
Пуль Д. 178
Пфейффер (Pfeiffer) 47, 48, 81
Пэншин А. (Panshin) 137, 138
- Радкевич О. Н. 268
Радлькофер 46
Раздорский М. Ф. 163, 196
Рикорд С. (Record S.) 47, 138, 139, 151
Риттер 140, 273
Ритц 153
Роза Д. 159
Розенталер Э. Р. (Rosenthaler) 222, 233
Ростовцев С. И. 37
Ротерт 166
Рэндел В. 138
- Савина А. В. 265, 266
Сакс 278
Санио К. (Sanio) 150
Сахни Б. (Sahni) 151, 185, 194
Свами Б. Г. (Swamy) 191, 207
Северцов А. Н. 158, 161, 173, 198
Сен-Лорен (Saint-Lourent) 136, 139
Сергеев А. М. 160
Симон С. 217
Сифтон 179
Слиппер Э. (Slypper) 139, 147
Смит 241, 265
Соколов Н. О. 290
Соколов С. Я. 219
Солицев Д. А. 293

- Солсбери Э. Ф. (Salisbury) 140
 Стоя Г. (Stone) 137, 138, 139
 Страсбургер 216
 Стрекаловский Н. И. 258, 260, 280
 Сурож И. Н. 218
 Сусмэл Л. (Susmel) 141
 Сушкин П. 160
 Сьюорд А. К. (Seward) 146, 147
- Тан И. (Tang) 138, 311
 Тансон Р. Г. (Tunson) 248
 Тасси Ф. 139, 147
 Татишвили Е. М. 287
 Тахтаджян А. Л. 7, 142, 147, 158, 159, 161, 163, 164, 168, 169, 173, 175, 185, 187, 190, 195, 203, 206
 Теппер 105, 107, 264
 Тер-Абрамян Б. 156
 Тиман 46
 Тимофеев А. С. 11, 218—220, 238—241, 262
 Типпо О. (Tippo) 207
 Тисон 189
 Торри Р. Э. (Torrey) 147, 180
 Торторецци Л. (Tortorelli) 139, 311
 Туманян С. А. 28, 47, 208, 219
 Тунманн О. (Tunmann) 222, 233
 Тэнсли А. 140
- Уайз 276
 Уайт Ф. Р. 217, 241
 Уэббер Г. Э. (Webber) 268, 269
 Ульбер 46
 Унгер Э. 150, 151
 Уордроп А. Б. (Wardrop) 274, 275
 Уоткинс К. С. (Watkins) 268
 Уршпрунг 217
 Успенский Е. Е. 140
- Фальк 251
 Феликс 151, 153
 Филлипс Э. В. (Phillips) 139, 141, 142, 147, 284—286
 Фишер А. (Fischer) 214, 215, 218
 Флиш 151
 Фолькенс 268
- Франк Р. (Frank) 225, 226, 240
 Фриче (Fritzche) 215
- Харлоу 276
 Хесс Р. В. (Hess) 138
 Холден 153
 Хухрянский П. Н. 293
- Цветкова Е. С. 214, 215
- Чаттуэй М. М. (Chattaway) 47, 124, 226, 227
 Чемберлен Ч. (Chamberlain) 187, 189
 Чернцов 232
 Чижевская Э. А. 37
 Чок Л. (Chalk) 105, 112, 117, 145, 151
 Чоудури К. А. (Chowdhury) 138
 Чхубианишвили И. И. 268
- Шанидзе М. А. 218
 Шафер 153
 Швапах 279
 Шведов 257
 Шенк 153
 Шенфельд Г. (Schönfeld) 150
 Шишкин П. 221
 Шлейден 150
 Шмидт Э. 138, 150
 Шмитц Г. (Schmitz) 283
 Штауффер О. (Stauffer) 108
- Эдвардс В. Н. (Edwards) 148, 150, 151
 Эккерсли А. М. (Eckersley) 139, 142
 Экхолд В. (Echold) 147
 Эрикссон Г. Д. (Erickson) 259, 283
- Яковлев М. С. 131
 Ямабаяши Н. (Jamabayashi) 138
 Янсонниус Г. Г. (Janssonius) 47, 138
 Ярмоленко А. В. 151, 178, 180, 182, 183, 185, 193
 Яценко-Хмелевский А. А. 7, 17, 19, 20, 28, 53, 104, 137, 140, 158, 191, 196, 202, 206, 207, 217, 226, 243, 253, 259, 268, 271, 311
 Явардана (Jajawardana) 138

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Актиностела 162—164
Аморфные массы 223—225
Анатомический рисунок 127—130
Анатомия древесины 7
Аномалии в древесине 80, 81
Аномальный слой камбия 80, 81
Антисептация 283, 284
Ароморфоз 167, 174
Атактостела 165

Балки Санио 13
Бальзам канадский 43—45
Бахромчатость границы годичного слоя 53, 54
Бензин 278
Биогенетический закон 160, 161
Биогеохронология 257
Блеск древесины 288, 290, 291
Бритва, требования к ней 38—41
Бур Преслера 38
— таксационный 37

Вариационно-статистическая обработка материала 111

Весовой метод измерения удельного объема клеток 120
Вещество древесинное 276
— дубильное 242, 287
— маслообразное 219
— пектиновое 213
— раневое 76, 78, 100, 226, 234, 242
— ядровое 76, 78, 100, 234, 239, 240, 287

Вино, приготовление 287
Влажность древесины 277, 278

Влажный иммунитет см. Иммунитет влажный

Внутренняя среда 220, 231
Водный режим дерева 234, 237, 238
Воздухозаполнение древесины 245—247
Волокно 8, 77
— древесное 24
— заменяющее 24
— либриформа 18, 19, 24, 25, 77, 200
— — включенное 18
— — перегородчатое 24
— перегородчатое 92, 97

Выраженность годичного кольца (слоя) 53, 68, 78, 287
— кольца просветов 68

Высота (слоистость) лучей 59, 60, 83, 117, 118, 126
— паренхимного тяжа 119
— перфорации 115

Газовый режим в древесине 220
Гаплостела 162—164
Гвоздичное масло 45
Гемипеллюлоза 40, 273, 294, 295
Гетерохрония признаков 159
Гифы гриба 224, 242—244, 249—252, 254
Гладкость древесины 291, 292

Глицерин 277
Глицерин-желатин 44
Глюкоза 218
Гниль 247—252

— деструктивная 251
— коррозионная 251
— мягкая 244, 247

Гнутые древесины 296
Годичное кольцо, см. Кольцо годичное
Голоцеллюлоза 273, 295

Гомоз 226, 230, 233
Горизонтальные стенки лучей 65, 66
Граница кольца (или слоя) прироста 12, 78, 79

Грибы-древоразрушители 241—253
Группа просветов 21, 22, 72, 73, 265
Гумми 226, 232
— защитное 226, 230

Двойное годичное кольцо, см. Кольцо годичное двойное

Декоративность древесины 271, 287—292
Деловые древесины 132

Дендриты 19, 23, 70, 71
Диаметр сосуда 111—113, 125

Диктиостела 165
Диффузионная пропитка 284
Диффузное расположение сосудов 68, 199

Длина волокна 105—110, 112
— камбиальной клетки 105, 106, 111, 119
— клеток лучей 118
— паренхимного тяжа 119
— членика сосуда 111, 112
Древесина 7, 8, 9, 119, 211
— весенняя 11, 12
— вторичная 8

¹ Жирным шрифтом указаны страницы, где даны определения и пояснения терминов.

- Древесина защитная 230
 — из археологических раскопок 43, 140, 145—154
 — кольцесудистая 22, 23, 69, 70—72, 111
 — летняя 11, 12
 — осенняя 12
 — первичная 7, 8
 — поздняя 11, 12, 19, 23, 53, 70
 — прессованная 293, 294
 — ранняя 11, 12, 15
 — рассеянносудистая 21, 22, 68, 71—73, 111
 — растяжения 108, 274
 — сжатия 54, 57, 65, 274
 — слаботекстурная 287
 — слоистопрессованная 294
 — спелая 10, 233, 238
 — терминальная 11, 12
 — ультрамягкая 277
 — Австралии 105, 106, 139
 — Алжира 139
 — Америки 138, 139
 — Англии 137, 138
 — Аргентины 139
 — Африки 139
 — Берега Слоновой Кости 139
 — Бирмы 138
 — Бразилии 139
 — Восточной Европы 137
 — Габона 139
 — Германии 138
 — Индии 138
 — Испании 138
 — Италии 138
 — Канады 138
 — Квинсленда 139
 — Китая 138
 — Кореи 138
 — Мадагаскара 139
 — Малайского полуострова 138
 — Марокко 139
 — Нигерии 139
 — Пенджаба 138
 — Сахары 139
 — северо-восточной Европы 138
 — средней Европы 137
 — субтропической Азии 138
 — США 138
 — Тайваня 138
 — тропической Азии 138
 — Филиппинских островов 138
 — Франции 138
 — Цейлона 138
 — Югославии 138
 — Южной Африки 139
 — Явы 138
 — Японии 138
 Древесный уголь 40, 43
 Дыхание древесины 216
 Дыхательные хромогены 225
 Дыхательный пигмент 225
- Едкий натр 295
- Заболонь 10, 11, 61
 — включенная, или двойная 11
- Задыхание древесины 244
 «Зеркальца» 289
- Иммунитет влажный 244
 — сухой 244
 «Индексация» признаков древесины 47—49
 Индентура 27, 30, 65
 Интрузивный рост клеток камбия 212
 Иодингрюн 42
- Камбиальная зона 9, 212
 Камбий 8, 9, 10—12, 18, 54, 79—81
 — ярусный 9
 Камедевместилище 80
 Камедь 226, 232, 233
 Камеры поры 15
 Канал поры 15
 Канифоль 43
 Кап 290
 «Керны» 38
 Керосин 278
 Кипячение 38
 Кислород 225
 Кислота азотная 224
 — плавиковая 39
 — серная 273, 295
 — сернистая 224
 — соляная 213, 224
 — уксусная 40
 — фосфорная 295
 Клетка древесной паренхимы 76, 216—218
 — — — веретеновидная 24
 — запасающая 219, 220
 — изодиаметрическая 11
 — инициальная, или начальная 9, 18
 — — веретеновидная 9, 211, 216
 — — лучевая 9, 18, 64, 65, 216, 217
 — камбиальная 119
 — — веретеновидная 212
 — «каменистая» 17
 — камерная 36
 — луча краевая 26
 — лучевая квадратная 27, 97, 118
 — — — лежачая 97, 98, 118
 — — кроющая 27, 97
 — — лежачая 27, 78
 — — стоячая 27, 97, 98, 118
 — паренхимная 8, 54
 — — перегородчатая 35
 — ситовидная 9
 — смоляная 54
 — стоячая 78, 219
 — трахеальная 54
 — черепичатая 27, 85, 97
 Клетки луча передаточные 219
 — — — передвигающие 219, 220
 — — — периферические 26
 — — — средние 26
 — — — центральные 27
 — — «масляные» 85
 — — паренхимные разъединенные 35
 — — решетчатые 219
 — «слизевые» 85
 Клюв членика (сосуда) 21, 88, 101, 111

- «Кодекс» примитивных признаков 162, 199, 200, 204, 205
 Количество клеток древесной паренхимы 119
 — лучей 117, 118, 125, 268
 — сосудов 111—114, 125, 268
 Коллекции древесин 141
 Коллодий 40, 43
 Кольцесосудистость 68—70, 72—74, 199
 Кольцо годичное 11, 50, 53, 136
 — — двойное (или множественное) 11
 — — ложное 11, 68
 — камбиальное 81
 — прироста 11, 22, 53
 — просветов 23
 «Консервативные» органы 161, 184
 Контроль микологический 250
 Кора 9, 81
 — внешняя (мертвая) 9
 — внутренняя (живая) 9
 Крассула 12, 14, 57, 58, 63
 Крахмал 76, 100, 214—217, 220, 234, 235, 242, 254
 — захваченный 225, 241
 Кремний 40
 Кристалл-виолет 42
 Кристаллы щавелево-кислого кальция 61, 66, 100
 «Крыло» многорядного луча 29
 Ксилема 7, 8, 9, 166
 — вторичная 8
 — мезархная 164
 — первичная 7, 8
 — экзархная 164
 — эндархная 164
 Ксилол 40, 45
 Ксилотека 141
 Лакуна листовая 165, 168
 Лейкопласты 215
 Лесные пожары 265
 Лигнин 40, 272, 273, 276, 287, 294
 Линейный метод измерения удельного объема клеток 120—123
 Линии скольжения 282
 Лихт-грюн 45
 Луб 9
 — включенный 9, 80, 81
 — — рассеянный 81
 — — чередующийся 81
 — древесный 10
 — первичный, см. Флоэма
 — сердцевидный, или радиальный 9
 Луч 18, 25, 32, 60
 — агрегатный 29, 80, 118
 — агрегированный 79, 85
 — веретеновидный 29, 33
 — высокий 83
 — гетерогенный 28, 32, 202
 — гомогенно-палисадный 28, 29, 31
 — гомогенный 28, 31, 133, 203
 — двурядный 60, 78
 — линейный 29, 33, 84
 — ложно-широкий 29
 — ложный 29
 — лубяной 10
 Луч многорядный 33, 78
 — однорядный 33, 78, 81, 83, 84
 — однослойный 83
 — очень широкий 81, 82
 — узкий 79, 81, 83
 — четковидный 33, 84
 — широкий 7, 8, 79, 83
 Лучи гетерогенные, тип I 33
 — — тип II A 33
 — — тип II B 33
 — — тип III 34
 — гомогенные, тип I 34
 — — тип II 34
 — — тип III 34
 — многорядно-гетерогенные 34
 — многорядно-гомогенные 34
 — однорядно-гетерогенные 34
 — однорядно-гомогенные 34
 — палисадно-гетерогенные с длинными окончаниями 33, 34, 201
 — палисадно-гетерогенные с короткими окончаниями 33, 35
 — сближенные 33, 34
 — сдвоенные (или строенные) 33, 84
 — смешанно-гетерогенные с короткими окончаниями 33, 35
 — смешанно-гомогенные 34
 — с однорядными окончаниями 33, 84
 «Мантиль» ложного ядра 247, 248
 Масло 215, 217, 218, 220
 Мацерация древесины 43, 44, 110
 Международные правила номенклатуры 148, 149
 Межклетники 14, 54
 Межклетные полости 14
 — пространства 14, 17
 Меристема 9
 — верхушечная 7, 9
 — вторичная 8
 — первичная 8
 Метаксилема 8, 9
 Метафлоэма 9
 Метиленовая зелень 42
 Метиловая зелень 42, 224
 Метод контроля 294
 — макроскопический 278
 Механические свойства древесины 280—283
 Мекоиофильтраты 242, 243
 Микроскоп 8, 128, 131, 132, 142
 — металлографический 43
 Микротом 38—41
 Микрофотография 127, 131
 Микрохимические реакции, см. Реакции микрохимические
 Мицеллагрегаты молекул 13
 Млечная трубка 36
 Мрамор (в древесине) 244
 Набухание 277, 278, 280, 294, 295
 Наплыв 290
 Необратимость эволюции 159, 160
 Ободок поры 14
 Оболочка вторичная 212, 272
 — клеточная 8

- Оболочка первичная 272
 — третичная 13, 274, 275
 — целлюлозная 8
 Объем поглощенной воды 278
 Объемный вес 260, 276—279
 Однорядное окончание (многорядного луча) 29
 Одревеснение оболочек клеток лучей 83
 Окаймление перфорации 20
 — поры 14, 15
 Окончания волокон 101
 — трахеид поздней древесины 67
 — — ранней древесины 66, 67
 Онтогенез древесины 136
 Опак-иллюминатор 43
 Определители древесины 139, 140, 147
 Организованное расположение сосудов 68, 72, 199
 Осмотическое давление клеток древесины 217, 220
 Отверстие включенное 15, 86, 96
 — внешнее 15
 — внутреннее 15, 89, 96
 — пересекающее 15, 89, 96
 — поры 15
 Отверстия перекрещивающиеся 16
 — слитые 15
 — уголком 16
 Очажный уголь 137, 138
- Пара пор 12, 16
 — — окаймленная 15, 16
 — — полуокаймленная 16
 Парафин 40, 43
 Паренхима 24, 203, 204
 — абаксиальная 29
 — апотрахеальная 24, 79
 — вазикентричная 23, 25, 28
 — — обильная 75
 — веретеновидная 76
 — диффузная 25, 26, 74, 76
 — древесная 24, 42, 55, 75, 118, 203, 216, 220
 — инициальная 74
 — крыловидная 25, 28, 75
 — ксилемная 24
 — лучевая 24, 25
 — метатрахеальная 25, 26, 74, 204
 — паратрахеальная 25, 79
 — скудновазикентричная 25, 27, 75
 — сомкнутокрыловидная 25, 29, 75
 — терминальная 25, 26, 28, 74, 76, 203
 Парные просветы 114
 Пектозаны 274
 Первичная оболочка трахеальных элементов 212
 Первичное поровое поле 12
 Перекись водорода 40
 Перекладина (лестничной перфорационной пластинки) 20, 94, 199
 Переход от ранней древесины к поздней 73
 Перицикл 81
 Перфорационная пластинка 20, 93
 — — лестничная 17, 20, 93, 94, 197—199
 Перфорационная пластинка сетчатая 21, 93
 — — эфедровидная 21
 Перфорационный ободок 20
 Перфорация 19, 20
 — лестничная, см. Перфорационная пластинка лестничная
 — множественная 20, 21
 — окаймленная 198
 — простая 17, 20, 93, 268, 269
 Перфорированные карточки для определения древесины 138—142
 Пикнометр 278
 «Пламя» просветов 23, 70, 71
 Планиметрический метод измерения удельного объема клеток 120
 Пластинка срединная 12, 272, 273
 Плектостела 163, 164
 Пленка поры 14
 Плотность кольца просветов 69
 Побурение (древесины) 235, 244
 Подпар (древесины) 244
 Подсочка сосны 230
 Поле перекреста 9, 27, 65
 Полистела 165
 Полость волокон 78
 — поры 14, 15
 — (просвета) клетки 14
 Полосы Санио 13
 Пора 14, 21, 23, 57, 62, 65
 — воздушная 17
 — зубчатая 17, 90, 96
 — купрессовидная 27, 30, 65
 — ложная 181
 — окаймленная 10, 15, 20, 56, 58, 62, 64, 213, 215
 — — целевидная 16, 17
 — оконцовая 27, 65
 — округлая 17
 — пиноидная 27, 30, 65
 — пидеоидная 27, 30, 65
 — простая 14, 136
 — — целевидная 16, 17
 — разветвленная 17
 — слепая 17
 — таксодиоидная 27, 30, 65
 — целевидная 17
 Поровость 17, 59
 — араукариоидная 62, 173
 — горизонтальных стенок лучевых клеток 66
 — лестничная 17, 88, 136, 170, 198, 199
 — между клетками лучей и сосудами 97—99
 — межсосудистая 88, 89, 95
 — одностороннесложная 17
 — очередная (или косая) 18, 88, 199
 — поперечных стенок лучевых клеток 66
 — сближенная 18, 95
 — ситовидная 18
 — сомкнутая 18
 — супротивная (или горизонтальная) 17, 88, 136, 199
 Порода заболонная 10, 11, 233—235, 286
 — кольцесосудистая 47, 70, 77, 106, 113
 — «крахмалистая» 217, 218

- Порода «масляная» 217, 218
 — рассеяннососудистая 12, 47, 71, 106
 — спелодревесная 10, 11, 233, 235
 — ядровая 10, 61, 234, 238—241, 243
 — ядровоспелодревесная 10, 234
 Порозность древесины 121
 Поры лестничные 89, 96
 — межсосудистой поровости 89, 95, 96
 — свободные 89, 95
 — сомкнутые 89, 95, 96
 Правило «тройного параллелизма» 158, 159
 Препарат мацерации 101
 Препараты постоянные 44, 45
 Приготовление срезов 41
 Признак, понятие 158
 Прирост ненормальный 80, 81
 Прокаmbий 8
 Проницаемость 283, 286
 Пропарка 291
 Пропитка 271, 284
 Прорывы ветвления 165
 Просвет (сосуда) 21, 22, 23, 74
 — одиночный 21, 74
 Просветы сомкнутые 21, 72
 Протоксилема 7, 8, 9
 Протопласт 24, 36, 215
 Протостела 162, 164
 Протофлоэма 9
 Прохождение лучей 79
 Псевдопаренхимы 239
 Псевдосклеротия 248

 Разбухание 271
 Размер полости волокна 109—111
 — поры 89, 96, 115
 Размягчение древесины 39, 40
 Раневые гормоны 223, 229
 Раскалывание 282, 283
 Расположение просветов 71
 — — радиальное 70, 71
 — — рамноидное 24, 70, 71
 — — ульмоидное 23, 70, 71
 Распределение древесной паренхимы 74, 75, 146
 Распрессовка 293
 Раствор иода в иодистом кали 218, 224, 273
 — калийной селитры 224
 Растяжение 281—283
 Расширение лучей 79
 Рафид (щавелевоокислого кальция) 100
 Реакция грибная 224, 231, 242, 243, 245, 247—249
 — Дево 213
 — микрохимическая 222
 — Моуле 42, 190
 — на окисладу 235
 — на угнетение 259, 261—263
 — раневая 38, 76, 223—226, 230, 231, 242
 Регенерация клеток древесины 217
 Рефлектор 40
 Рисовальный аппарат 127
 Рисунок сосудов 22
 Рядность лучей 25, 26

 Сафранин 42, 83, 224, 253
 Сахар 218, 295
 Сердцевина 7, 9
 Сердцевинное пятно (или сердцевинное повторение) 11
 Сжатие (древесины) 282, 283
 Симпластический рост клеток камбия 212
 Сифоностела 162—165
 — амфилоидная 164
 — эктофлойная 164
 Складки Саньо 13
 Скользящий рост клеток камбия 212
 Слой годичный 22, 23, 53
 — древесины внешний 10
 — — внутренний 10, 11
 — — центральный 10
 — желатинозный 13, 14, 77, 275
 — межклетный 12, 272
 — прироста 11, 22
 Слоистость лучей 26
 Смесь Шульце 43, 44
 Состав древесной паренхимы 75
 Сосуд 18, 19, 20, 39, 98
 — волокновидный 101
 — — одиночный 72
 Спирт 38—40, 45, 224, 286
 Срединная пластинка 12
 Статический изгиб 283
 Стебель дисперсный 81
 — концентрический 81
 — разделенный 81
 — сложный 81
 Стела 162, 163
 Стенка (или оболочка) вторичная 12, 13, 14
 — — первичная 12
 Субфоссили 140, 145
 Судан 224

 Тангентальная стенка клеток лучей 78
 Текстура 287
 — зеркальчатая 289
 — полосостриховая 288, 289
 — правильночешуйчатая 290
 — «птичьего глаза» 290
 — рассеяноштриховая 288, 289
 — чешуйчатая 289
 — штриховая 288
 Теория питания 258
 — «Филэмбриогенеза» 161
 Терминология 7, 311
 Технические свойства древесины 271, 296
 Тилла 10, 36, 76, 77, 226—230, 242, 248, 249
 Тиллоз 230
 Тиллоид 36, 56, 61
 Ткань васкулярная 8
 — водопроводящая 7, 8, 77
 — вторичная 8, 9
 — массивная 8
 — механическая 77
 — образовательная 9
 — одревесневшая 8
 — паренхимная 75, 81, 221
 — первичная 8, 9

- Ткань раневая 11
 — соединительная 25
 — укрепляющая 7, 8
 Толщина оболочки волокна 109—111, 125, 126
 — — сосуда 115
 — — трахеид 54, 126
 — стенки эпителия 55, 56
 — стенок клеток лучей 118
 Торус 10, 14, 58, 59, 65
 Точка насыщения волокна 283
 Трабекулы 9, 13, 14, 57, 58, 63, 64
 Трахеида 18, 19, 39, 53, 198
 — вазикентричная 19
 — волокнистая 18, 19, 20, 77, 91, 200
 — — включенная 18
 — — перегородчатая 19
 — кольчатая 18
 — краевая 18
 — лестничная 18, 200
 — лучевая 9, 18, 60, 64, 65, 85
 — — краевая 18
 — перегородчатая 18
 — поздней древесины 54, 65
 — ранней древесины 54, 56
 — сетчатая 18
 — сосудистая 18, 19, 20
 — спиральная 18
 — тяжевая 18
 — эточечная 18
 Третичный слой вторичной оболочки 274, 275
 Трубка ситовидная 9
 Трубчатые выросты 35
 Тяж древесной паренхимы 24, 76

 Углекислота 220
 Углекислый кальций 100
 Удельный вес вещества клеточных оболочек 276—279
 Удельный объем сосудов 115
 Узелковая поперечная стенка тяжевой или лучевой древесной паренхимы 24
 Укрепление древесины 40
 Условный объемный вес 278
 Усупка 279, 280, 284, 285
 Утолщение (или толщина) стенок клеток лучей 99, 100
 Утолщения вторичные 8
 — зубчатые 64, 65
 — каллитроидные 14, 57, 63
 — кольчатые 7
 — спиральные 7, 8, 57, 63, 87, 88, 268, 275
 — — вторичные (или третичные) 14

 Фанера 291
 Фибрилла 13, 273—275
 Физетин 239
 Физические свойства древесины 271—280
 Фиксация живой древесины 38, 41
 Фикусное распределение паренхимы 25, 146

 Филлоид 167
 Флороглюцин 213, 224
 Флоэма 9
 — внутренняя 9
 — первичная 8, 9
 Форма лучей 84
 Формалин 38
 Фоссилии 143, 146, 149

 Хроматиновые тельца 213
 Хлор-цинк-йод 274, 282
 Хлорная вода 273
 Хлорное железо 219, 224, 240
 Хлорофилл 219
 Ход камедный 36
 — — вертикальный 80
 — — горизонтальный 85
 — — — нормальный 80
 — — — патологический 80
 — межклетный 36
 — смоляной 36, 55, 56, 61
 — — вертикальный 55, 61
 — — горизонтальный 55, 61
 — — нормальный 55, 61
 — — травматический 55, 61, 230

 Цвет древесины 288, 291
 Целлоидин 40, 43
 Целлюлоза 40, 274, 276, 282, 294, 295
 Цепочка просветов 21
 Цистолит 100

 Членик (или элемент) сосуда 18, 19, 20, 101

 Ширина годичного кольца (или слоя) 52, 70, 71, 256—263
 — кольца просветов 69
 — (рядность) лучей 81—83, 117, 118, 125, 136
 Шлиф, приготовление 43
 Штриховатость (оболочки волокон) 13, 57, 63, 273

 Щели листовые 165

 Эпи-конденсатор 43
 Эпителий 36, 56, 61
 Этикетка на препаратах 45
 Эфир 224
 Эфир-алкоголь 40

 Явления гистерезиса 280
 — поверхностного натяжения 285
 Ядро (нормальное) 10, 11, 52, 61, 239—241, 286
 — ложное 11, 240, 247, 286
 Ядрообразование 76, 239—241
 Ярусность (элементов древесины) 85, 86, 204

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

- Абрикос 238, 292
 Агатис 178
 Айлант 217, 218
 Акация 232
 — белая 218, 239, 248
 Алыча 238
 Араукариевые 14, 58, 59, 62, 65, 143,
 176—184, 190
 Астрагал трагантовый 232
- Бакаут 39
 Бамбук 8
 Барагванатиевые 168
 Барбарисовые 71
 Белолистка 248
 Беннеттитовые 52, 105, 146, 172—174,
 180, 190, 193—195
 Береза 107, 108, 123, 140, 218, 233, 238,
 282
 — карельская 290
 — северная 260, 263
 Березовые 145, 156
 Бигнониевые 71
 Бобовые 18, 39, 71, 77, 85, 149, 153, 157,
 204, 232
 Бромелиевые 232
 Бруссонения 52
 Бузина 233
 — черная 218
 Бук 10, 11, 41, 72, 107, 110, 216, 217,
 224, 242, 247, 248, 250, 260, 263, 264,
 289, 290, 292
 — восточный 25, 26, 30, 100, 108, 233,
 238, 248, 251—253
 — европейский 232
 Буковые 156
 Букоцветные 80, 202
- Вольвичия 175, 187—189
 Вербеновые 71
 Вересковые 157
 Виноградовые 276
 Вязиная древесинная 226
 — магалеиская 238
 Водоросли 165, 167
 Вяз 14
- Гинкговые 52, 105, 145—147, 173, 186,
 190, 193, 194
 Гледичия 39
 Глоговина 238
 Гнетовые 52, 189, 190
- Гнетум 175, 187—189
 Голосеменные 53, 105, 145—148, 152, 170,
 171, 178, 186, 189, 211, 263
 Граб 79, 156, 233
 — кавказский 32
 — настоящий 156
 Груша 10, 126, 136, 288, 291, 292
 — иволистная 31
- Дакридиум 148
 Двудольные 8, 15, 18—20, 34, 52, 76, 80,
 85, 89—91, 93, 94, 99, 105—108, 111,
 112, 116, 117, 148, 151, 152, 164, 167,
 173, 184, 189, 191—195, 197—202, 206,
 209, 211, 216, 230, 231, 263
 Дистегокарпус 156
 Дуб 10, 14, 18, 19, 23, 71, 83, 85, 145,
 156, 220, 234, 240, 245, 248, 261, 264,
 265, 279, 286—289, 291, 292
 — восточный 26
 — нагорный 261, 262, 267
 — понтийский 34
 — солонцовый 262, 267
- Ель 27, 53, 56, 61, 65, 230, 233, 284, 286
 — кавказская 236, 237
 — Шренка 30
- Железное дерево 35, 53, 101
 Жостер 238
- Злаки 8
- Ива 10, 25, 39, 41, 73, 78, 156, 220, 224
 Ивовые 136
 Ильм 10, 79, 156, 234, 238, 250
 — араксинский 23
 Ильмовые 19, 71, 136, 157, 288
 Ишжир 26, 149, 198, 212, 281
 Ироко 39
- Казуарина 83
 Кактусовые 191
 Карагач 288, 291, 292
 Каркас 156
 Картофель 253
 Каштан 10, 71, 117, 234, 248, 288, 291,
 292
 — конский 220, 223
 Кизил 10, 33, 34, 234, 238, 256
 Кипарис 27
 — вечнозеленый 30

- Кипарисовые 184
 Клен 10, 18, 76, 77, 107, 117, 135, 233, 290, 292
 — величественный 265
 — грузинский 26
 — остролистный 135
 — полевой 135
 Кленовые 156
 Клинолистник 145
 Клинолистниковые 163, 165, 169
 Кордаитовые 52, 62, 105, 146, 147, 173, 176—183, 190, 193, 194
 Косточковые 226
 Красное дерево 290

 Лавр благородный 32
 Лавровые 80
 Лепидодендровые 168
 Лепидодендрон 167
 Лещина 218, 233
 Лещинные 145, 157
 Лианы 8, 83, 85, 188, 276
 Ликопсиды 163
 Лиственница 61, 230, 273, 274, 279
 Лиственные 12, 52, 54, 57, 60, 67, 68, 107, 148, 230, 233, 244, 248, 258, 259, 262, 283, 286, 287
 Лох 156
 Лук 100

 Магнолия 208, 209, 217
 Маклюра 52
 Маслинные 156, 157
 Миндальные 232
 Можжевельник 14
 Моховидные 164, 165, 167

 Ногоплодниковые 178

 Оболочкосеменные 14, 175, 187—189
 Однодольные 8, 52, 165
 Ольха 10, 21, 218, 232, 233, 265, 273, 290, 292
 Орех 72, 292
 — грецкий 218, 220, 280, 288, 289
 — европейский 289
 — кавказский 291
 — медвежий 290—292
 — серый 288
 Орляк 174, 189
 Осина 265, 266

 Павлония 280
 Падуб 14, 21
 Пальмы 8
 Папоротники 52, 163—165, 167, 170, 171, 174, 180
 — древовидные 145, 167
 — ископаемые 52
 — примитивные 163
 — семенные 52, 146, 171
 Папоротниковидные 169
 Пасленовые 71
 Первопапоротник 169, 172, 173
 Пихта 10, 233, 267, 284, 286
 — кавказская 236, 237

 Платан 79, 217, 235, 256, 289
 Плаун 163
 Плауновидные 145, 163—165, 167, 168
 Плауновые 52, 167
 Подокарпус 148
 Подсолнух 8
 Покрытосеменные 115, 145, 160, 164, 166, 175, 178, 179, 191, 194—196, 204, 206, 207, 210, 249
 Помидор 8
 Псевдотсуга 286
 Псилитовые 165, 169
 Псилофитовые 157, 163—167, 169, 172, 174

 Риния 166

 Саговники 145, 146
 Саговниковые 195
 Самшит 39, 77, 111, 140, 143, 256, 288, 292
 Сассапариль 8
 Свидина 10, 238
 Секвоедендрон 24, 241
 Селагинелла 175, 189, 197
 Скумпия 239, 241
 Сосна 10, 27, 53, 56, 57, 61, 65, 107, 108, 145, 153, 213, 214, 217, 220, 230, 231, 234, 240, 257, 258, 264, 265, 273, 274, 279, 280, 282, 284, 286, 295
 — крымская 30
 — крючковатая 14
 — эльдарская 177
 Сосновые 56, 175, 178, 179, 182, 184, 185

 Таксодиевые 179
 Тектона 107
 Тисс 53, 57, 67, 234
 Тиссовые 181
 Тмезосиды 163
 Тополь 25, 27, 39, 41, 68, 73, 78, 107, 123, 156, 240, 256, 259, 260, 263
 Трава 8
 Тутовые 157
 Туя алжирская 292
 — гигантская 30, 181
 Тыква 8
 Тюльпанное дерево 217, 259, 260

 Фасоль 8
 Фисташник 11, 39, 77, 224, 238—241, 248

 Хвойные 12, 14, 15, 18, 19, 24, 27, 41, 42, 52—62, 65, 67, 99, 105, 107, 108, 116, 142—145, 156, 164, 167, 173, 175, 177—186, 190, 193, 195, 202, 207, 230, 233, 236, 237, 240, 248, 249, 258, 263, 265, 274, 275, 283, 284, 286
 Хвощ 167, 169
 Хвоцевые 52
 Хлопчатник 8
 Хмелеграб 10
 Хурма 235, 288, 290
 — кавказская 35

Цикадовые 58, 62, 105, 167, 171—174,
178, 180, 193, 201

Черемуха 117

Черешня 117, 232

Черника кавказская 31

Черное дерево 240

Чинар 235

Шелковица 198, 212, 292

Эвкалипт 106—109, 256, 264, 288

Эфедра 187—190

Яблоня 136, 221, 233

Явор 135, 289—292

Ясень 11, 19, 22, 108, 123, 156, 209,
218, 259, 288, 290—292

— европейский 240

— кавказский 240

— маньчжурский 29

— обыкновенный 28

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

- Abies** 59, 61, 64, 65, 185
 — *alba* 59
 — *cephalonica* 237
 — *cilicica* 237
Abietoideae 66
Acanthaceae 73, 82, 87, 92
Acer ibericum 26
 — *velutinum* 265
Aceraceae 73, 87, 99, 228
Actinidiaceae 82, 87, 91, 94
Actinostrobus 14, 57
Aegiphila 71
Aextoxicaceae 88
Agathis 62, 146, 184
 — *australis* 179
Akaniaceae 82, 92, 94, 99, 227
Alangiaceae 73, 94
Aldrovanda 191
Aleurites mollucana 47, 48
Alnus incana 265
 — *subcordata* 21
Amarantaceae 81, 86
Amborella 191
Amborellaceae 191, 193, 206
Amygdalaceae 79, 224, 226, 232
Anacardiaceae 69, 85, 87, 88, 92, 94, 99, 227
Andromedeae 229
Angiopteris 170
Angiospermae 19, 187, 190, 193—195
Annonaceae 69, 71, 82, 85—88, 91, 99, 149, 228
Apocynaceae 73, 80, 82, 85, 87, 89, 91, 92, 94, 99, 228
Aquifoliaceae 69, 82, 87, 88, 91, 93, 94
Araliaceae 69, 71, 82, 85, 87, 88, 92, 94, 99, 227
Araucaria 61, 62, 65, 146, 179, 184
 — *excelsa* 178
Araucariaceae 53, 55, 62, 65, 66, 105, 146, 178, 180, 181
Araucarites delafoudii 176
Araucaryoxyla 185
Araucaryoxylon 176, 177, 180, 181, 183
Aristolochiaceae 69, 82, 85, 87, 88, 92
Arocynaceae 90
Artisia 177
Asclepiadaceae 69, 71, 81, 82, 86, 90
Asteroxylon 163, 166, 167
 — *elberfeldense* 166
Balanopsidaceae 99, 228
Baphia 149
Baragwanathiales 168
Belliolum 191
Berberidaceae 69, 71, 82, 86, 87, 92, 94, 99, 228
Berberis 71
Betula 89, 115
Betulaceae 73, 80, 82, 88, 91, 94, 228
Bignoniaceae 69, 82, 86, 87, 92
Bombacaceae 80, 82, 86, 227
Bonnetiaceae 91
Boraginaceae 69, 71, 72, 80, 86, 87, 92, 93
Bothrodendron 168, 169
Botrychium 170, 175, 190
Botryopteris 169
Brexia 146
Brunelliaceae 82, 88, 92, 94
Bryopsida 164, 167
Bubbia 192
Burseraceae 80, 82, 85, 86, 92, 99, 227
Buxaceae 81, 82, 86—88, 91—94, 99, 228

Cactaceae 73, 82, 85, 88, 92, 191
Caesalpiniaceae 69, 72, 80, 81, 86, 87, 92, 229
Calamites 193
Calamopityaceae 173
Calloxyton 173
Callitris 14, 57, 59
 — *macleyana* 57
Calycanthaceae 69, 71, 72, 87
Calycanthus 71
Calycophyllum spuceanum 215
Campanulaceae 82, 92
Canellaceae 82, 85, 88, 91, 94
Capaifera 80
Capparidaceae 81, 82, 86, 87, 90—92, 99, 228
Caprifoliaceae 69, 87, 88, 91—94, 99, 145, 227
Carpinus caucasica 32
Carya alba 108
Caryocaraceae 82, 92, 94, 99, 227
Castanea javanica 106
 — *sativa* 106
Castanopsis 71
Casuarinaceae 82, 91, 94, 99, 228
Catalpa 71, 230
Cedrela tonna var. *australis* 106

- Cedrus* 55, 59, 61, 62, 65
— *deodara* 237
Celastraceae 69, 73, 82, 87, 89, 91—94,
99, 101, 149, 228
Celastrus 101, 149
Celtis 71
Cephalotaxaceae 105, 180, 184
Cephalotaxus 57, 65
— *drupacea* 53
Cercidiphyllaceae 87, 91, 94
Cercis 71
Cesuarinaceae 87
Chamaecyparis 181
— *nootkatensis* 64
Chenopodiaceae 73, 81, 86, 87, 94
Chilopsis 71
Chlamydosperminae 147, 175, 187, 189,
190
Chloranthaceae 82, 88, 91, 92, 94, 191,
193, 206
Chlorophora excelsa 39
Chrysobalanaceae 82, 91, 99
Chrysobalanoideae 229
Cistaceae 73, 87, 91
Citaxylon 71
Cladoxylon 169
Clethraceae 87, 88, 91, 94
Cnecoraceae 69, 72, 86
Cochlospermaceae 85, 86, 99, 227
Coenoxylon 173
Columelliaceae 82
Colutea 39
Combretaceae 69, 80, 81, 90, 92
Combretum 81
Compositae 69, 82, 85—87, 91—94, 99,
228
Coniferales 19, 146, 147, 176, 181, 186,
230
Connaraceae 73, 80—82, 87, 92
Connarus 80
Cordiaoxylon 176
Cordaites 173
Coriariaceae 69, 82, 86
Cornaceae 73, 87, 88, 91—94, 99, 148,
227
Corylaceae 73, 80, 87, 94
Coryleae 229
Corynocarpaceae 86, 87
Cornus 148, 149
— *mas* 33, 34
Cotoneaster 137
Crossosomataceae 69, 91
Crotonoideae 69
Cruciferae 90
Crypteroniaceae 85, 90, 91, 99, 228
Cryptocarya 80
Cucurbitaceae 100
Canoniacaceae 73, 88, 91, 92, 94, 99, 227
Cupressaceae 24, 53, 55, 59, 61, 64—66,
105, 180, 181
Cupressus 59
— *lusitanica* 53
— *macrocarpa* 60
— *sempervirens* 30
Cuscutaceae 191
Cycadaceae 201
Cycadales 171
Cycadeoidea dartoni 172
— *gensseyana* 172
— *mucromela* 172
— *painei* 172
Cycadeoidea wielandii 172
Cycadofilicales 171, 173
Cycadophita 146
Cycas 172, 179
— *media* 172
Cyrillaceae 82, 88, 91, 94
Dacrydium 59, 65, 156, 178, 184
Dadoxyla 176, 177, 183, 185
Dadoxylon 176, 180, 183
— *chaneyi* 176
Daedalea quercina Pers. 245
Dalea 71
Daniella 80
Daphne 137
Daphniphyllaceae 91, 94
Datisceae 86, 92, 99, 227
Detarium 80
Dicotyledones 105, 157, 189
Dilleniaceae 69, 81, 82, 85, 88, 91, 94,
100
Dioon 172
— *edule* 171
— *spinulosum* 105, 171
Diospyros ebenum 240
— *lotus* 35
Diploxylon 65
Dipterocarpaceae 80, 85, 90, 91, 99, 150,
227
Distegocarpus 156
Drimys 191, 192
Ebenaceae 73, 82, 86, 91, 99, 228
Ehretia 71
Elaeagnaceae 69, 80, 86, 87, 91, 93, 227
Elaeocarpaceae 73, 80, 82, 86—88, 92, 94,
99, 227
Empetraceae 73, 94
Epacridaceae 82, 87, 91—94, 99, 228
Eperua 80
Ephedra 21, 186, 188
— *monostachya* 187
— *trifurca* 188
Ephedrales 147, 187
Ephedrinae 189
Equisetum 169
Equus 160
Ericaceae 69, 72, 82, 87, 88, 91—94, 148,
228
Erythroxylaceae 91, 94
Escalloniaceae 73, 87, 88, 91, 94, 149
Eucalyptus dalyrpleana 106
— *deglupta* 106
— *gigantea* 106, 107
— *grandis* 106
— *paniciflora* 106
— *regnans* 106, 109, 264
Eucarpinus 156
Eucephalartos 172
Eucommia ulmoides 74

- Eucommiaceae 73, 87, 91, 93
 Eucryphiaceae 73, 87, 88, 91, 94, 99, 227
 Euphorbiaceae 69, 80, 82, 85, 87, 88, 90—92, 94, 228
 Eupomatiaceae 92, 94
 Eurya 148
 Evonymus 101
 Exospermum 191

 Fagaceae 69, 72, 73, 80, 82, 87, 88, 91, 92, 94, 99, 227
 Fagraea 229
 Fagus orientalis 25, 26, 30, 251—253
 — silvatica L. 106
 Fasminum 137
 Fevillea 100
 Ficus 25, 76, 149, 203, 204, 209
 — carica 26, 149
 — luarifolia 149
 — mnonophylla 149
 Filicinae 171
 Fitzroya 60
 Flacourtiaceae 82, 87, 88, 92, 94
 Fomes ignarius Fr. 242, 248
 Fontanesia 156
 Fouquieriaceae 69, 82, 88, 94
 Fraxineae 156
 Fraxinus 156, 207, 230
 — excelsior L. 22, 28, 106
 — manshurica 29
 — sogdiana 156
 Fremontia 71
 Fusarium 249

 Galegeae 229
 Garryaceae 82, 87, 91, 93, 94
 Gemmata 135
 Geraniaceae 69, 87, 92, 94
 Gesneriaceae 86, 92
 Ginkgo 186
 — biloba 105, 147, 187
 Ginkgoales 146, 186
 Gleditsia 71
 Gnetaceae 189
 Gnetales 146, 147, 187
 Gnetum 187, 189
 — africanum 188
 — gulmon 188
 — mollucense 188
 — paniculatum 188
 Gonystylaceae 99, 228
 Goodeniaceae 99, 228
 Gortia 71
 Goupiaceae 91, 94
 Grabowskia 71
 Gregiaceae 82, 100
 Greuia 148
 Grossulariaceae 69, 82, 88, 92, 94
 Grossweilerodendron 80
 Guaiacum officinale 39
 Guttiferae 82, 91, 92, 229
 Gymnacranthera Farquhariana Warb. 230
 Gymnospermae 189

 Hamamelidaceae 80, 82, 85, 87, 88, 91, 93, 94, 99, 148, 227
 Hamamelis 150
 Helminthostachys 170, 175, 190
 Hernandiaceae 85, 92, 94, 99, 227
 Heterangium 171
 Himantandraceae 87, 94
 Hippocastanaceae 82, 86, 87, 91, 94, 99, 228
 Hippocrateaceae 72, 81, 82, 91, 92, 99, 228
 Homoxylon rajmahalense 194
 — ugamicum 194, 200, 201, 203
 — uralense 194
 Horneophyton 166
 Humiricaceae 82, 91, 94
 Hydrangeaceae 69, 82, 87, 88, 92—94
 Hydrophyllaceae 73
 Hypericaceae 81, 82, 85, 87, 88, 91, 92, 94

 Icacinaceae 81, 82, 87, 89, 91, 94, 229
 Ilex aquifolium 14, 21
 Isoetes 168

 Juglandaceae 69, 87, 92, 94, 99, 227
 Juglans 84
 Julianiaceae 85, 92, 99, 227
 Juniperus 57
 — procera 53
 — virginiana 54

 Keteleeria 55, 61, 64, 65, 185
 Kingiodendron 80
 Krugiodendron ferrogineum 291

 Labiatae 73, 82, 87, 92, 94
 Lacistemaceae 89, 92, 94
 Lacythidaceae 92
 Lagrostea 100
 Lardizabalaceae 86, 87, 91, 92, 94
 Larix 53, 54, 57, 59, 62, 65, 185
 — decidua 285
 — laricina 54
 — occidentalis 59
 Lauraceae 69, 82, 85, 86, 92, 99, 227
 Laurus nobilis 32
 Lebachia 178
 Lecythidiaceae 80, 82, 87, 91, 94, 99, 227
 Leguminosae 82, 90
 Leitneria 71
 Leitneriaceae 71, 72, 82, 87, 89
 Lepidocarpus 168
 Lepidodendrales 167
 Lepidodendron 193
 Leptofilices 170
 Libocedrus 60
 Linaceae 87, 91, 92, 94
 Liquidambar 150
 Lissocarpaceae 89
 Lithocarpus 71
 — perclusa Mgt. 106
 Loasaceae 82, 89
 Lobeliaceae 82
 Loganiaceae 73, 82, 87, 90, 94, 72, 81, 85, 92, 229
 Lonicera 148
 Loranaceae 86, 87, 91

- Lyaraceae 94
 Lycium 71
 Lycopodium 168
 Lycopsidea 169, 174, 175
 Lyginopteris 171
 Lythraceae 69, 82, 90, 92, 99, 227

 Macrozamia 172
 Magnoliaceae 85, 87, 89, 92, 94, 99, 227
 Magnoliales 206
 Malaceae 148, 154
 Malpighiaceae 69, 87, 89, 90, 92
 Malus silvestris 133
 Malvaceae 69, 80, 82, 86, 87, 92, 99, 277, 228
 Malvales 27, 85
 Marcgraviaceae 82, 92—94, 100
 Marquesia 80
 Marratiinae 170
 Mastixia 80
 Medullosa 171
 Medullosaceae 171
 Melastomaceae 72, 81, 82, 90—92
 Meliaceae 69, 80, 82, 86, 87, 92, 99, 228
 Melianthaceae 86, 92, 94
 Memecylon 72
 Menispermaceae 81, 91
 Mesoxylon 173
 Mespilus 148
 Mimosaceae 73, 80, 86, 87, 92, 99, 228
 Monimiaceae 82, 85, 87, 89, 91, 92, 94, 99, 227
 Monotes 80
 Moraceae 69, 72, 82, 85—87, 91, 92, 99, 227
 Moringaceae 80, 86, 99, 228
 Mouriria 72
 Myoporaceae 86, 99, 228
 Myoschilus 71
 Myricaceae 73, 89, 91, 94, 99
 Myristicaceae 82, 85, 89, 92, 94, 99, 227
 Myrothamnaceae 94
 Myrsinaceae 73, 82, 86, 87, 92, 94
 Myrtaceae 72, 80, 85, 87, 90—92, 94, 229

 Nyctaginaceae 81, 82, 86, 100
 Nyssaceae 89, 91, 93, 94, 99, 228

 Ochneaceae 90, 92, 94, 99, 228
 Octoknemataceae 91, 94
 Olacaceae 82, 86, 91, 92, 94, 99, 227
 Oleaceae 69, 72, 88, 90—94, 99, 227
 Oliniaceae 90, 92, 99, 228
 Onagraceae 81, 90, 92
 Ophioglossinae 169, 170
 Ophioglossum 170
 Opiliaceae 91, 99, 100, 115, 228
 Ornus 156
 Oxalidaceae 88, 92
 Oxystigma 80

 Papaveraceae 73, 82, 88, 92
 Papilionaceae 69, 72, 80, 81, 86, 88, 92, 229

 Paratineria goianensis 278
 Parrotia 148
 — persica 35, 53, 101
 Passiflora 101
 Passifloraceae 73, 91, 92, 94, 101
 Peniophora gigantea 244
 Pentaphyllaceae 88, 91, 94
 Pentoxyleae 185
 Phyllocladus 65, 146
 Phylloglossum 168
 Phyllosperminae 146, 171
 Phytolaccaceae 81, 88, 92, 100
 Picea 57, 61, 62, 65, 185, 237
 — abies 215, 285
 Picea morinda 237
 — rubra 54
 — schrenkiana 30
 — sitchensis 54
 Pinaceae 55, 58, 59, 61, 62, 64, 105, 179—181, 230
 Pineae 180, 181
 Pinus 59, 65, 66, 184, 185
 — albicaulis 264
 — contorta 54
 — eldarica 177, 178
 — hamata 14
 — kochiana 177
 — nigra var. calabrica 285
 — ponderosa 54
 — radiata 108, 274, 275
 — resinosa 58, 179
 — sylvestris 58, 215, 258, 285
 — sitchensis 54
 — stankewiczii 30
 — strobus 177, 179, 215, 237, 264
 Piperaceae 82, 85, 86, 92, 94
 Piratiniera 77, 291
 — quianensis 277
 Pyrus cammunis 136
 — salicifolia 31
 — syriaca 202
 Pistacia mutica 224, 230
 Pittosporaceae 88, 92, 99, 228
 Pitys 173, 174
 Platanaceae 82, 89, 94, 99, 227
 Plumbaginaceae 81, 92
 Podocarpaceae 24, 53, 55, 59, 65, 66, 105, 178, 180, 181, 184
 Podocarpus 55, 59, 61, 65, 146, 156, 181, 190
 — amarus 190
 — blumei 156
 — dacrydioides 53
 — gracilior 59
 — spicatus 54, 156
 Polygalaceae 72, 81, 88, 91, 99, 228
 Polygonaceae 69, 82, 86, 88, 90, 92
 Polyporus dryophillus 247
 Pongamia 149
 Populus gracilis 27
 — tremuloides 106
 Poria vaporaria 250
 Porotylon 173
 Prioria 80
 Proteaceae 69, 80, 82, 88, 91, 93, 94, 99, 228

«Protoaraucaryoxylon» 180, 181, 183

Pseudolarix 57, 61, 64

Pseudosporochnus 166

Pseudotsuga 57, 61, 65, 185

— taxifolia 285

Pseudowintera 191, 192

Psilophyton 166

Psilopsida 165

Psilotum 169, 200

Pteridium 170, 175

Pteridospermae 146

Pteridosperminae 146

Pterocarpus 149

Pteropsida 163, 165, 169

Pterygopodium 80

Punicaceae 90, 92

Randia 148

Ranunculaceae 69, 82, 86, 88, 91, 94

Rhamnaceae 69, 72, 82, 86, 88, 92, 94,
99, 150, 228

Rhamnus 24, 72

— colchica 24

Rhizophoraceae 82, 89, 91, 92, 99, 227

Rhododendron 148

Rhyncanthera 72

Rhynia gwynne-vaughanii 165

— major 165

Rhyniaceae 165

Rosaceae s. l. 69, 72, 79, 80, 82, 85, 88,
92, 93, 99, 229

Rubiaceae 69, 82, 83, 85, 88—92, 94, 99,
100, 228

Rutaceae 69, 72, 80, 81, 85, 86, 88, 92,
99, 100, 228

Quercetum Fontinale 261

— salinum 261

Quercus 230

— agrifolia 220

— castanaefolia 286

— longipes 286

— macranthera 26

— pontica 34, 286

— robur 106, 108

Quercus sundaica 227

Quiinaceae 91

Sabiaceae 82, 91, 92, 94, 99

Salicaceae 83, 99, 227, 228

Salvadoraceae 81, 86

Santalaceae 69, 71, 82, 88, 89, 207

Santalales 189

Sapindaceae 69, 80, 83, 85, 86, 88, 92,
99, 228

Sapotaceae 72, 73, 88, 92, 94, 99, 227

Sarcandra 191

Saurauiceae 85, 88, 89, 91, 94

Schisandraceae 85, 91, 94

Schisopoolium davidii 167

Sciadopityaceae 105, 180

Sciadopitys 65, 66

Scrophulariaceae 73, 82, 92, 93, 99, 227

Scyttopetalaceae 95

Seiadopitus 146

Selaginella 168

— arisonica 168

— rupicola 168

Sequoia 55, 64

— sempervirens 59, 60

Sequoiadendron 64

Sigillaria 168, 193

Simarouba 80

Simaroubaceae 69, 80, 82, 83, 86, 88, 92

Sindora 80

Solanaceae 69, 72, 83, 85, 88, 91, 92

Sonneratiaceae 90, 92, 99, 227

Sphenophyllum 169, 193

Sphenopsida 163, 169, 174, 193

Stachyosperminae 146, 173

Stachyuraceae 88, 91, 93, 95

Stangeria 172

Staphylariaceae 73

Staphyleaceae 82, 88, 89, 91, 92, 95

Sterculiaceae 69, 71, 80, 82, 86, 88, 229

Strychnos 81

Styracaceae 73, 83, 89, 95, 99, 228

Symplocaceae 88, 89, 91, 93, 95

Symplocos 148

Swietenia macrophylla 290

Taiwania 65

Tamaricaceae 69, 82, 86, 99, 228

Taxaceae 55, 180, 181

Taxodiaceae 24, 55, 57—59, 62, 65, 180,
181

Taxodidae 105

Taxodium 59, 65

Taxus L. 53, 57, 65, 67, 181

Tectona grandis L. 106, 107

Telephragmoxylon 180

Tetracentraceae 91, 191, 192, 206

Tetracentron 191, 192

— sinense 192

Tetraclinis articulata 53, 292

Tetrameristaceae 100

Theaceae 73, 82, 83, 88, 89, 91, 95, 99,
227

Theophrastaceae 82

Thuja 65

— gigantea 30

— plicata 54

Thujopsis 60

Thymelaeaceae 72, 73, 81, 82, 85, 86, 88,
90, 91, 99, 228

Tiliaceae 73, 82, 86, 88, 89, 229

Tiliales 27

Tmesipteris 169

Tmesopsida 169, 174

Torreya 57

Tremandraceae 88, 93, 95

Trigoniaceae 91, 92

Trochodendraceae 82, 91, 191, 193, 206

Trochodendron 191, 192

— aralioides 203

Tsuga 65

Turneraceae 88, 91, 95

Ulmaceae 69, 72, 82, 85, 86, 88, 99, 227

Ulmus 23, 71

-
- *araxina* 23
— *campestris* 106
Umbelliferae 85
Urticaceae 82, 86, 92, 99, 100, 227
Vacciniaceae 82, 88, 89, 91—93, 95
Vaccinium arctostaphylos 31, 137, 148
Valerianaceae 95
Verbenaceae 69, 81, 82, 86, 88, 92, 95, 229
Viburnum 148
Violaceae 73, 82, 88, 89, 92, 95
Vitaceae 69, 80, 82, 86, 89, 92, 99, 100, 227
Vitex 71
Vochysiaceae 80—82, 90, 92, 227
Voltziaceae 178, 185
Welwitschia 187
Welwitschiales 147, 187
Winteraceae 82, 85, 91, 191—193, 206
Xenoxylon latiporosum 58
Xylopia 149
Zamia 172
Zelcova 72
Zygogynum 191
Zygophyllaceae 72, 73, 83, 86, 91, 92, 99, 192, 228
-

О Г Л А В Л Е Н И Е

Предисловие	Стр. 3
Часть первая	
Общие указания	
Глава первая. Терминология	7
Введение (7). Стебель голосеменных и или двудольных. (7). Основные макроскопические признаки древесины (10). Клеточная оболочка элементов древесины, ее утолщения и поры (12). Трахеальные элементы (трахеиды, сосуды и волокна) (18). Паренхима (древесная паренхима, лучи и обкладки межклетных ходов) (24).	
Глава вторая. Техника изготовления препаратов	37
Введение (37). Подготовка материала (37). Приготовление срезов и мацерирование древесины (41). Приготовление и хранение препаратов (44).	
Глава третья. Схема описания анатомического строения древесины . .	46
Введение (46). Схема описания древесины хвойных пород (53). Образец описания древесины хвойных пород (67). Схема описания древесины лиственных пород (68). Образец описания древесины лиственных пород (101).	
Глава четвертая. Измерение анатомических элементов древесины . .	104
Введение (104). Размеры и количество волокон в древесине и методы их измерения (105). Размеры и количество сосудов в древесине и методы их измерения (111). Размеры и количество паренхимы в древесине и методы ее измерения (116). Определение удельного объема слагающих древесину тканей (119). Стандартные обозначения размеров и количества элементов древесины (124).	
Глава пятая. Методика анатомического изображения	127
Введение (127). Анатомический рисунок (127). Микрофотографирование (131)	
Часть вторая	
Специальная методика анатомического исследования древесины	
Глава шестая. Определение древесин	135
Определение современных древесин (135). Определение ископаемых древесин (145).	
Глава седьмая. Исследование древесины для целей систематики и филогении	155
Систематическое значение признаков строения древесины (155). Некоторые закономерности эволюции растений (157). Принципы организации оси высших растений (162). Структурная эволюция ксилемы и древесины низших групп теломофитов (165). Структурная эволюция древесины	

хвойных, гинкговых и оболочкосеменных (176). Структурная эволюция древесины двудольных (190).	
Глава восьмая. Исследование жизненности и патологии древесины .	211
Жизненность трахеальных элементов (211). Жизненность паренхимных элементов (215). Раневая реакция и образование тилл (223). Возникновение спелой древесины и ядра (233). Реакция живой древесины на проникновение в нее гриба (241). Разрушение грибом мертвой древесины (249).	
Глава девятая. Исследование древесины для целей экологии и лесоводства	255
Связь между внешними условиями и шириной годичного кольца (255). Зависимость между шириной годичного кольца и объемом водопроводящих тканей в древесине (258). Влияние факторов внешней среды на общую характеристику древесины (263). Влияние специфических условий местобитания древесных растений на строение древесины (267).	
Глава десятая. Исследование древесины для технических целей . . .	271
Понятие о технических свойствах древесины (271). Строение клеточной оболочки (272). Связь строения древесины с ее физическими свойствами (276). Связь строения древесины с ее механическими свойствами (280). Связь строения древесины с продвижением в ней жидкостей (283). Связь строения древесины с ее декоративными свойствами (287). Исследование древесины, видоизмененной технологическими воздействиями (293). Анатомический анализ в бумажной и гидролизной промышленности (294). Перспективы анатомического контроля в технологии древесины (295).	
Литература	298
П р и л о ж е н и я	
Словарь основных терминов анатомии древесины на русском, английском, немецком и французском языках	311
Именной указатель	318
Предметный указатель	321
Алфавитный указатель русских названий растений	327
Алфавитный указатель латинских названий растений	330