

В. А. ПАЛАНДЖЯН

О количественном изменении крахмала в древесине у ряда древесных пород в условиях Еревана

Преобразования пластических веществ представляют собой важнейший биохимический процесс приспособления растительного организма к окружающей среде, обуславливающий стойкость многолетних растений к неблагоприятным условиям среды.

Вопросами сезонного превращения запасных веществ у древесных растений интересовались многие авторы с давних времен. Еще в тридцатых годах прошлого столетия в работах лесоведа Гартига (Th. Hartig, 1835), находим данные о процессе отложения и дальнейшем изменении крахмала в стволах деревьев. Этот автор подробными наблюдениями установил, что клетки древесной паренхимы и сердцевинных лучей зимою наполнены крахмалом — «крахмальной мукой». Интенсивный расход последнего начинается весной, в период бурного роста. Летом и осенью все клетки вновь наполняются крахмалом. Несколько позже Санио (Sanio, 1857) в древесине вместе с крахмалом обнаружил и капельки масла. Фишер и Бородин показали, что зимою в ветках березы почти совсем не образуется крахмал. Взамен крахмала в клетках ветвей накапливается масло. Крахмал обнаруживается лишь в тех случаях, когда веточку переносят в теплую комнату. Аналогичное явление наблюдается и в естественных условиях при потеплении погоды. Исходя из полученных данных, эти авторы приходят к правильному выводу о том, что крахмал зимою в ветках березы находится в превращенной форме.

Этот вывод в дальнейшем подтверждает Руссов (Russow, 1883). Он показывает, что у однолетних веток, также как у шестидесятилетних стволов, перед появлением крахмала наблюдается постепенное изменение капелек масла и вслед за этим появляется крахмал.

В 1884 г. Баранецкий на основании собственных данных приходит к выводу, что зимой у многих деревьев в качестве запасных веществ накапливается масло, которое обнаруживается как во флоэме, так и в ксилеме. Он установил, что имеются породы, в запасающих тканях которых, наряду с маслом, обнаруживается и крахмал. При этом масло всегда было обнаружено в паренхиме коры, а крахмал — в первичной древесине и сердцевинных лучах.

Камбий, в отличие от этих тканей, был богат маслом, но не содержал крахмала. Этот автор вместе с тем описывает породы, у которых масло совершенно отсутствует.

В том же году Гребницкий более подробно выяснил общую динамику крахмала. Он обнаружил, что к концу ассимиляционного периода деревь-

ев в тканях побегов накапливается в большом количестве крахмал. В дальнейшем количество крахмала постепенно уменьшается, достигая минимума зимой. С наступлением весны крахмал появляется вновь. Наряду с этим Гребницкий, так же как Баранецкий, замечал появление капелек масла после исчезновения крахмала.

Общая картина превращения запасных веществ у древесных растений была представлена в классической работе Фишера (A. Fischer, 1890). По наблюдениям этого автора в течение года в стволах древесных пород умеренных широт обнаруживается периодическое накопление и исчезновение крахмала.

Этот автор для «масляных пород» различает 8 фаз динамики крахмала для климатических условий средней Германии: 1. Максимум крахмала — с осеннего опадения листвы до конца октября или начала ноября. 2. Растворение крахмала — конец октября или начало ноября. 3. Минимум крахмала — декабрь, январь, февраль. 4. Регенерация крахмала — с начала марта до начала апреля. 5. Максимум крахмала — апрель. 6. Растворение крахмала — начало мая. 7. Минимум крахмала — с середины и до конца мая. 8. Накопление крахмала — с конца мая до опадения листвы. У «крахмалистых пород», по данным Фишера, превращение крахмала значительно замедляется и при этом от осеннего максимума до начала мая крахмал почти не подвергается изменениям («зимний крахмальный максимум»).

Последующими наблюдениями многих авторов (Сурож, 1900; Перетолчин, 1904; Александров и Макаревская, 1926а, 1926б; Тимофеев, 1923; Приходько, 1927; Шанидзе и Кезели, 1933; Паплавский, 1950 и др.) в эту схему внесены много дополнений и изменений. Было установлено, что динамика запасных веществ древесины в значительной мере зависит от вида древесного растения, географической широты, места произрастания, а также тесно связана с метеорологическими условиями года и общим состоянием растения. Вместе с тем выяснено, что кроме крахмала, масла и различных форм углеводов, в паренхимных клетках древесины могут накапливаться и другие вещества неизвестного химического состава, часто дающие реакцию на дубильные вещества. Эти вещества периодически появляются и исчезают в древесине и, следовательно, нужно предполагать, что они служат в качестве запасных веществ и несомненно генетически связаны с крахмалом.

Во всех этих вышесчитированных работах почти не приводится данных о динамике изменения крахмала в зависимости от возрастного состояния той или иной изучаемой породы и ветки. Далее, так же мало изучена очередность накопления крахмала в тканях как разновозрастных ветвей, так и тканей, расположенных на различном расстоянии от периферии.

Распад крахмала в клетках паренхимы в различные периоды года и его превращение в растворимые сахара, как известно, осуществляется ферментами. При этом, как показывают наши исследования, путем прослеживания за изменением окраски, формы и размера крахмальных зернышек удается составить общее представление об активности этих фер-

ментов. Детальное изучение этих сторон годовой динамики крахмала дает возможность составить более полные и точные представления не только о количественном и качественном изменении запасных пластических веществ в различные периоды года, но и о зимостойкости изучаемых нами пород. Кроме того, зная нормальный годовой ход изменения крахмала, значительно облегчается и составление примерного диагноза повреждения морозом разных частей и тканей молодых ветвей. Все эти вопросы фактически являлись задачей наших исследований, проведенных с сентября 1954 г. по май 1956, в условиях Ереванского ботанического сада. В настоящей работе приводится лишь часть полученных нами данных, так как исследования других сторон этих вопросов еще продолжаются.

Исследования проводились в основном микрохимическим методом, разработанным Джапаридзе (1953). Этот метод, как известно, позволяет учитывать мельчайшие изменения в содержании пластических веществ в отдельных тканях и клетках. Он одновременно дает возможность решать вопросы локализации тех или иных процессов накопления или расходования веществ с большой точностью. Кроме того, для выяснения различных вопросов этот метод требует значительно меньшего времени по сравнению со сложной процедурой обычного химического анализа.

Одним из наиболее сложных вопросов является разработка способов количественного учета того или иного вещества в клетках древесины. Относительно недавно для этой цели Поплавским (1950) был предложен следующий простой метод: на поперечном срезе, при увеличении порядка 600, сначала определяется количественное соотношение клеток, содержащих крахмал, к общему количеству живых клеток исследуемой ткани, а затем высчитывается среднее заполнение клеток крахмалом. Произведение этих величин, выраженное в процентах, показывает содержание крахмала в поле зрения микроскопа.

Григорян (1952) в отличие от вышеупомянутой методики дает пятибалльную шкалу для определения содержания крахмала, что фактически является применением метода Проценко (1948). Значение баллов этой шкалы следующее: 0 — крахмал отсутствует; 1 — крахмала очень мало (крахмал встречается только в некоторых паренхимных клетках в виде отдельных зерен или небольших скоплений); 2 — крахмала мало (встречается во всех или в большинстве клеток, занимая до одной трети сечения полости клетки); 3 — крахмал средний (крахмал встречается во всех или в большинстве клеток, занимая от одной трети до половины сечения клетки); 4 — крахмала много (крахмал встречается во всех или в большинстве клеток, занимая от половины до трех четвертей сечения клетки); 5 — крахмала очень много (все или большинство клеток целиком заполнены крахмалом).

Эта шкала позволяет выразить количество крахмала (или любого другого пластического вещества) примерными обозначениями, показывающими более или менее точное количество крахмала в тканях. Конечно, при любых исследованиях такого рода необходимы некоторые меры предосторожности, чтобы не сделать грубых ошибок. Прежде всего изго-

товленные срезы должны быть более или менее одинаковой толщины, их следует делать из строго однорядных участков ствола или ветвей. Кроме того, необходимо учитывать различие в функциях клеток сердцевинных лучей, древесной паренхимы и т. д.

Наши исследования проводились на деревьях персика, абрикоса, груши, ясеня. Пробы для анализа брались из одно-двух- и трехлетних веток, а также из ствола (данные о последнем не приводятся в настоящем сообщении). Равным образом были подвергнуты исследованию все живые и запасающие ткани древесины: сердцевина (только толстостенная), перимедулярная зона, сердцевинные лучи, древесная паренхима и кора. Образцы брались 2 раза в месяц, в летнее время иногда один раз. Для выяснения динамики крахмала проводились соответствующие наблюдения в течение всего года. Данные этих наблюдений приведены в соответствующих таблицах (1, 2, 3, 4).

Анализируя приведенные в таблицах данные, можно отметить, что все эти исследованные породы хотя и относятся к различным семействам (причем ясень весьма далек от остальных), но тем не менее входят в основном в один и тот же физиологический тип — крахмалонакопителей. У всех этих четырех пород основным запасным веществом является крахмал, заполняющий все паренхимные клетки древесины (как клетки древесной паренхимы, так и клетки лучей всех типов). Характерным в отношении количественного изменения крахмала для этих пород является проявление двух максимумов и двух минимумов в течение года. В основном сроки накопления и расходования крахмала у этих пород почти совпадают, только у персика процесс накопления начинается несколько раньше.

Обычно процесс накопления начинается со второй половины лета и продолжается до окончания листопада. В результате прогрессивно увеличивается количество крахмала во всех паренхимных клетках древесины. У ясеня, абрикоса, груши накопление крахмала в тканях начинается с июля месяца. Максимум его количества достигается в октябре, ноябре (осенний крахмальный максимум, рис. 1). В декабре, а у абрикоса в ноябре, наблюдается минимальное содержание крахмала, которое сохраняется до января включительно (зимний крахмальный минимум).

Далее, с февраля по март включительно образование крахмала осуществляется за счет продуктов осенне-зимнего гидролиза и максимальное его содержание достигается к началу набухания почек (весенний крахмальный максимум). Затем, с апреля месяца наблюдается энергичное уменьшение количества крахмала, которое всегда совпадает с началом бурного весеннего вегетативного роста растений. К окончанию цветения крахмал почти исчезает (рис. 2, 3). Процесс расходования крахмала продолжается до мая и часто до второй половины июня (летний крахмальный минимум).

Интересным является то обстоятельство, что в период летнего крахмального минимума крахмал из всех тканей исчезает одновременно и в результате он постоянно обнаруживается в древесине. Однако это минимальное количество крахмала не сохраняется долго. Вслед за этим на-

Таблица 1

Динамика крахмала у одно-дву- и трехлетних побегов персика

Возраст ветвей	Название тканей	Содержание крахмала в баллах, размеры в μ , окраска*											
		октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь
Однолетняя	Сердц. толстостенная .	5; 3,3—6,6; ТЧ	5; 6,6; ТФ	3; 1,6—3,3; ТЧ	5; 2—3,3; ТЧ	5; 3—5; ТЧ	5; 4—6; Ф—ТФ	2; 2,6—4; Ф	2; 3—6; ТФ	4; 3,9—6; ТФ—Ч	5; 3—5; Ф	5; 3—6; Ф	5; 3—7; Ф
	Перимедулярная зона .	5; 2,6—4,9; Ф	5; 2,6—3; Ф	3; 1,6—3; Ч	3; 1,5—3; Ф	3; 0,6—1; Ф	4; 2,6;—3,3; Ф	1; 1—2; С	0;	3; 3,9—6; ТФ—Ч	4; 1,6—2,6; С	4; 3—3,9; Ф	4+; 3—3,9; Ф
	Сердцевинные лучи . .	5; 3,9—4,9; С—ТФ	5; 3,9—4,9; ТФ	4; 2,6—4,9; Ч	3; 1,3—3,9; С	5; 5—8; ТЧ	5; 3,9—5; Ф—ТФ	0;	1; 3—3,9; ТФ	4; 3—3,9; ТФ—Ч	5; 3—4,9; СФ	5; 3—7; Ф	5; 3,3—7,2; Ф
	Древесная паренхима .	5; 2,9—3,3; С—Ф	5; 3—3,3; С	2; 1,6—4; Ч	3; 2,6; ТЧ	5; 2,6—3,3; Ф	5; 2,3—3; СФ	0;	2; 1—2,5; ТС—Ф	4; 1,6—2,3; ТС—Ф	5; 3—4,9; Ф	5; 2—6; С	5; 2,6—2,9; С
	Кора	0;	0;	0;	0;	0;	2; 2,6—3,3; Ф—ТФ	0;	3; 2,5—3,5; ТФ	4; 3; Ф	1; 2,6—3,3; Ф	2; 3—5; Ф	3; 3—6; Ф
Двулетняя	Сердц. толстостенная .	5; 3,9—6; ТЧ	5; 3—6,6; ТЧ	3; 3—4; Ф	5; 3—4; ТЧ	5; 4; ТЧ	5; 4—6; Ф—ТФ	3; 2,6—4; Ф	2; 3—6; ТЧ	5; 3—6; ТЧ	5; 3—6; Ф	5; 3—6; Ф	5; 3—7; Ф
	Перимедулярная зона .	5; 2,6—3,3; СФ—ТФ	5; 2,6—3,3; СФ	3; 2—3,3; С	5; 3—3,3; ТЧ	5; 0,6—2,5; С	5; 2,6—3,3; Ф	2; 1,6—2,8; С	0;	4; 2,6—3,3; ТЧ	4; 1,6—4; ТС	5; 3—3,9; Ф	5; 3—3,9; Ф
	Сердцевинные лучи . .	5; 3—6; Ф—ТФ	4+; 3,6—6; Ч	4; 3,9—4,9; Ф	4; 3—6,6; ТЧ	5; 3—5; Ч	5; 4,9—6; Ф—ТФ	2; 2—4; ТФ	3; 2,6—3,9; С—ТФ	5; 2,6—3,3; ТЧ	5; 3—6; Ф	5; 3—6; Ф	5; 3—6; Ф—Ч
	Древесная паренхима .	5; 3,3; Ф	4+; 2—3; Ф	2; 1,6—2; С	4; 2,6—3,3; С	5; 3; Ф	5; 2,6—4,9; Ф—ТФ	0;	1; 2,6—3,3; ТС—ТФ	4; 2,6—3,9; С—ТФ	5; 3—5; Ф	5; 3—3,9; Ф	5; 3—3,9; Ф
	Кора	0;	0;	0;	0;	0;	2; 2,6—3,3; Ф—ТФ	2; 1,6—2,9; С	3; 3,3—6,6; ТЧ	4; 3—6; ТЧ	0;	3; 3—6; Ф	3; 3—6; Ф
Трехлетняя	Сердц. толстостенная .	5; 3,9—6; ТЧ	5; 3—6,6; ТЧ	3; 3—4; Ф	5; 4,9—8; ТЧ	5; 4; ТЧ	5; 4—6; Ф—ТФ	4; 3—6; СФ	0;	0;	5; 3—6; Ф	5; 3—6; СФ—Ф	5; 3—9; СФ—Ч
	Перимедулярная зона .	5; 2,6—3,3 СФ—ТФ	5; 2,6—3,3; СФ	2; 2—3,3; С	5; 3—3,9; ТЧ	5; 0,6—2,5; С	5; 2,6—3,3; Ф	3; 1,6—2,6; С	0;	5; 3,3; ТЧ	5; 1,6—4; ТФ	5; 1—3,3; СФ—Ф	5; 1—3,3; СФ—Ф
	Сердцевинные лучи . .	5; 3—6; Ф—ТФ	4; 3,6—6; Ч	3; 3,3—4; Ф	4; 6,6; ТЧ	5; 3—5; Ч	5; 4,9—6; Ф—ТФ	4; 3—5; Ч	2; 3—4,9; ТЧ	3; 3—4,9; ТЧ	5; 3—6; Ф	5; 3—6; Ф	5; 3—6; Ф
	Древесная паренхима .	5; 3,3; Ф	4; 2—3; Ф	2; 1,6—3,3; С	4; 2,6—3,3; Ф	5; 3; Ф	5; 2,6—4,9; Ф—ТФ	1; 0,6—2; СФ	2; 1,6—2,5; С—Ф	3; 1,6—4; Ч	5; 3—5; Ф	5; 3—3,9; Ф	5; 3—3,9; Ф
	Кора	0;	0;	0;	0;	0;	2; 2,6—3,3; Ф—ТФ	3; 2,6—4; ТФ	1; 3,3—6,6; ТЧ	1; 3—6; ТЧ	0;	3; 3—6; Ф	4; 3—6; Ф

* В таблицах первая цифра обозначает количество крахмала в баллах, вторая—размер в микронах (μ), буквы—окраска (С—сиреневая, СС—светло-сиреневая, ТС—темно-сиреневая, Ф—фиолетовая, СФ—светло-фиолетовая, ТФ—темно-фиолетовая, Ч—чернильная, ТЧ—темно-чернильная).

Таблица 2

Динамика крахмала в тканях у одно-, двух- и трехлетних побегов груши

Возраст побегов	Название тканей	Содержание крахмала в баллах, размеры в μ , окраска											
		октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь
Однолетняя	Сердц. толстостенная	5; 3,3—6,6; ТЧ	4; 3,3—6,6; ТЧ	0;	4; 2—3,9; ТЧ	5; 2—4; ТЧ	4; 2—9; ТЧ	4; 3,7—5; ТФ—Ч	3; 2,6—3,3; ТФ	1; 0,9—1; С	2; 1—2,6; ТС	4; 2,6—3,3; Т—ТФ	5; 3,3—6,6; ТЧ
	Перимедулярная зона	5; 2,6—6,6; ТЧ	3; 2,6—4,9; ТЧ	0;	3; 1—3,3; ТЧ	5; 1—3,3; ТЧ	4; 1,6—5; ТЧ	0;	0;	0;	0;	3; 1,6—2,6; Ф	5; 2,6—6,6; ТЧ
	Сердцевинные лучи	5; 2,6—6,6; ТЧ	3; 2,6—6,6; ТЧ	0;	3; 1—3,3; ТЧ	5; 1—3,3; ТЧ	3; 1,6—6,6; Ч—ТЧ	2; 1,2—2,6; Ф—ТФ	1; 1,2—2,6; Ф	1; 1,6—2,6; ТС	2; 2,6—3,3; ТС	4; 2,6—4,9; Ф—ТФ	5; 2,6—6,6; ТЧ
	Древесная паренхима	5; 2,6—6,6; ТЧ	2; 2,6—3,3; ТЧ	0;	2; 0,3—1,3; Ч	5; 0,3—1,4; ТЧ	2+; 1,6—5; Ч—ТЧ	1; 1—1,2; С	0;	0;	1; 2,6—3,9; ТС	3; 2,6—3,9; Ф	5; 2,6—6,6; ТЧ
	Кора	3; 2,6—3,3 ТЧ	1; 2,6—3,3; ТЧ	0;	1; 2,6—3,3; ТЧ	3; 2,6—3,3; ТЧ	0;	1; 0,2; С	0;	0;	1; 3—3,3; Ф	1; 3—3,3; Ф	3; 2,6—3,3; ТЧ
Двухлетняя	Сердц. толстостенная	5; 3,3—6,6; ТЧ	4; 3,3—6,6; ТЧ	0;	5; 2—3,9; ТЧ	5; 2—4; ТЧ	5; 2—9; ТЧ	4; 0,8—6,3; Ч—Ч	3; 2,6—3,3; ТФ	1; 0,9—1; С	3; 2,6—3,3; Ф	4; 2,6—3,3; Ф—ТФ	5; 3,3—6,6; ТЧ
	Перимедулярная зона	5; 2,6—6,6; ТЧ	2; 2,6—4,9; ТЧ	0;	4; 1—3,3; ТЧ	5; 1—3,3; ТЧ	5; 1,6—5; Ч—ТЧ	0;	0;	0;	1; 1,6—2,6; С—Ф	3; 1,6—2,6; Ф—ТФ	5; 2,6—6,6; ТЧ
	Сердцевинные лучи	5; 2,6—6,6; ТЧ	3; 2,6—6,6; ТЧ	0;	5; 1—3,3; ТЧ	5; 1—3,3; ТЧ	4; 3,3—4,9; ТЧ	3; 3,7; Ф—ТФ	2; 1,2—2,6; ТФ	1; 1,6—2,6; ТС	3; 3,3; С—Ф	5; 2,6—6,6; ТЧ	5; 2,6—6,6; ТЧ
	Древесная паренхима	5; 2,6—6,6; ТЧ	2; 2,6—3,3; ТЧ	0;	4; 0,3—1,3 Ч	5; 0,3—1,4; ТЧ	3; 2—3,3; Ч—ТЧ	1; 1—3; Ф—ТФ	0;	0;	2; 1,6—2,6; С—Ф	3; 1,6—4,9; Ф—ТФ	5; 2,6—6,6; ТЧ
	Кора	4; 2,6—3,3; ТЧ	1; 2,6—3,3; ТЧ	0;	1; 3,3; ТЧ	3; 2,6—3,3; ТЧ	2; 0,6—4,9; Ч—ТЧ	1; 0,2—0,4; С	0;	0;	0;	1; 2,6—3,3; ТЧ	3; 2,6—3,3; ТЧ
Трехлетняя	Сердц. толстостенная	5; 3,3—6,6; ТЧ	4; 3,3—6,6; ТЧ	4; 3,3—6,6; ТЧ	5; 2—3,9; ТЧ	5; 2—4; ТЧ	5; 2—9; ТЧ	4; 3,3—6,6; ТЧ	3; 2,6—3,3; ТФ	1; 0,9—1; С	0;	5; 2,6—4,9; ТЧ	5; 3,3—6,6; ТЧ
	Перимедулярная зона	5; 2,6—6,6; ТЧ	2; 2,6—4,9; ТЧ	4; 3,3—6,6; ТЧ	5; 1—3,3; ТЧ	5; 1—3,3; ТЧ	5; 1,6—5; Ч—ТЧ	0;	0;	0;	0;	4; 1,6—3,3; ТЧ	5; 2,6—6,6; ТЧ
	Сердцевинные лучи	5; 2,6—6,6; ТЧ	3; 2,6—6,6; ТЧ	5; 3,3—6,6; ТЧ	5; 1—3,3; ТЧ	5; 1—3,3; ТЧ	4; 3,3—4,9; ТЧ	3; 1—2; Ф	2; 1,2—2,6; Ф	1; 1,6—2,6; ТС	3; 2,6—3,3 Ф	5; 2,6—6,6; ТЧ	5; 2,6—6,6; ТЧ
	Древесная паренхима	5; 2,6—6,6; ТЧ	1; 2,6—3,3; ТЧ	5; 3,3—6,6; ТЧ	5; 0,3—1,3; Ч	5; 0,3—1,4; ТЧ	3; 2—3,3; Ч—ТЧ	1; 1—2; Ф	0;	0;	2; 1,6—2,6; С—Ф	3; 2—4,9; ТЧ	5; 2,6—6,6; ТЧ
	Кора	4; 2,6—3,3; ТЧ	0;	0;	1; 3,3; ТЧ	3; 2,6—3,3; ТЧ	2; 0,6—4,9; Ч—ТЧ	0;	0;	0;	0;	2; 2,6—3,3; ТЧ	3; 2,6—3,3 ТЧ

Таблица 3

Динамика крахмала в тканях у одно- двух- и трехлетних побегов абрикоса

Возраст побегов	Название тканей	Содержание крахмала в баллах, размеры в д, окраска											
		октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь
Однолетняя	Сердц. толстостенная	5; 3—6; ТС—ТЧ	5; 3—4,9; ТЧ	3; 3—6; ТЧ	5; 2,6—4,9; Ч	5; 2,6—6; ТЧ	5; 4,9—6,6; ТЧ	4; 4,9—6,6; СФ—Ф	1; 3; СФ	1; 3,3; СФ	4; 3—4,9; Ф	5; 3—4,9 Ф	5; 4,9; СФ—Ф
	Перимедулярная зона	5; 3—6; СФ—ТФ	4; 2,5—4; ТФ	2+; 1,6—6Ф—Ч	3; 2,6—2,9; Ф	4; 0,6—1; Ф	4; 2,6—3; Ф	3; 1,6—4; СФ	0;	0;	3; 3,3; С—Ф	4; 3,3; Ф	5; 3,6; Ф
	Сердцевинные лучи	5; 2,6—6,6; ТФ—Ч	4; 2—6; Ч	4; 2,6—3,3; ТЧ	3; 2,6—4,9; Ф—Ч	3; 3,3—4,9; Ф—Ч	5; 3,3—4,9; ТЧ	4; 3—3,9; СФ	1; 1,6—3; С	1; 1,6—3,3; СФ	4; 3—4; Ф	5; 3—4; Ф	5; 4,6; Ф
	Древесная паренхима	5; 1,6—3; Ф	3; 1,8—3,9; Ф	4; 1,6—3,3; Ф	1; 2,6—3,3; Ф	3; 2—3,3; ТФ	5; 2,6—3,9; Ф—Ч	3; 2,6—3; СФ	1; 1—2,5; С	2; 1,6—3; С—СФ	3; 3—4; Ф	5; 3—4; Ф	5; 1,8—4; С—Ф
	Кора	3; 3,3; Ф	0;	0;	0;	1; 2—3; Ч	0;	1; 2—3; СФ	1; 1,6—3; Ф	1; 3,3; Ф	0;	1; 3,3; Ф	2; 3,3; Ф
Двухлетняя	Сердц. толстостенная	5; 3—6,6; ТЧ	4; 3—6; ТЧ	2; 3—6; Ч	5; 2,6—5; Ч	5; 2,6—6; ТЧ	5; 4,9—6,6; Ф	4; 4,9—6,6; Ф	2; 2—3,5; ТФ	3; 3,3 СФ—Ф	4+; 3—5; Ф	5; 3—5; Ф	5; 4,9; ТФ—Ч
	Перимедулярная зона	5; 3—6; Ф—ТФ	4; 2—4; ТФ	1; 1,6—3,3; Ф	3; 2,3—4; Ф—ТФ	4; 2—4; Ф—ТФ	5; 1,6—3,3; С	4; 1,6—4; Ф	1; 0,6—1,6; Ф	1; 0,6—2; Ф	4; 3—5; С—Ф	5; 2,6—3,3; Ф	5; 1,8—4; ТС—Ф
	Сердцевинные лучи	5; 2,6—6,6; ТЧ	4; 5; ТФ	2; 4; Ф	5; 2,6—6,6; Ф—Ч	5; 2,6—6; Ф—ТЧ	5; 3,9—4,9; Ф	5; 3,9—4,9; Ф	1; 2—3,3; ТФ	1; 2—3,3; Ф	4+; 3—4; Ф	5; 3—4,9; Ф	5; 3,6—4,6; Ч
	Древесная паренхима	5; 1,6—3; Ф—ТФ	3; 2—4,5; Ф	1; 1,6—3; Ф	3; 2,6—3,3; Ч	4; 2,6—3,3; Ф	5; 2—4,9 Ф	3; 2—5; Ф	1; 2—3; Ф	2; 1,6—3; С—СФ	4; 3—4,5; С—Ф	5; 2,6—4; Ф	5; 3—4; Ф—ТФ
	Кора	3; 3,3; Ф	0;	0;	0;	1; 2,6—3,3; Ч	0;	1; 2,6—3,3; Ф	2; 1,6—3; С—СФ	1; 1,6—3; С—СФ	0;	2; 2,6—3,3; Ф	3; 1,6—3,3; ТЧ
Трехлетняя	Сердц. толстостенная	5; 3—6,6; ТЧ	4; 3—6; ТЧ	2; 3—6; ТЧ	4; 2,6—5; Ч	5; 2,6—6; ТЧ	5; 4,9—6,6; Ф	4; 4,9—6,6; Ф	1; 3—5; СС	1; 2,6;—3,3 Ф	5; 3—5; Ф	5; 3,5; Ф	5; 4,9; ТФ—Ч
	Перимедулярная зона	5; 3—6; ТФ	4; 2—4; ТФ	2; 1—6; Ф—Ч	5; 2,3—4; Ф—ТФ	4; 2—4; Ф—ТФ	5; 1,6—3,3; С	4; 1,6—4; Ф	1—; 0,6—1,6; СС	1; 0,6—2; Ф	4; 3—5; С—Ф	5; 2,6—3,3; Ф	5; 1,8—4; ТС—Ф
	Сердцевинные лучи	5; 2,6—6,6; ТЧ	4; 5; ТФ	2; 2,6—3,3; Ф	5; 2,6—6,6; Ф—Ч	5; 2,6—6; Ф—ТЧ	5; 3,9—4,9; Ф	5; 3,9—5; Ф	2; 3,3—6,6; Ф	1; 2—3,3; Ф	4+; 3—4; Ф	5; 3—4,9; Ф	5; 3,6—4,6; Ч
	Древесная паренхима	5; 1,6—3; Ф—ТФ	3; 2—4,5; Ф	1; 2—3,9; ТФ	4; 2,6—3,3; Ч	4; 2,6—3,3; Ф	5; 2—4,9; Ф	3; 2—5; Ф	2; 3—5; Ф	2; 1,6—3; С—СФ	4; 3—4,5; С—Ф	5; 2,6—4; Ф	5; 3—4; Ф—ТФ
	Кора	3; —3,3; Ф	0;	0;	0;	1; 2,6—3,3; Ч	0;	1; 2,6—3,3; Ф	2; 1,6—3; СС	1; 1,6—3; С—СФ	0;	2; 2,6—3,3; Ф	3; 1,6—3,3; ТЧ

Таблица 4

Динамика крахмала у одно-дву- и трехлетних побегов ясеня

Возраст побегов	Название тканей	Содержание крахмала в баллах, размеры в μ , окраска*											
		октябрь	ноябрь	декабрь	январь	февраль	март	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь
Однолетняя	Сердц. толстостенная	5; 3-6,6; ТЧ	5; 3,3-4; Ч	2; 3-4,9; Ч	5; 3,3-4; ТЧ	4; 1,6-3,9; Ф-Ч	4; 2,6-3,3; ТЧ	4; 2,6-3,3; С	1; 3,3-3,9; СС-Ф	2; 1,6-3,3; Ф	2; 1,6-5; С-ТФ	4; 1,6-3,3; Ф-ТФ	5; 1,6-3,3; С-ТФ
	Перимедулярная зона	5; 3-5; ТЧ	4; 1,6-3,3; ТЧ	0;	5; 2,6-3,3; Ч	3; 1,3-2,6; ТФ	5; 1,6-3; ТФ-Ч	1; 1,6-3; СФ	0;	3; 1,6-3,6; Ф	3; 1,5-3; С-Ф	5; 3,3; ТФ	5; 3,3; ТФ
	Сердцевинные лучи	5; 3,3-6,6; ТЧ	3; 2,6-3,3; ТФ-Ч	4; 2,6-3,9; ТФ-Ч	2; 2,6-3,3; Ч	4; 3,3; Ф-Ч	4; 2,6-3,3; ТЧ	3; 2,5-4; С-Ф	1; 0,9-3,3; СС-Ф	3; 2,6-3,6; Ф	4; 4,9-6,6; ТФ	5; 3,3-6,6; ТФ	5; 3,3-6,6; ТФ
	Древесная паренхима	5; 2,6-4; ТЧ	5; 2,3-3; ТЧ	2; 1,6-3; Ф-ТФ	5; 2,6-3,3; Ч	4; 2; Ф	5; 2,6-3,3; ТЧ	3; 2,5-3; СФ	1-; 2; С	3; 1,5-3,3; С	3; 2-3; Ф-ТЧ	5; 2,6-3,3; ТС-Ф	5; 3,3; ТС-Ф
	Кора	5; 3,3-4,9; ТЧ	2; 2,6-3,3; ТФ	1; 2,6-3,3; СФ	0;	2; 1,6-2; СФ	0;	4; 2,5-3,3; СФ-Ф	2; 1-3; С	1; 2; С	2; 2,6-3,3; Ф	3; 2,6-3,3; Ф	4; 3,3; Ф
Двухлетняя	Сердц. толстостенная	5; 3-6,6; ТЧ	4; 3,3-4; ТЧ	4; 3,3-4; ТЧ	5; 3,3-4,4; Ч	4; +; 1,6-4,4 ТФ	5; 4,9-6; ТЧ	4; 2,6-3,9; Ф	1; 2,6-4,9; С-Ф	2; 1,6-3,3; Ф	3; 1,6-5; С-ТФ	4; 1,6-3,3; ТФ	5; 1,6-3,3; Ч
	Перимедулярная зона	4; 3-5; ТЧ	3; 2,6-4; ТФ-Ч	4; 2,6-4; ТФ-Ч	5; 2,6-3,3; Ч	4; 1,5-3; ТФ	5; 1,6-3; ТФ	2; 0,3; Ф	0;	2; 1,6-3,6; Ф	3; 1,5-3,3; С-Ф	5; 3,3; ТФ	5; 1,6-3,3; ТФ
	Сердцевинные лучи	5; 2,6-4; ТФ-Ч	4; 2,6-4,9; ТФ-ТЧ	4; 2,6-4,9; ТФ-ТЧ	5; 2,6-3,3; Ч	5; 2,6-3,5; Ч	5; 2,6-3,5; Ч	3; 2,6-5; ТФ	1+; 3,3-3,9; С-Ф	2; 2,6-3,3; С-Ф	4; 4,5-6,6; ТФ	5; 3,3-6,6; ТФ	5; 3,3-6,6; ТФ-Ч
	Древесная паренхима	5; 2,6-4; ТЧ	4; 2,6-4; ТФ-Ч	4; 2,6-4; ТФ-Ч	5; 2,6-3,3; Ч	4; 1,6-2; Ф	4; 2,6-2,9; Ч	4; 1,6-3,3; С-Ф	1; 2,6-3,3; С-Ф	3; 1,5-3,3; С	5; 3-6,6; Ф-ТФ	5; 2,6-3,3; СФ-Ф	5; 2,6-3,3; Ф-Ч
	Кора	3; 3,3-4; ТЧ	2; 2,6-3,3; ТФ-Ч	2; 2,6-3,3; ТФ-Ч	0;	2; 2; Ф	3; 1,6-2; Ф	1; 3,3-3,9; Ф	2+; 3,3-3,9; С	1; 2-3,3; С	2; 2,6-3,3; Ф	4; 2,6-3,3; Ф	5; 2,6-3,3; Ф
Трехлетняя	Сердц. толстостенная	5; 3-6; ТЧ	4; 3,3-4; Ч	3; 3,3-4; ТЧ	5; 3,3-4,4; ТЧ	5; 1,6-4,4; ТФ	5; 2,6-6,6; ТЧ	4; 2,6-5; ТФ	2; 3,3-4,9; Ф	2; 1,6-3,3; Ф	4; 2,5-5; ТФ	5; 2-3,3; ТФ	5; 2,6-3,3; ТФ-Ч
	Перимедулярная зона	5; 3-5; ТФ-Ч	3; 2,6-4; ТФ-ТЧ	4; 2,6-4; Ч	5; 2,6-3,3; Ч	4; 1,5-3; ТФ	5; 2,6-3,9; ТЧ	3; 3,3-4; ТФ	1; 2,6-3,3; С-СФ	2; 2,6-3,6; Ф	3; 2-3,3; С-ТФ	5; 2,6-3,3; ТФ	5; 1,6-3,3; ТФ-Ч
	Сердцевинные лучи	5; 3,3-6,6; Ч	4; 2,6-4,9; ТФ-ТЧ	4; 2,6-4,9 Ч	5; 2,6-3,3; Ч	5; 2,6-3,5; Ч	5; 2,6-4; ТЧ	5; 2,6-5; ТФ	2; 3,3-3,9; С-Ф	2; 2,6-3,3; С-Ф	5; 4-6,6; ТФ	5; 3,3-6,6; ТФ	5; 3,3-6,6; ТФ-Ч
	Древесная паренхима	5; 3,3-5; ТЧ	4; 2,6-4; ТФ-Ч	3; 2,6-4; Ч	5; 2,6-3,3; Ч	4; 1,6-2; Ф	5; 1,6-3; ТФ	5; 1,6-3,3; С-Ф	1+; 2,6-3,3; С-Ф	3; 1,5-3,3; С	4; 3-6,6; Ф-ТЧ	5; 2,6-3,3; Ф	5; 2,6-3,3; Ф-Ч
	Кора	2; 3,3-4; ТФ	2; 2,6-3,3; ТФ-Ч	2; 2,6-3,3; ТФ	0;	2; 1,6-2; Ф	3; 1,6-2; Ф	2; 1,6-2; Ф	2+; 3,3-3,9; Ф	1; 2-3,3; С	2; 2,6-3,3; Ф	4; 2,6-3,3; Ф	5; 2,6-3,3; ТМ

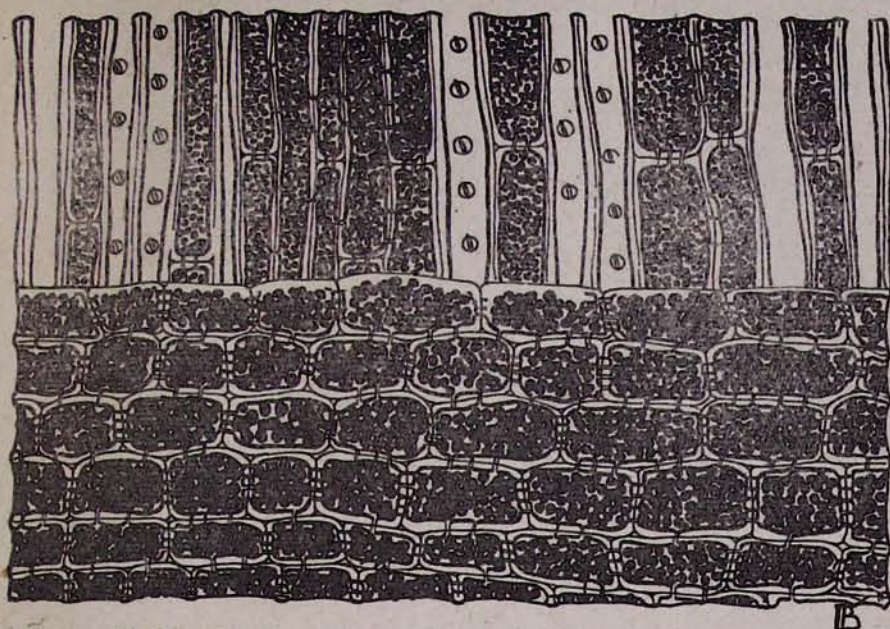


Рис. 1. Радиальный срез трехлетней ветви абрикоса в октябре месяце. Все клетки сердцевинных лучей и древесной паренхимы наполнены крахмалом.

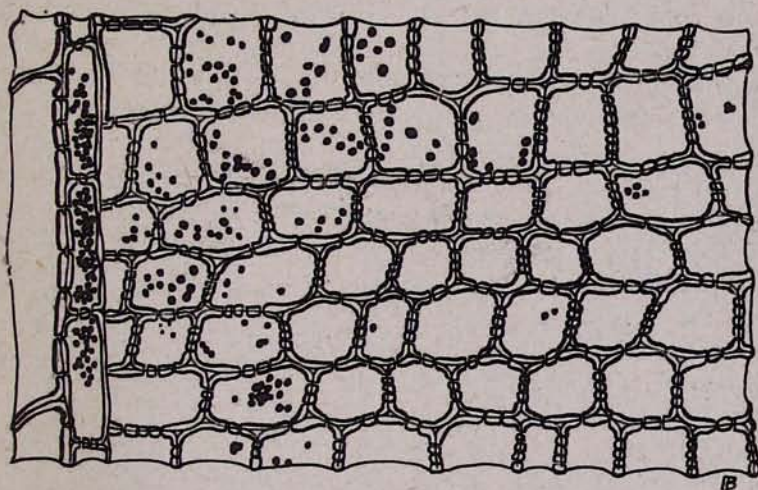
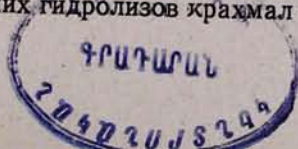


Рис. 2. Радиальный срез трехлетней ветви абрикоса в июне месяце. Крахмал присутствует как в паренхиме, так и в клетках сердцевинных лучей в малом количестве.

ступает процесс накопления крахмала, что обычно совпадает с периодом прекращения вегетативного роста (рис. 4).

Накопление и расходование крахмала происходит неодновременно в разных тканях. Это связано с тем, что направленность действия ферментов в разных тканях одного и того же растения является неодинаковой. Выявлено, что во время весенних гидролизом крахмал исчезает в пер-



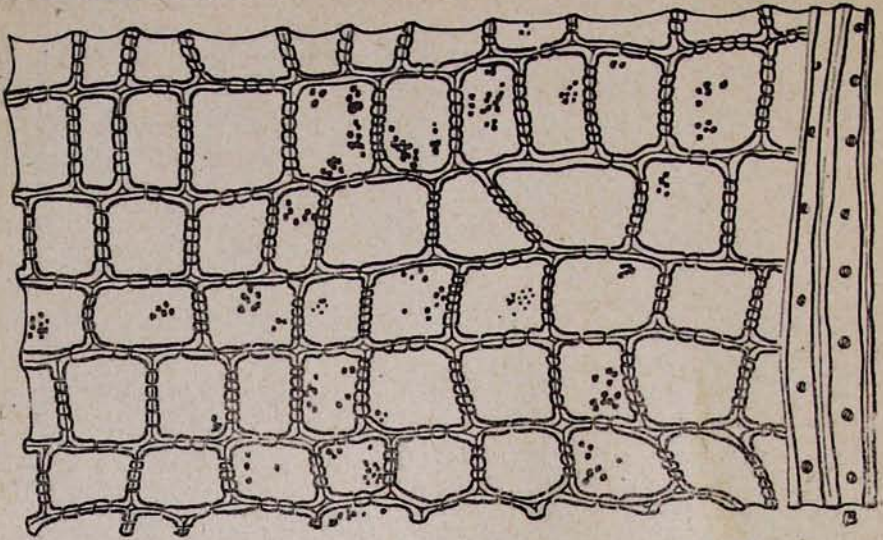


Рис. 3. Радиальный срез трехлетней ветви персика в июне месяце. Крахмал в клетках сердцевинных лучей в очень незначительном количестве.

вую очередь из коры, перимедулярной зоны, древесной паренхимы и позже из сердцевинных лучей, а затем из толстостенной сердцевины. Наибольшая активность ферментов, связанная с превращением крахмала, обнаружена в коре деревьев, где исчезновение крахмала происходит особенно энергично.

Общей чертой для всех исследованных пород является увеличение размеров крахмальных зерен осенне-зимнего периода. Как правило, в сентя-

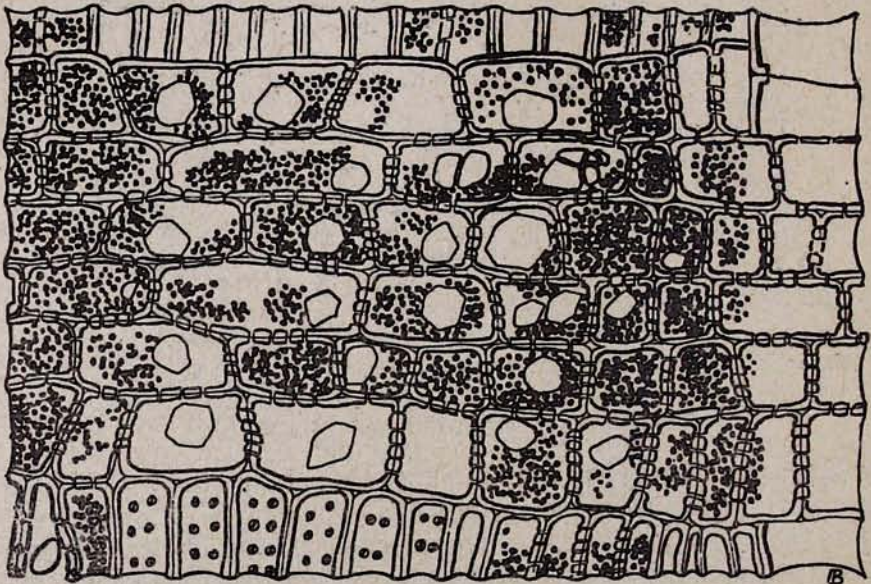


Рис. 4. Радиальный срез трехлетней ветви ясеня в июне. Клетки сердцевинных лучей наполнены крахмалом и кристаллами оксалата кальция.

бре зерна мелкие. Размеры их постепенно увеличиваются с октября и достигают максимума во второй половине октября и ноября месяцев. При этом всегда размер крахмальных зерен в разных тканях различен. Так, почти во всех случаях в клетках древесной паренхимы и перимедулярной зоны крахмал выражен в форме более мелких зернышек — от 0,6 μ до 4,9 μ , чем в других тканях. Например, в сердцевинных лучах размер зернышек достигает до 6,6 μ , а иногда даже больше.

Вместе с тем, как общая закономерность, замечается, что размер крахмальных зернышек совпадает с определенной окраской: при этом мелкие зернышки всегда обладают более светлой окраской, крупные — темной. Так, крахмальные зернышки древесной паренхимы и перимедулярной зоны обычно сравнительно светлее, чем зернышки остальных тканей.

Заслуживает внимания и изменение в окраске крахмальных зерен от действия раствора йода в иодистом калии. Разумеется, окраска зерен всегда несколько варьирует, но в целом для всех исследованных 4 пород, как показывают данные таблицы, можно отметить следующую закономерность: крахмал, накопленный в тканях в период осени и зимы, окрашивается в темно-фиолетовый или даже темно-чернильный цвет, в то время как весной и летом (во время весеннего гидролиза) окрашивается в светло-фиолетовый и сиреневый цвет, а в некоторых случаях с красно-коричневым оттенком.

Интересно и еще то обстоятельство, что окраска крахмальных зернышек варьирует также в зависимости от возраста побега. Так, например, в образцах, взятых в сентябре и октябре, окраска крахмальных зернышек однолетних ветвей сравнительно светлее, чем это наблюдается у двух- и трехлетних побегов, в то время как в образцах, взятых в октябре-декабре, окраска однолетних побегов более темная, а у старых ветвей светлее. Из всего сказанного выясняется, что у однолетних ветвей, по сравнению с ветвями более старших возрастов, превращение крахмала в растворимые сахара значительно запаздывает. Кроме этого, нами наблюдалось, что в зимние периоды, когда значительно усиливаются заморозки и, параллельно с этим, происходит превращение крахмала в растворимые сахара, у побегов различных возрастов в этом отношении наблюдается значительное различие, а именно: у однолетних побегов превращение крахмала в растворимые сахара протекает значительно медленнее, чем у побегов старшего возраста. В противоположность этому при весеннем бурном росте деревьев расход крахмала из однолетних побегов происходит более интенсивно, чем у двух- и трехлетних побегов. Такая очередность расходования крахмала по сути дела является общей для всех пород. Обратная очередность наблюдается при осеннем накоплении крахмала в запасующих тканях одно-двух- и трехлетних побегов. Сначала крахмальные зерна накапливаются в тканях двух- и трехлетних побегов, а в конце в тканях однолетних побегов. При детальном исследовании состояния и величины крахмальных зернышек в древесине, нами обнаружено и еще другое интересное явление. Начиная с периферийных паренхимных клеток, распо-

ложенных ближе к коре, крахмальные зерна постепенно уменьшаются в размерах по сравнению с крахмальными зернышками, расположенными ближе к сердцевине.

Все эти наблюдения, а также полученные данные приводят нас к следующим выводам.

1. Максимальное количество крахмала в тканях древесины и коры исследованных нами пород наблюдается в два срока — осенью и ранней весной, минимальное же его количество в начале зимы и в конце весны.

2. Накопление и расходование крахмала в различных тканях древесины и коры происходит неодновременно. Накопление начинается с клеток древесной паренхимы и кончается паренхимными клетками коры, в то время как расход его начинается с клеток коры и кончается клетками толстостенной сердцевины.

3. Размер крахмальных зерен в паренхимных клетках изменяется в течение года. При этом, как общее правило, для исследованных нами пород увеличение их размеров происходит в осенне-зимнем периоде, а уменьшение начинается с весны, при распускании почек. Кроме того, в клетках древесной паренхимы и перимедулярной зоне крахмал всегда представляется в виде сравнительно мелких зернышек.

4. Размер крахмальных зерен увеличивается от коры побегов к сердцевине.

5. Изменяется также окраска крахмальных зерен от иода-калий иода в различные периоды года. Наиболее темной окраской окрашиваются крахмальные зернышки осенью, когда больше их количество и крупнее размер. Сравнительно светло окрашивается крахмал в период его распада.

4. 7. ՓԱՆԱՆՁԱՆ

ԵՐԵՎԱՆԻ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ ՄԻ ՇԱՐՔ ԾԱՌԱՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ԲՆԱՓԱՅՏՈՒՄ ՕՍԼԱՅԻ ՔԱՆՎԱԿԱՆ ՓՈՓՈՒՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Բույսերի մեջ պլաստիկ նյութերի վերաձևավորումը հանդիսանում է կարևոր բիոլոգիական պրոցես, որը պայմանավորում է բուսական օրգանիզմի հարմարողականությունը շրջապատի անբարենպաստ պայմանների — մասնավորապես ցածր ջերմաստիճանի հանդեպ: Պլաստիկ պաշարային նյութերի վերաձևավորման հարցերը դեռ շատ հնուց զբաղեցրել են հետազոտողների միտքը որոնք նկարագրել են օսլայի, ճարպերի և շաքարների քանակական փոփոխությունը բույսերի պաշարող օրգաններում: Առաջին անգամ Բարանցկին և Գրեբնիցկին հիմնավորեցին, որ բնափայտում որպես պաշարանյութ կարող է կուտակվել թե օսլա և թե ճարպեր: Պլաստիկ նյութերի վերաձևավորման ընդհանուր պատկերը ավելի մանրամասն նկարագրել է Ֆիշերը 1890 թ.: Հետագայում շատ ուսումնասիր-

րողներին կողմից ֆիզերի սխեման ենթարկվել է ավելացումների և փոփոխությունների:

Հեղինակը ուսումնասիրել է պլաստիկ նյութերի քանակական փոփոխությունը մի քանի պտղատու և դեկտորատիվ ծառատեսակների մոտ և եկել է հետևյալ եզրակացությունների՝ ուսումնասիրվող 4 ծառատեսակները (դեղձենի, ծիրանի, տանձենի և հացենի) չնայած պատկանում են տարբեր ընտանիքների, սակայն մտնում են ֆիզիոլոգիական նույն տիպի մեջ — օւլա կուտակողների: Նրանց մոտ որպես օրինաչափություն նկատվում է օւլայի տարեկան քանակական փոփոխության երկու մաքսիմում և երկու մինիմում աստիճանները: Ըստ որում բոլոր այս տեսակների մոտ օւլայի կուտակման և քայքայման ժամկետները համարյա համընկնում են: Ուշագրության արժանի է այն հանգամանքը, որ օւլայի կուտակումը և նյութերի քայքայումը տարբեր հյուսվածքներում ընթանում է ոչ միաժամանակ: Պարզվում է, որ գարնանային ինտենսիվ աճի ժամանակ օւլան ամենից առաջ անհետանում է կեղևում, ապա պերիմեզուլյար զոնայում, բնափայտային պարենքիմալում, իսկ ավելի ուշ ճառագայթային ըջիջներում և վերջապես հաստապատ միջուկում: Բոլոր տեսակների մոտ օւլայի հատիկները խոշորացումը տեղի է ունենում աշնանը և ձմռանը: Օւլայի հատիկները ցողունի տարբեր հյուսվածքներում, մեծ մասամբ, հանդես են գալիս տարբեր մեծությամբ: Այսպես, համարյա բոլոր դեպքերում բնափայտային պարենքիմալի և պերիմեզուլյար զոնայի ըջիջներում օւլան արտահայտված է ավելի մանր հատիկներով, քան մյուս հյուսվածքներում: Հետաքրքիր է նաև այն հանգամանքը, որ օւլայի հատիկների մեծությունը համընկնում է որոշակի գույնի հետ, ըստ որում օւլայի մանր հատիկները միշտ ունենում են ավելի բաց գույն, իսկ խոշորները՝ մուգ: Սրա հետ կապված տարբեր ժամանակներում օւլայի հատիկները իրդ-կալի իրդից տարբեր գունավորում են ստանում: Օրինակ, օւլան աշնանը և ձմռանը ներկվում է մուգ մանիշակագույն կամ մուգ թանաքագույն, մինչդեռ գարնանը և ամռանը յսասմանի և բաց մանիշակագույն, շատ դեպքերում կարմրաշականակագույն երանգով: Սա նշանակում է, որ օւլան հասնում է իր մաքսիմալ կոնցենտրացիային սեպտեմբեր, հոկտեմբեր ամիսներում: Նշելի է նաև այն փաստը, որ օւլայի հատիկների գույնը փոփոխվում է ճյուղի տարիքի հետ միասին: Այնուհետև պարզվել է նաև այն, որ օւլայի հատիկները ճյուղի միջուկից դեպի կեղև աստիճանաբար մանրանում են:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Александров В. Г. и Макаревская Е. А. 1936 г. Материалы к познанию особенностей жизни виноградной лозы в Кахетии. Зап. науч. прикл. отд. Тифл. бот. сада, 5.
2. Александров В. Г. и Макаревская Е. А. 1926 г. О режиме некоторых пластических веществ в стеблях винограда, произрастающего в Кахетии. Научн. агроном. журнал.
3. Гребницкий А. С. 1883. О периодичности накопления и исчезновения крахмала в ветвях наших деревьев. Прот. VII съезда русск. естествоиспыт. и врачей. Одесса.

4. Гребницкий А. С. 1884. Крахмал как запасной материал наших деревьев. Тр. СПб, общ. естествоисп., 15.
5. Григорян Н. Ф. 1952. Патолого-анатомическое исследование хлопчатника в связи с устойчивостью к вертициллиозному увяданию. Диссертация. Ереван.
6. Джапаридзе Л. И. 1953. Практикум по микроскопической химии растений. Москва.
7. Паплавский К. М. 1950. Динамика запасного крахмала у яблони. Тр. плодовоощ. ин-та им. И. В. Мичурина, 6.
8. Перетолчин А. 1904. Изучение запасных веществ деревьев в период зимнего покоя. Изв. СПб лесн. ин-та, 11.
9. Приходько А. И. 1927. К вопросу о периодических изменениях запасных пластических веществ в древесине. Изв. Тифл. Гос. полит. ин-та, 3.
10. Сурож И. Н. 1900. Масло как запасное вещество наших деревьев. Изв. СПб лесн. ин-та, 4.
11. Тимофеев А. С. 1923. Особенности превращения крахмала в древесине *Juglans regia*. Журн. Русск. бот. об-ва, 8.
12. Шанидзе М. А и Кезели Т. А. 1933. Материалы к изучению анатомической структуры и режима пластических веществ вегетативных органов чайного куста *Camellia sinensis* (L.) O. Ktze. Бот. журн. СССР, 18.
13. Яценко-Хмелевский А. А. и Колюшевская Е. Л. 1936. Превращение крахмала в древесине срубленных буковых деревьев. Тр. Тифл. лесотехн. ин-та, 2.
14. Яценко-Хмелевский А. А. 1954. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.—Л.
15. Fischer A. 1890. Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Jahrb. Wiss. Bot., 22 (1).
16. Hartig T. 1835. Ueber die Temperature der Baumluft. Journ. für prakt. Chemie, 4.
17. Russow. 1882. U. das Schwinden und Wiederauftreten der Stärke in der Rinde der einheimischen Holzgewächse. Sitzb. d. Natur. Gesell. der Univer. Dorpat.