

София Туманян

Анатомическое строение древесины кавказских представителей подсемейства *Romoideae* семейства *Rosaceae*

В в е д е н и е

Подсемейство яблоневых семейства розоцветных включает в себя значительное количество растений, важных не только в сельскохозяйственном, но и в промышленном отношении. Груша, яблоня, айва и некоторые другие виды не только имеют выдающееся значение как плодовые растения, но также поставляют высоко ценимую древесину, находящую себе применение в различных отраслях деревообрабатывающей промышленности. Советский Союз, располагающий самыми крупными в мире запасами хвойной древесины, относительно беден твердыми лиственными породами. Поэтому, особенное значение имеют для нашей промышленности древесные породы Кавказа, Средней Азии и Дальнего Востока, где сосредоточено наибольшее разнообразие двудольных древесных растений. Однако, многие, весьма перспективные древесные растения до сих пор нашей промышленностью используются весьма слабо. Среди яблоневых, например, промышленное значение в настоящее время имеет только древесина груши обыкновенной и лесной яблони, несмотря на то, что целый ряд других видов этого же подсемейства обладает весьма качественной древесиной.

Первым условием для рекомендации промышленности той или иной древесины является исследование ее микроскопической структуры. Однако, в этом отношении в наших знаниях имелись довольно существенные пробелы, восполнить которые было совершенно необходимо. Одной из задач настоящей работы и явилось исследование микроскопического строения древесины представителей подсемейства *Romoideae* как первый этап ее технического изучения. Другим, не менее важным вопросом, на который наша работа стремится дать посильный ответ, является вопрос о систематическом положении отдельных родов и видов внутри подсемейства. Анатомия древесины давно уже широко привлекается для разрешения вопросов систематики растений; в последние годы признаки строения древесины используются также и в филогенетических исследованиях.

Применяя положения, разработанные современной филогене-

тической анатомией древесины, целый ряд исследователей дал описание строения древесины представителей отдельных семейств, пытаясь при этом установить пути эволюции древесины внутри семейства. Таковы работы Никитина о *Rhamnaceae* (1938), Яценко-Хмелевского о роде *Asper* (1939) и семействе *Ericaceae* (1946) и некоторые другие. Недавно Яценко-Хмелевский (1948) дал критическую сводку накопленным в литературе данным о систематическом и филогенетическом значении признаков строения древесины.

В систематике подсемейства *Pomoideae* в целом до сих пор еще существуют многие неясности—не вполне отчетливы границы некоторых родов и видов и не выявлена генетическая связь между отдельными родами. В последнее время систематика одного из важнейших родов подсемейства—рода *Pyrus* подверглась значительной переработке А. А. Федоровым (1943). Другие роды, однако, еще ждут своих исследователей-систематиков.

Как мы уже указывали, анатомическому исследованию древесины представителей подсемейства подвергнута довольно слабо. До настоящего времени основным источником наших сведений о строении древесины *Pomoideae* являются три работы австрийского ботаника Бургерштейна (Burgerstein, 1895, 1896, 1898). Бургерштейн исследовал 12 родов и 76 видов подсемейства *Pomoideae* и дал определитель древесины по микроскопическим признакам. Однако, детальное ознакомление с его работами показывает, что этот автор, не сумев найти в древесине изученных им видов четкие качественные различия (он, например, не заметил различия в строении лучей у многих родов подсемейства), главное внимание уделил количественным признакам. Так, например, различие между *Pyrus* и *Malus* описывается им следующим образом:

А. 10—13 сердцевинных лучей на 1 мм на поперечном срезе. Ширина сосудов 0.040—0.060 мм. Высота клеток сердцевинных лучей 0.013 мм—0.017 мм—*Malus*.

В. 13—16 сердцевинных лучей на 1 мм на поперечном срезе. Ширина сосудов 0.030—0.040 мм (у *Pyrus communis* до 0.060). Высота клеток лучей 0.013—0.015 мм—*Pyrus*.

Или же различия между *Cydonia* и *Sorbus* по этому автору оказываются следующими:

а) Ширина сосудов 0.038—0.046 мм, высота клеток лучей 0.013—0.014 мм—*Cydonia*.

б) Ширина сосудов 0.038—0.050 мм, высота клеток лучей 0.014—0.017 мм—*Sorbus*.

Вообще, разумеется, нельзя возражать против применения количественных признаков в сравнительно—анатомических исследованиях. Однако, работы многих исследователей (см. Яценко-Хмелевский, 1948) показали, что эти признаки подвержены значительным колебаниям и что, следовательно, применение их к целям диагностики или систематики должно сопровождаться достаточно тщатель-

ным анализом получаемых цифр. Этот анализ в работах Бургерштейна отсутствует.

Поэтому было ясно, что работы Бургерштейна вызывают возражения даже со стороны фактического материала. Естественно, что для разрешения вопросов филогении они не дают ничего, так как во время публикации этих работ методика этих исследований почти совершенно не была разработана.

Помимо Бургерштейна, целый ряд авторов в определителях и сводках останавливался (обычно очень кратко) на строении отдельных представителей подсемейства; таковы работы Шалона (Chalon, 1867), Меллера (Moeller, 1876), Пиччиоли (Piccioli, 1906), Брауна и Паншина (Brown and Panshin, 1934), Рикорда (Record, 1934), Рикорда и Гесса (Record and Hess, 1943), Гаммерман, Никитина и Николаевой (1946), Вихрова (1947) и некоторых других.

Типпо в своей работе о древесине *Moraceae* (Tippo, 1939) дал краткую характеристику семейства *Rosaceae*, не указав, однако, на отличия между родами.

Таким образом, просмотр литературы показал, что это подсемейство, имеющее большое и систематическое и практическое значение, совершенно недостаточно изучено в анатомическом отношении.

Настоящая работа является попыткой изучения строения древесины кавказских представителей подсемейства *Pomoideae* методами современной сравнительной анатомии и должна заполнить пробел, существующий в наших знаниях об этом важном и интересном подсемействе.

Материал, метод

Представители подсемейства *Pomoideae*, как известно, небольшие деревья или кустарники, распространенные в умеренных зонах земного шара. Наше исследование охватывает почти все роды, растущие как на Кавказе, так и в пределах Советского Союза. Кроме того, для сравнения нами изучены также некоторые роды, растущие вне пределов СССР.

На Кавказе встречаются следующие роды: *Cotoneaster* B. Ehrh., *Cydonia* Mill., *Sorbus* L., *Micromeles* Decne, *Pyrus* L., *Malus* Mill., *Eriobotrya* Lindl. (культивируется в Крыму и на Кавказе, в диком виде в СССР не встречается), *Amelanchier* Med., *Pyracantha* Roem., *Mespilus* L., *Crataegus* L.

Нами изучены все указанные роды, а также роды *Chaenomeles* Lindl., *Photinia* Lindl., *Stranvaesia* Decne, *Osteomeles* Lindl., привлеченные для более полной анатомической характеристики подсемейства.

Всего нами изучено 44 вида 15 родов, включающие в себя 12 видов груши, 4 вида яблони, 9 видов рябины, 5 видов боярышника, 4 вида кизильника, растущих преимущественно на Кавказе, и из остальных 10 родов по одному виду, что и составляет всего 44 вида.

Приведем общий порядковый список нашего материала:

- 1—а. *Amelanchier asiatica* (Sieb. et Zucc.) Endl. (Батумский Ботанический сад).
- 1—б. *Amelanchier asiatica* (Sieb. et Zucc.) Endl. (Сухумский Ботанический сад).
- 2—а. *Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl. (Батумский Ботанический сад).
- 2—б. *Chaenomeles japonica* (Thunb.) Lindl. (Сухумский Ботанический сад).
- 3—а. *Cotoneaster Fontanesii* Spach (Армянская ССР, Мегринский район, сел. Личк).
- 3—б. *Cotoneaster Fontanesii* Spach (Армянская ССР, Ноемберянский район, сел. Кохп).
4. *Cotoneaster multiflora* Bge (Армянская ССР, с. Ахтала).
5. *C. prostrata* Bak. (= *C. rotundifolia* Lindl.) (Сухумский Ботанический сад).
6. *C. racemiflora* (Desf.) C. Koch. (Армянская ССР, с. Ахтала).
7. *Crataegus caucasica* C. Koch. (Армянская ССР, Мегринский район, окр. сел. Личк).
8. *C. топогуна* Tascq. (Ферганская область, из коллекции БИН АН СССР).
9. *C. orientalis* Pall. (Армянская ССР, сел. Гарни, долина р. Гарни).
10. *C. pontica* C. Koch. (Грузия, окрестности города Гори).
11. *C. pseudoheterophylla* Rojark. (Армянская ССР, Карабахлярский район).
12. *Cydonia oblonga* Mill. (Армянская ССР, сел. Мегри, в садах).
13. *Eriobotrya japonica* Lindl. (Сухумский Ботанический сад).
14. *Malus orientalis* Ugl. (Армянская ССР, Мегринский район, сел. Личк).
- 14 а. *Malus orientalis* Ugl. (Армянская ССР, Исти-су, курорт Джермук).
15. *Malus Sieboldii* (Reg.) Rehd. (Батумский Ботанический сад).
16. *M. sikkimensis* Kochne (Сухумский Ботанический сад).
17. *M. zumi* (Mast.) Rehd. (Сухумский Ботанический сад).
18. *Photinia serrulata* Lindl. (Сухумский Ботанический сад).
19. *Pyrus callieriana* Dcne (Сухумский Ботанический сад).
20. *P. betulaefolia* Bge (Сухумский Ботанический сад).
- 21а. *P. communis* L. (Аз. ССР, Ленкорань).
- 21б. *P. communis* L. (Груз. ССР, между Хашури и Боржоми).
22. *P. japonica* Thunb. (Сухумский Ботанический сад).
23. *P. phaeocarpa* Rehd. (Сухумский Ботанический сад).
- 24а. *P. salicifolia* Pall. (Армянская ССР, сел. Гегард).
- 24б. *P. salicifolia* Pall. (Армянская ССР, Мегринский р-н, с. Личк).
25. *P. sinensis* Lindl. (Сухумский Ботанический сад).
- 26а. *P. syriaca* Boiss. (Армянская ССР, Исти-Су).
- 26б. *P. syriaca* Boiss. (Армянская ССР, Исти-Су).

- 26в. *P. syriaca* Boiss. (Армянская ССР, Исти-Су)
27. *P. Takhtadzhiani* A. Fed. (Армянская ССР, Зангезур).
28. *P. gaddeana* Wor. (Армянская ССР, Мегринский район, сел. Личк).
29. *P. transitoria* Batal. (Сухумский Ботанический сад).
30. *P. Voropovii* Rubtz. (Армянская ССР, Мегринский район, сел. Личк).
31а. *Mespilus germanica* L. (Армянская ССР, сел. Личк).
31б. *M. germanica* L. (Армянская ССР, Узун-тала).
32. *Pyracantha coccinea* Roem. (Груз. ССР, окрестности Ахалциха).
33. *Sorbus aria* (L.) Crantz. (ГССР, окрестности Тбилиси, Удзо).
34. *S. aucuparia* L. (ГССР, окрестности Боржоми. Цихис-Джвари).
35. *S. Boissieri* C. K. Sehn. (ГССР, Аджар. АССР, гора Тирала).
36. *S. domestica* L. (Крым, из коллекции БИН АН СССР).
37. *S. graeca* (Spach) Held. (Арм. ССР, Мегринский район, сел. Личк).
38. *S. sambucifolia* Roem. (Камчатка, из коллекции БИН АН СССР).
39. *S. tianschanica* Rupr. (Ферганская обл., Киргизская АССР, из коллекции БИН АН СССР).
40а. *S. torminalis* Crantz. (ГССР, Аджарская АССР).
40в. *S. torminalis* Crantz. (Арм. ССР, Иджеван).
41. *S. umbellata* Fritsch. (Туркменская выставка 1934, из коллекции БИН АН СССР).
42. *Osteomeles antilidifolia* Lindl. (Батумский Ботан. сад).
43. *Stranvaesia davidiana* Dcne (Сухумский Ботанический сад).
44. *Micromeles alnifolia* Koehne (Из коллекции БИН АН СССР).

Большинство видов близких родов подсемейства очень схожи по строению древесины, однако, в этих признаках имеются и довольно существенные отличия.

Материал, послуживший объектом нашего исследования, как видно из вышеуказанного списка, собран из различных районов Армении и Грузии, а также из других областей. В основном материал собирался во время экспедиций Ботанического Института АН Арм. ССР, в течение летнего периода 1945—1946 годов. 5 видов груши и единственный вид яблони для флоры Кавказа собраны из Мегринского, Зангезурского и Микоянского районов. Остальные виды яблони и груши собраны из Аджарии и Абхазии.

Для пополнения другими видами во время своего исследования мы пользовались также коллекцией готовых препаратов проф. А. А. Яценко-Хмелевского. Некоторые виды из Ноемберянского района любезно предоставлены нам проф. Г. Д. Ярошенко.

Растения определялись профессором А. Л. Тахтаджяном. Взятые нами образцы не одного возраста, но все достигшие зрелости, т. е. не менее 10—12 лет.

С целью изучения онтогенеза древесины подсемейства *Pomoideae* исследовались также молодые, 2—3-летние побеги следующих родов и видов: *Pyrus syriaca*, *P. communis*, *P. Takhtadzhiani*, *Malus*

orientalis, *Mespilus germanica*, *Cotoneaster Fontanesii*, *Sorbus torminalis*, *Crataegus monogyna*, *Cydonia oblonga*, *Osteomeles antilidifolia*.

Все исследованные нами образцы не подверглись действию каких-либо фиксирующих жидкостей. Кусочек образца древесины недолгое время (не более 2 недель) находился в смеси, состоящей из равных частей глицерина, спирта и воды, или же кипятился в чистой воде несколько часов подряд для смягчения и освобождения от пузырьков воздуха. После размягчения срезы делались в трех направлениях: поперечном, тангентальном и радиальном. Для изучения отдельных клеточных элементов древесины проводилась мацерация по методу Шульце.

Срезы делались из заболонной части древесины ручной бритвой. Затем срезы окрашивались сафранином или фуксином, после чего готовые препараты заливались в глицерин-желатин.

Приведенные в тексте рисунки сделаны нами при помощи рисовального аппарата Аббе.

Работа проводилась в лаборатории Анато́мии Растений Ботанического Института Академии Наук Армянской ССР, под руководством проф. А. А. Яценко-Хмелевского, которому приношу свою глубокую и искреннюю благодарность.

Анатомическая характеристика строения древесины канназских представителей подсемейства *Pomoideae*

Семейство *Rosaceae*, легко разделяющееся по внешне-морфологическим признакам на ряд подсемейств (*Rosoideae*, *Spiraeoideae*, *Pomoideae*, *Prunoideae*, *Chrysobalanoideae* и *Neuradioideae*), с таким же успехом может быть разделено на эти же подсемейства и по анатомическому строению древесины.

Набор анатомических признаков для каждого подсемейства довольно четок, несмотря на то, что представители большинства подсемейств имеют более или менее схожую структуру. Четые подсемейства розоцветных растений (*Rosoideae*, *Spiraeoideae*, *Pomoideae* и *Prunoideae*) по признакам строения древесины могут быть в целом охарактеризованы следующим образом:

Кольца прироста обычно хорошо выражены. Просветы сосудов от маленьких до малых; количество их от нескольких до очень многочисленных; обычно более многочисленные и крупные — в ранней древесине. Просветы одиночные, в сомкнутых или радиальных рядах, у *Rugus* и образующие рисунок „пламени“ у *Prunus ilicifolia* (Nutt.) Walp. Сосуды почти всегда с простыми, округлыми или коротко-овальными перфорациями. Спиральные утолщения замечены у многих или почти у всех образцов, исключая *Rugus*, некоторых *Crataegus*, *Polylerpis* и *Quillaja*. Лучи обычно от 1 до 4 или 5 клеток в ширину, часто только от 1 до 2 клеток; по большей части менее чем 25, иногда до 40 клеток в высоту (у *Kagapackia* до 120 клеток в высоту), в основном узкие, но бросающиеся иногда в глаза у некоторых

видов *Prunus* (*P. serotina* от 8 до 10 клеток в ширину). Лучи от гетерогенных до гомогенных. Поры сосудов обычно маленькие, округлые. Древесная паренхима обычно метатрахеальная и диффузная, часто обильно метатрахеальная, иногда только диффузная. Древесная паренхима развита у *Prunus*, *Photinia*, *Stranvaesia* и некоторых других. Древесные волокна (волокнистые трахеиды) с многочисленными окаймленными порами, почти у всех видов, исключая некоторые виды. Спиральные утолщения на стенках трахеид присутствуют у *Cercocarpus*, *Heteromeles*, *Osteomeles*, *Vauquillina* и других *Pomoideae*. Ярусность отсутствует. (Solereder, 1908, Record and Hess, 1943).

Представители подсемейства *Chrysobalanoideae* исключительно тропические растения и (по имеющимся у нас только литературным сведениям) анатомическое строение их может быть охарактеризовано следующим образом: кольца прироста обычно хорошо заметны, благодаря широким полоскам паренхимы. Просветы сосудов одиночные, скорее многочисленные; распределение просветов без определенного узора, хотя иногда с тенденцией к диагональному (косому) расположению. Сосуды только с простыми перфорациями, без спиральных утолщений; тиллы обычно присутствуют, даже изобилуют. Поры древесных волокон скорее многочисленные, мелкие. Лучи, главным образом, однорядные, иногда двурядные, обычно менее чем 25 клеток в высоту, иногда 50, редко до 80 клеток в высоту; явно гетерогенные. Отложение камедей в ядре древесины обильное. Пары пор между лучом и сосудом двух типов: 1) округлые или овальные, 2) от больших до очень больших и от овальных до удлиненных, обычно лестничного устройства, показывающие узкие или неполные границы пор. Древесная паренхима обильно развита; вазоцентрическая, от 2 до 4 клеток в ширину, метатрахеальная паренхима в волнообразных линиях от 2 до 3 клеток в ширину. Древесные волокна с толстыми и очень толстыми стенками и многочисленными большими окаймленными порами. Ярусность отсутствует (Record and Hess, 1943).

Из сопоставления этих двух описаний становится очевидным, что подсемейство *Chrysobalanoideae* довольно резко отличается от остальных подсемейств семейства *Rosaceae* развитием вазоцентричной паренхимы и гетерогенностью лучей.

Относительно подсемейства *Neuradioideae*, к сожалению, мы ничего не можем сказать, потому что в литературе, насколько нам известно, по этому вопросу никаких данных нет.

Подсемейства *Spiraeoideae*, *Pomoideae*, *Rosoideae* и *Prunoideae*, при значительной общности типа строения древесины, тем не менее, имеют, каждое, свои отличительные признаки.

Представители подсемейства *Spiraeoideae* имеют рассеянно-сосудистую или иногда кольцесосудистую древесину, лучи в основном широкие, до 10-рядных, причем преобладают широкие лучи, однорядные встречаются сравнительно редко, а двух и трехрядные — от-

сутствуют (*Spiraea crenata*). Лучи гетерогенного типа. Просветы одиночные, от очень малых до довольно малых. Лучи часто высокие, иногда до 100 клеток в высоту. Перфорация сосудов простая; сосуды со спиральными утолщениями. Древесная паренхима только диффузная (*Spiraea crenata*, *Exochorda Albertii*). Волокна с многочисленными окаймленными порами.

Представители подсемейства *Rupoideae* имеют древесину скорее кольцесосудистого типа. Часто у некоторых видов *Rubus* просветы образуют характерные рисунки, в виде пламени. Лучи часто гетерогенные, широкие, до 8 и более клеток в ширину. Древесная паренхима диффузная и метатрахеальная, часто обильная.

Представители подсемейства *Rosoideae* характеризуются кольцесосудистой древесиной. Лучи только гетерогенного типа, широкие, до 8 клеток в ширину. Высота стоячих клеток в 4 раза превышает ширину. Как однорядные, так и многорядные лучи высокие, до 100 и более клеток в высоту. Древесная паренхима диффузная и довольно скудная.

В отличие от всех подсемейств представители *Pomoideae* имеют, главным образом, рассеянно-сосудистую древесину, более гомогенные лучи и вообще являются более подвинутыми формами в процессе эволюции.

В целом, подсемейство *Pomoideae* отличается следующим строением древесины: древесина состоит из сосудов, волокнистых трахейд, лучевой и тяжевой паренхимы. Рассеянно-сосудистая, иногда с тенденцией к кольцесосудистости (как, например, *Sorbus sambucifolia*, некоторые виды рода *Cotoneaster*, *Rugus sylvatica* и др.). Просветы одиночные, более или менее равномерно разбросаны по годичному кольцу, иногда собраны в группы по 2 или 3.

В поздней древесине просветы значительно уменьшаются в количестве и размере. Граница годичного слоя более или менее ясно выражена, благодаря наличию полосок сплюснутых элементов или же одному слою более крупных сосудов ранней древесины. У некоторых видов из-за отсутствия полоски сплюснутых элементов, благодаря незначительному уменьшению просветов в поздней древесине, годичные слои плохо или совсем не выражены. Перфорация сосудов только простая, всегда косая. Поровость сосудов прямая, иногда несколько косая; окаймление пор округлое, отверстие вытянутое или овально-вытянутое. Поры свободные или сближенные. Сосуды и волокнистые трахеиды часто со спиральными утолщениями. У некоторых видов спирали особенно хорошо видны на клювах сосудов. Форма просветов, главным образом, угловатая, округлая или овальная. Сосуды с очень малыми или довольно малыми диаметрами. Древесная паренхима диффузная и отчасти метатрахеальная. У некоторых видов, как например, *Stranvaesia davidiana*, *Photinia serrulata* и отчасти *Rugus communis* паренхима, главным образом, метатрахеальная и обильная. Лучи узкие, от 1 до 3 клеток в ширину и

до 25 клеток, иногда до 40 клеток в высоту. Лучи в основном гомогенные, но с некоторой тенденцией к гетерогенности. Имеются виды со строго гетерогенными лучами — *Osteomeles antilidifolia* и *Sorbus graeca*. Кристаллы оксалата кальция обнаружены у многих видов. Повидимому, кристаллы могут считаться обычными явлением для подсемейства *Pomoideae*. Тилл нет; ярусность отсутствует. Большинство представителей *Pomoideae* характеризуются плотной древесиной. Объем просветов в древесине составляет 30—40%, из которых 10—15% приходится на долю полостей сосудов, а 15—20% на объем полостей волокон. Оболочки (оболочки волокнистых трахеид, сосудов и клеток тяжелой паренхимы) занимают 40—55% от общего объема древесины, лучи (без подразделения на полости клеток лучей и их оболочки) 15—25%.

Строение древесины подсемейства *Pomoideae* чрезвычайно разнообразно и иногда по этим признакам трудно отделить один род от другого. Разграничение отдельных родов часто затрудняется, особенно трудно отличить близко стоящие роды, как например, *Rugus* от *Malus*.

Однако, несмотря на это, у многих родов в признаках строения древесины имеются довольно существенные отличия, указывающие на степень эволюционной подвинутости того или другого рода.

Мы считаем целесообразным дать ключ для определения родов на основании качественных признаков строения древесины изученных нами *Pomoideae*.

Ключ для определения родов

1. Лучи гетерогенного II А типа (однорядные лучи обычно высокие, состоят только из вертикально-вытянутых клеток, которые не похожи на многорядные части многорядных лучей, Многорядные лучи с параллельными сторонами или веретеновидные. Клетки многорядных лучей радиально вытянутые) *Osteomeles, Sorbus graeca.*
- Лучи иного типа 2
2. Лучи гетерогенного II В типа (однорядные лучи двух типов: некоторые из однорядных лучей состоят из квадратных, вертикально-вытянутых клеток; некоторые же состоят из клеток почти тождественных с клетками многорядных частей многорядного луча. Многорядные лучи с параллельными сторонами или веретеновидные) 3
- Лучи гомогенного I типа (однорядные лучи скорее низкие и состоят из клеток, которые тождественны клеткам многорядных частей многорядных лучей. Многорядные лучи большей частью веретеновидные, с однорядными окончаниями от длинных до коротких, состоящих из клеток тождественных клеткам многорядных частей многорядных лучей). 8
3. Волокнистые трахеиды всегда со спиральными утолщениями;

- сосуды лишены спиральных утолщений *Mespilus*.
- Строение иное 4
4. Лучи одно и двухрядные, причем преобладают двухрядные лучи. Древесина преимущественно кольцесосудистая. Древесная паренхима хорошо развитая, диффузная и метатрахеальная *Cotoneaster*.
- Преобладают двух и трехрядные лучи 5
5. Спиральные утолщения встречаются почти по всей длине сосуда. Древесная паренхима только диффузная, довольно скудная *Eriobotrya*.
- Спиральные утолщения у сосудов отсутствуют или встречаются на их окончаниях (клювах) 6
6. Спиральные утолщения обычны на клювах сосудов. Древесная паренхима обильная *Stranvaesia*.
- Сосуды всегда без спиральных утолщений 7
7. Однорядные лучи обычно низкие, не более 5—6 клеток в высоту *Photinia*.
- Однорядные лучи высокие до 10—12 клеток в высоту. Древесная паренхима хорошо выраженная, но не обильная... *Crataegus*.
8. Сосуды и волокнистые трахеиды никогда не имеют спиральных утолщений и даже штриховатости 9
- Сосуды и волокнистые трахеиды со спиральными утолщениями. Спиральные утолщения встречаются или у сосудов, или у волокнистых трахеид, или и у тех и у других; когда отсутствуют—заметно отчетливая штриховатость 10
9. Лучи до трехрядных. Лучи обычно низкие; двух и трехрядные, не более 15 клеток в высоту *Rugosanthus*.
- Лучи только одно и двухрядные. Двухрядные лучи до 30 и более клеток в высоту *Rugus, Malus*.
10. Спиралей нет. Штриховатость оболочки сосудов заметна иногда на клювах сосудов. Высота лучей не более 28 клеток... *Cydonia*.
- Спирали обычно имеются, если они отсутствуют, то заметна отчетливая штриховатость 11
11. Спирали заметны и на сосудах и на волокнистых трахеидах 12
- Спирали заметны только у сосудов 13
12. Лучи от одного до трехрядных. Древесная паренхима диффузная и метатрахеальная, причем преобладает диффузный тип расположения паренхимы *Micromeles*.
- Лучи от одного до двурядные, преимущественно веретеновидные *Sorbus*.
13. Двурядные лучи часто с длинными однорядными окончаниями. Высота лучей достигает 40 клеток. Просветы только угловатые *Chaenomeles*.
- Двурядные лучи иногда с однорядными окончаниями. Высота лучей не более 24 клеток. Просветы угловатые, круглые или овальные *Amelanchier*.

Дадим теперь на основании изученного материала характеристику строения каждого из родов подсемейства.

1. *Osteomeles* (*O. antilidifolia* Lindl.). Древесина рассеянно-сосудистая. Просветы многочисленные, мелкие, в среднем не более 24 μ в диаметре, равномерно разбросанные по всей древесине. Граница годичного слоя довольно слабо выражена. Полоска сплюснутых элементов состоит из 2—3 слоев, иногда полностью отсутствует. Форма просветов округлая, овальная или угловатая. Просветы от чрезвычайно малых до очень малых. Поровость сосудов прямая, поры редкие, маленькие. Спирали на сосудах плохо заметны. Волокнистые трахеиды с овально-вытянутыми порами и хорошо развитыми спиралями. Древесная паренхима метатрахеальная и отчасти диффузная, обильная. Лучи строго гетерогенные, скорее гетерогенного II A типа. Высота стоячих клеток в 3—4 раза превышает ширину. Однорядные лучи в основном состоят из стоячих клеток. Лучи узкие, невысокие, от 1—2 клеток в ширину и от 3—4 до 17 клеток в высоту. При переходе от одного годичного слоя в другой лучи не изгибаются и не расширяются. Тиллы не замечены. Кристаллы оксалата кальция обнаружены в древесной паренхиме. Клетки кристаллоносной паренхимы немного крупнее клеток обычной паренхимы и образуют цепочки из 5—6 клеток.

На рис. 1 и 2 изображены поперечный и тангентальный срезы *Osteomeles antilidifolia*, иллюстрирующие описанную структуру.

2. *Stranvaesia* [*S. davidiana* Dcne]. Древесина рассеянно-сосудистая. Граница годичного слоя более или менее ясно выражена, благодаря наличию одного ряда более крупных просветов в ранней древесине. Полоска сплюснутых элементов часто отсутствует. Просветы в поздней древесине несколько уменьшаются в диаметре и количестве. Просветы одиночные, по форме часто угловатые или круглые. Поровость сосудов прямая, окаймления пор округлые, отверстия вытянутые или сильно вытянутые. Спиральные утолщения на стенках сосудов слабо выражены. Спирали особенно хорошо видны на клювах сосудов. Волокнистые трахеиды с овально вытянутыми порами и со спиральными утолщениями (рис. 3).

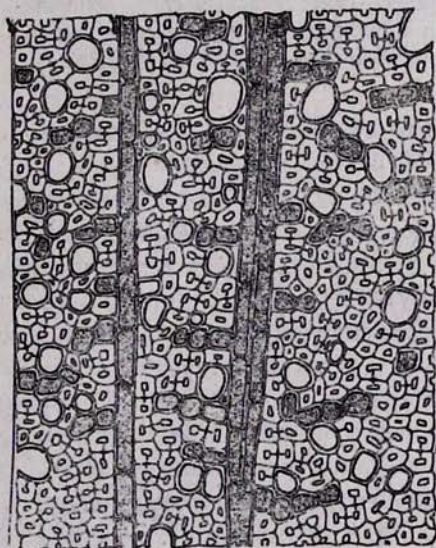


Рис. 1—Поперечный срез *Osteomeles antilidifolia*. Заметна метатрахеальная обильная паренхима. $\times 480$.

отверстия вытянутые или сильно вытянутые. Спиральные утолщения на стенках сосудов слабо выражены. Спирали особенно хорошо видны на клювах сосудов. Волокнистые трахеиды с овально вытянутыми порами и со спиральными утолщениями (рис. 3).

Древесная паренхима метатрахеальная и диффузная, довольно обильная. Лучи одного типа, только узкие, от 1—2 клеток в ширину и до 21 клетки в высоту. Стоячие клетки расположены в конце

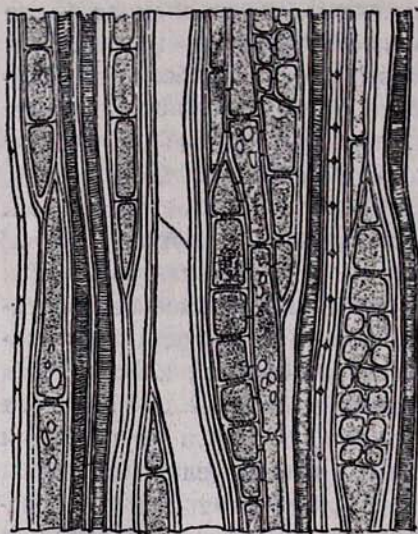


Рис. 2—Тангентальный срез *Osteomeles antilidifolia*. Гетерогенные лучи. Хорошо видны спирали на трахеидах. $\times 480$.

луча. Некоторые однорядные лучи состоят из стоячих клеток, высота которых в 2—3 раза превышает ширину. У остальных однорядных лучей стоячие клетки распределены в конце луча. На поперечном срезе однорядные лучи иногда четковидные. Тилл вет. Кристаллов не обнаружено. Рис. 3 показывает строение древесины на тангентальном срезе, где хорошо видны спирали на клювах сосудов.

3. *Photinia* [*Ph. serrulata* Lindl].

Строение древесины этого рода показывает сходство со строением древесины предыдущего рода, особенно на поперечных срезах, хотя просветы у *Photinia* несколько меньше, а в паренхиме имеются кристаллы. Граница годичного слоя едва заметна, благодаря

наличию полосы сплюснутых элементов, состоящей иногда из 4—5 слоев, которые часто отсутствуют. Просветы немногочисленные, более или менее равномерно разбросанные по годичному кольцу, в поздней древесине незначительно уменьшаются. Диаметр сосудов в среднем 30 μ . Спиральные утолщения на стенках сосудов отсутствуют. Волокнистые трахеиды со спиральными утолщениями. Древесная паренхима метатрахеальная и диффузная, обильная. Лучи узкие, невысокие, число клеток в высоту не более 20 клеток. Лучи гетерогенного II В типа. Однорядные лучи на поперечном срезе иногда четко видны. Кристаллы оксалата кальция обнаружены в древесной паренхиме и встречаются довольно часто. Форма клеток кристаллоносной паренхимы такая же, как и у *Osteomeles* (рис. 4).

4. *Pyracantha* (*P. coccinea* Roem.). По строению своей древесины этот род также довольно близко примыкает к роду *Stranvaesia*. Древесина рассеяно-сосудистая; просветы в поздней древесине несколько уменьшаются в величине и количестве. Граница годичного слоя неясно выражена. Форма просветов (в отличие от *Stranvaesia*) только угловатая. Сосуды в среднем 20—30 μ в диаметре. Поровость сосудов прямая, поры свободные, редкие. Окаймление пор округлое, отверстия вытянутые, не выходящие за пределы окаймления. Спиральные утолщения на стенках сосудов слабо выражены. Волокнистые трахеиды со спиральными утолщениями. Древесная парен-

хима диффузная, отчасти и метатрахеальная. Лучи гетерогенного II В типа. Стоячие клетки луча почти квадратные и расположены в конце луча. Лучи обычно низкие, до 15 клеток в высоту. Тангентальные стенки клеток луча на поперечном срезе иногда косые, большей частью прямые. Однорядные лучи не бывают четковидными

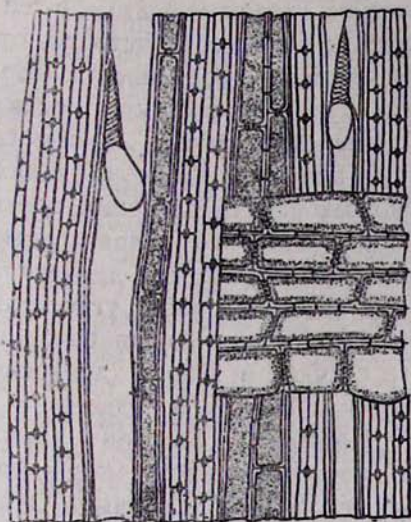


Рис. 3.—Радиальный срез *Stranvaes a davidiana*. Хорошо видны спирали на клювах сосудов. $\times 400$.

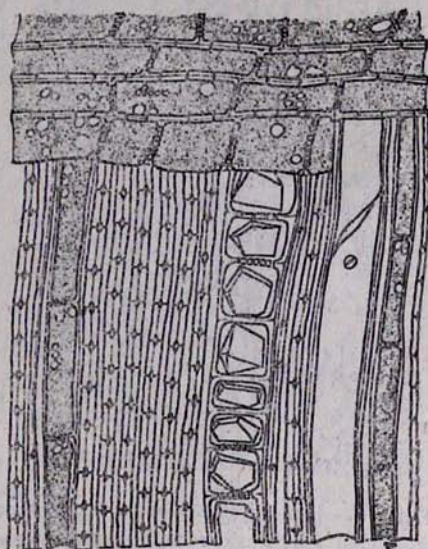


Рис. 4.—Радиальный срез *Photinia serulata*. Видны клетки кристаллоносной паренхимы. $\times 480$.

на поперечном срезе. Кристаллы обнаружены в паренхиме, но встречаются очень редко (всего найдены 1—2 раза). Клетки кристаллоносной паренхимы также образуют цепочку из 5—6 клеток, как у предыдущих родов, с одним отличием только, что у рода *Rugosanthia* клетки менее крупные.

5. *Eriobotrya* (*E. japonica*). Древесина рассеяно-сосудистая. Граница годовичного слоя очень плохо выражена. Полоска сплюснутых элементов часто отсутствует. Просветы в поздней древесине незначительно уменьшаются в величине и количестве. Форма просветов часто угловатая или округлая. Поровость прямая; поры свободные или иногда сближенные. Окаймления пор округлые, отверстия овальные или почти округлые. Спиральи заметны на стенках сосудов, особенно хорошо выражены у более узких сосудов. Волокнистые трахеиды с округлыми порами и с сильно вытянутым отверстием. Спиральные утолщения у трахеид отсутствуют. Древесная паренхима только диффузная, скудная. Лучи гетерогенного II В типа. Высота стоячих клеток не более трех раз превышает ширину. Лучи от 1 до 3 клеток в ширину и до 25 клеток в высоту. Тангентальные стенки клеток луча на поперечном срезе, часто косые, редко прямые. Однорядные лучи на поперечном срезе иногда четковидные. Лучи

при соприкосновении с широкими сосудами незначительно изгибаются, при переходе из одного годичного слоя в другой не расширяются. В древесной паренхиме кристаллы имеются (рис. 5).

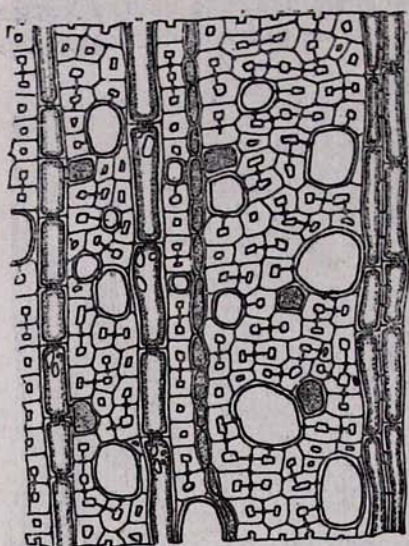


Рис. 5.—Поперечный срез *Eriobotrya japonica*. Диффузная паренхима довольно скудная. $\times 480$

6. *Cotoneaster* [*C. multiflora* Bge. *C. Fontanesii* Spach, *C. racemiflora* (Desf.) C. Koch., *C. prostrata* Bak]. Древесина, главным образом, с тенденцией к кольцесосудистости, отчасти рассеянно-сосудистая. Членики сосудов от коротких, редко до довольно длинных. Многочисленные просветы довольно равномерно разбросаны по всему протяжению годичного слоя, резко уменьшаются в поздней древесине. Форма просветов часто угловатая, иногда округлая или овальная. Диаметр сосудов в ранней древесине $28-31\mu$ и $18-21\mu$ в поздней.

Поровость сосудов прямая или несколько косая; поры свободные, часто сближенные. Окаймления пор округлые, отверстия овально вытянутые или вытянутые.

Спиральные утолщения на стенках сосудов более или менее ясно выраженные, у некоторых сосудов заметна слабая штриховатость. Волокнистые трахеиды с овальными, косо-расположенными порами и хорошо выраженными спиральными утолщениями. Перфорация сосудов простая, всегда косая. Членики сосудов иногда с довольно длинными клювами. Граница годичного слоя ясно выражена. Переход от одного годичного слоя в другой резкий, редко постепенный. Древесная паренхима диффузная и метатрахеальная, более или менее обильная. Лучи гетерогенные, только гетерогенного II В типа; стоячие клетки почти квадратные, распределены в окончаниях луча и вкраплены в основную массу клеток луча. Лучи только узкие, от 1—2 клеток в ширину и до 21 клетки в высоту. Однорядные лучи, на поперечном срезе, часто четковидные. Лучи при соприкосновении с широкими сосудами не изгибаются; при переходе из одного годичного слоя в другой не расширяются (рис. 6). Кристаллы оксалата кальция обнаружены у всех видов из числа изученных нами, кроме одного—*Cotoneaster racemiflora*.

В строении древесины отдельных видов существенных отличий не имеется. Из числа изученных нами четырех видов *Cotoneaster* три имеют кольцесосудистую древесину, только один вид *C. prostrata* имеет рассеянно-сосудистую древесину. Повидимому, кольцесо-

судистый тип строения древесины является важным для систематики данной группы (рис. 6, 7, 8).

Виды *Cotoneaster*, легко дающие гибриды, надо полагать, генетически очень близко стоят друг к другу.

7. *Crataegus* [*C. caucasica* C. Koch, *C. orientalis* Pall., *C. poptica* C. Koch, *C. pseudoheterophylla* Rojark., *C. monogyna* Tасq.]. Древесина рассеяно-сосудистая, иногда с тенденцией к кольцесосудистости. Членики сосудов от очень коротких до довольно коротких. Просветы одиночные, иногда собраны в группы по 2 или 3. Многочисленные просветы довольно равномерно разбросаны по годичному кольцу, несколько или значительно уменьшаясь в поздней древесине. Граница годичного слоя часто слабо выражена. Полоска сплюснутых элементов всегда присутствует и состоит из 3—4 или 5—6 слоев. Форма просветов часто угловатая или редко округлая. Поровость сосудов прямая, иногда несколько косая. Поры свобод-

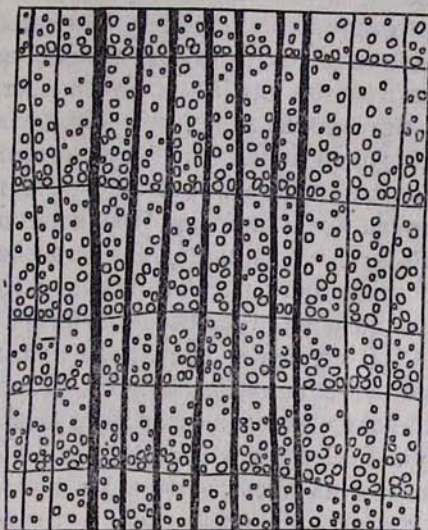


Рис. 6.—Схема поперечного среза *Cotoneaster multiflora*. Заметна тенденция к кольцесосудистости. $\times 80$.

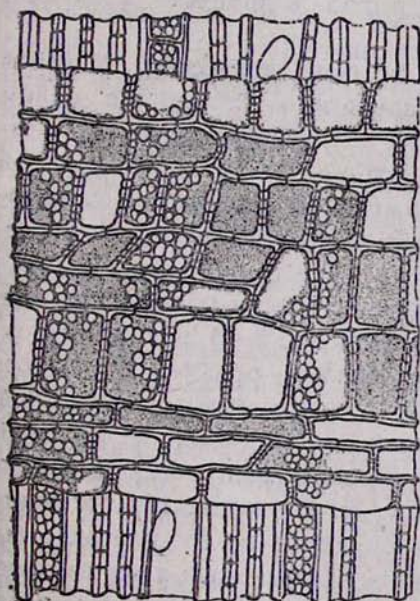


Рис. 7.—Радиальный срез *Cotoneaster Fontanesii*. Гетерогенный луч. $\times 480$.

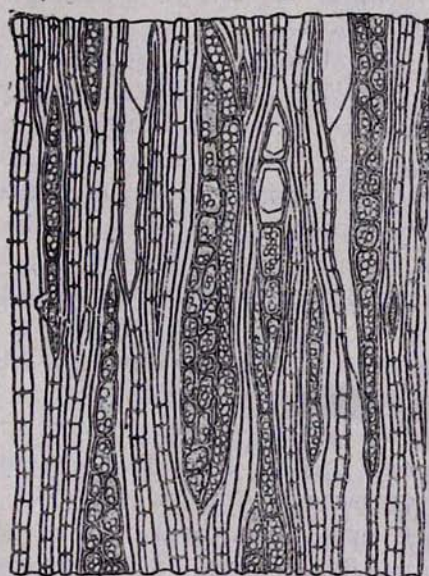


Рис. 8.—Тангентальный срез *Cotoneaster Fontanesii*. Видны кристаллоносные клетки. $\times 480$.

ные, окаймления округлые, отверстия вытянутые, иногда выходящие за пределы окаймления. Волокнистые трахеиды с овальными или округлыми порами. Спиральные утолщения как у сосудов, так и трахеид отсутствуют; только на стенках сосудов *Crataegus caucasica* заметна слабая штриховатость. Древесная паренхима диффузная и метатрахеальная, не обильная. Лучи гетерогенного II В типа с некоторой тенденцией к гомогенности. На поперечном срезе тангентальные стенки клеток луча часто косые, а также однорядные лучи иногда четковидные. При переходе из одного годичного слоя в другой лучи несколько расширяются. При соприкосновении с широким сосудом лучи не изгибаются. Кристаллы были обнаружены только у одного вида *C. pseudoheterophylla*.

В строении древесины отдельных видов имеются более или менее существенные отличия. Так, например, по одному из основных наиболее важных диагностических признаков, именно гетерогенности лучей, *Crataegus pontica* отличается от всех остальных видов *Crataegus* (из числа изученных нами). У данного вида лучи гомогенного I типа, в то время как у остальных лучи гетерогенного II В типа. Наблюдаются отличия и в отношении рядности лучей. У *Crataegus caucasica* и *C. orientalis* лучи только одно и двухрядные, в то время как лучи остальных двух видов от 1 до 3-рядные. У *Crataegus*, как мы указывали в характеристике рода, спиральные утолщения на стенках сосудов обычно отсутствуют, однако, штриховатость заметна у *C. caucasica* (рис. 9).

Род *Crataegus* несмотря на гетерогенность лучей, можно считать одним из наиболее подвинутых родов в процессе эволюции подсемейства.

8. *Mespilus* (*M. germanica* L.). Строение древесины *Mespilus* очень близко напоминает строение древесины *Crataegus* с одним только существенным отличием, именно, волокнистые трахеиды *Mespilus* несут спиральные утолщения, которые отсутствуют у видов рода *Crataegus*. Род *Mespilus* может быть охарактеризован следующим образом: одиночные просветы довольно равномерно разбросаны по всей древесине, иногда собраны в группы по два. Граница годичного слоя не совсем ясно выражена. Полоска сплюснутых элементов обычно присутствует и составлена из 5—6 рядов клеток. Поровость сосудов прямая, поры свободные, редкие. Сосуды без спиральных утолщений, спирали хорошо развиты у волокнистых трахеид и наблюдаются почти у всех трахеид. Волокнистые трахеиды с округлыми, косо расположенными порами. Древесная паренхима диффузная и отчасти метатрахеальная. Лучи скорее гетерогенного II В типа. Лучи от 1 до 2 клеток в ширину и до 30 клеток в высоту. Лучи узкие, но не очень широкие. Однорядные лучи на поперечном срезе часто четковидные. Форма просветов часто угловатая, редко округлая. Лучи при переходе из одного годичного слоя в другой несколько расширяются. Кристаллы не обнаружены (рис. 10).

Рассмотренные нами 8 родов в основном входят в трибу *Crataegeae* (так как она была установлена в свое время немецкими дендрологами Диппелем (Dippel, 1893) и Кене (Koehe, 1893). Однако, кроме 4 родов трибы *Crataegeae* (*Cotoneaster*, *Pyracantha*, *Mespilus*, *Crataegus*), в числе описанных нами восьми родов имеются четыре

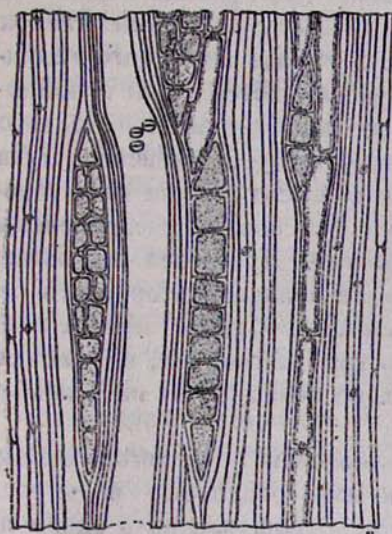


Рис. 9.—Тангентальный срез *Crataegus caucasica*. Волокнистые трахеиды без спиральных утолщений. $\times 480$.

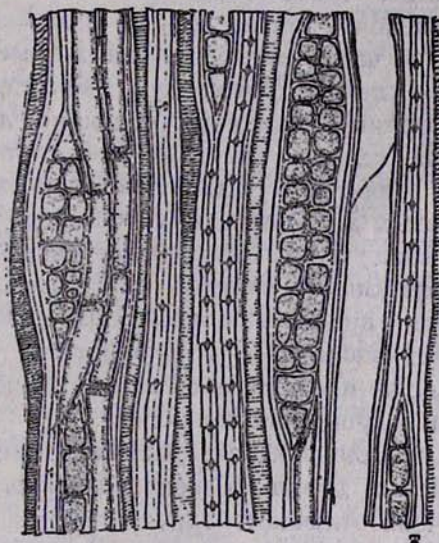


Рис. 10.—Тангентальный срез *Mespilus germanica*. Хорошо видны спиральные утолщения на волокнистых трахеидах. $\times 480$.

рода из трибы *Pyrgeae* (по Диппелю), именно: *Photinia*, *Osteomeles*, *Stranvaesia*, *Eriobotrya*, которые отличаются теми же признаками строения, что и представители трибы *Crataegus*, именно более или менее резко выраженной гетерогенностью лучей. (Ни у Диппеля, ни Кене нет родов *Osteomeles*, *Stranvaesia* и *Eriobotrya*, повидимому, они не отделяли их от близких к ним родов).

Перейдем теперь к описанию остальных представителей подсемейства *Pomoideae*, входящих в трибу *Pomeae* в смысле Диппеля и трибу *Sorbaea* в смысле Кене. В этой трибе преобладающее большинство видов, кроме некоторых *Sorbus*, имеет исключительно древесину с гомогенными лучами. С этой точки зрения значительный интерес представляют представители рода *Sorbus*. В пределах названного рода наблюдаются виды с явно или довольно строго гетерогенными лучами. Наряду с этим встречаются виды с наиболее высокоорганизованной древесиной, напоминающей некоторые *Pyrus*.

9. *Sorbus* [*S. aria* (L.) Crantz, *S. aucuparia* L., *S. Boissieri* C. K. Schn., *S. domestica* L., *S. graeca* (Spach.) Held., *S. sambucifolia* Roem., *S. tianschanica* Rupr., *S. torminalis* Crantz., *S. umbellata* Fritsch.] Древесина рассеяно-сосудистая, с тенденцией к кольцесосудистости, или реже кольцесосудистая. Многочисленные просветы образуют рыхлую полоску в ранней древесине, которая в поздней древесине

значительно уменьшается. Сосуды крупные, 40—42 μ в диаметре. На поперечном срезе форма просветов часто угловатая, округлая или овальная. Спиральные утолщения сосудов, являющиеся постоянным признаком для рода, заметны почти на всех сосудах, однако, у большинства видов их нет у волокнистых трахеид. Спирали у волокнистых трахеид имеются только у *S. domestica*. Граница годичного слоя почти всегда хорошо выражена. Тангентальные стенки клеток лучей часто косые, иногда прямые. При переходе из одного годичного слоя в другой лучи никогда не расширяются. При соприкосновении с широкими сосудами лучи не изгибаются. Лучи одного типа, только узкие, от 1—2 клеток в ширину (у *S. domestica* лучи до 3 клеток в ширину) и до 30 клеток в высоту. Лучи от гетерогенных до гомогенных. Стоячие клетки в основном распределены в конце луча. Перфорация сосудов простая. Древесная паренхима диффузная и отчасти метатрахеальная, не обильная. Поровость сосудов прямая или несколько косая. Поры свободные, иногда редкие; окаймления пор округлые, отверстия вытянутые, не выходящие за пределы окаймления. Кристаллы не обнаружены ни в лучах, ни в древесной паренхиме.

Общая характеристика строения древесины рода *Sorbus* оказывается довольно неопределенной, так как отдельные виды рода очень отличаются друг от друга. В этом отношении ни в одном из родов мы не видим столь глубоких отличий в составе лучей, варьирующих от гетерогенного II A типа (*S. graeca*) до гомогенных. Род *Sorbus* является наименее однородным из всех родов подсемейства.

Самую примитивную картину строения древесины дает *S. graeca*, древесина которого, однако, при этом характеризуется кольцесудистостью. У этого вида в древесине одиночные сосуды, разбросанные по всему годичному слою, резко уменьшаются в поздней древесине. Просветы 30—40 μ в диаметре. Форма их часто угловатая, иногда округлая. Граница годичного слоя ясно выражена. Древесная паренхима диффузная, отчасти и метатрахеальная, причем преобладает метатрахеальный тип расположения паренхимы. Лучи строго гетерогенные, гетерогенного II A типа (почти как лучи *Osteomeles*, но клетки луча более крупные). Высота стоячих клеток в 3—4 раза превышает ширину. Стоячие клетки в основном распределены в конце луча, часто однорядные лучи состоят только из стоячих клеток. На поперечном срезе тангентальные стенки клеток лучей, главным образом, косые, редко прямые, а однорядные лучи часто четковидные. При переходе из одного годичного слоя в другой лучи несколько расширяются. Почти все сосуды со спиральными утолщениями, которые более ясно выражены на стенках узких сосудов. Волокнистые трахеиды без спиральных утолщений, с крупными округлыми порами. Поровость сосудов прямая; поры крупные, окаймление пор округлое, отверстия вытянутые, выходящие за пре-

дела окаймления. Лучи от 1—2 клеток в ширину и до 20—22 клеток в высоту. Кристаллы не обнаружены.

Sorbus umbellata из той же секции *Nahnia* по своему строению резко отличается от *S. граеса*, во-первых, тем, что древесина у этого вида рассеянно-сосудистая, лишь с некоторой тенденцией к кольцесосудистости; а древесная паренхима диффузная. Однако, самое основное отличие заключается в том, что у *S. umbellata* лучи гомогенного I типа. Спиральные утолщения на стенках сосудов почти отсутствуют, только у некоторых заметна штриховатость.

Несколько иную картину дает *S. torminalis* из секции *Torminalia*. Древесина рассеянно-сосудистая, без малейшей тенденции к кольцесосудистости. Просветы довольно многочисленные, не более 28 μ в диаметре, несколько уменьшаются в поздней древесине. Граница годичного слоя слабо выражена. Спиральные утолщения на стенках сосудов заметны плохо. У многих сосудов заметна слабая штриховатость. Поровость сосудов прямая или же несколько косая. Окаймления пор округлые, отверстия вытянутые, не выходящие за пределы окаймления. Лучи гетерогенного II В типа, с заметной тенденцией к гомогенности. Стоячие клетки не более чем в 2 раза превышают ширину. При переходе из одного годичного слоя в другой лучи не расширяются. Лучи только одно и двурядные, причем однорядные лучи довольно низкие, не более 6 клеток в высоту и встречаются редко. *Sorbus Boissieri* из секции *Ausciparia* (подряд *Eusorbus*) дает следующую картину: древесина с заметной тенденцией к кольцесосудистости. Просветы многочисленные, образуют довольно рыхлую полоску в ранней древесине и значительно уменьшаются в поздней. Просветы в среднем 40 μ в диаметре. Лучи скорее гомогенные, гомогенного I типа. Чуть крупнее по размеру клетки распределены в конце луча, высота этих клеток в 2 раза превышает ширину. Спиральные утолщения на стенках сосудов плохо выражены. Волокнистые трахеиды без спиральных утолщений. Поровость сосудов свободная, несколько косая. Пory округлые, отверстия вытянутые, не выходящие за пределы окаймления.

Не будем перечислять далее особенности анатомического строения отдельных видов рода, так как этому вопросу нами посвящена особая работа (Туманян, 1949).

На основании изученного нами материала мы считаем себя вправе высказать ту мысль, что род *Sorbus* является как бы промежуточной формой в пределах подсемейства *Pomoideae*, от которого возникли все остальные виды, имеющие гомогенные лучи. Внутри данного рода, путем расщепления признаков, произошли две ветви, одна из которых в дальнейшем в процессе ксерофитизации приобрела более организованную и специализированную древесину (как некоторые виды рода *Rugus*). С систематической, а также и с филогенетической точки зрения, этот род представляет значительный интерес.

10. *Amelanchier* [*A. asiatica* (S. et Z.) Endl.]. Древесина рассеяно-сосудистая. Граница годичного слоя слабо выражена.

Просветы многочисленные, одиночные, иногда собраны в группы по 2 или 3. В поздней древесине просветы уменьшаются в диаметре. Форма просветов угловатая, округлая или редко овальная. Сосуды в диаметре 36μ в среднем. Поровость сосудов прямая, поры свободные, редкие, окаймления пор округлые, отверстия вытянутые. Спиральные утолщения на стенках сосудов отсутствуют. Волокнистые трахеиды со спиральными утолщениями. Древесная паренхима метатрахеальная и диффузная, довольно обильная. Лучи гомогенного 1 типа, от 1 до 3 клеток в ширину и до 25 клеток в высоту. В основном все клетки луча лежачие. Тангентальные стенки клеток лучей только прямые (на поперечном срезе). При переходе из одного годичного слоя в другой лучи несколько расширяются. Кристаллы не обнаружены.

11. *Chaenomeles* [*Ch. japonica* (Thunb.) Lindl.]. Характеризуется рассеянно-сосудистой древесиной. Одиночные просветы довольно равномерно разбросаны по всему годичному кольцу, иногда собраны в группы по 2 или 3. В поздней древесине количество их несколько уменьшается. Граница годичного слоя выражена слабо. Полоска сплюснутых элементов состоит из 2—3 слоев, но иногда отсутствует. Форма просветов только угловатая, размером до 30μ в диаметре. Поровость сосудов прямая или иногда несколько косая. Пores свободные, изредка сближенные, мелкие. Окаймления пор округлые, отверстия вытянутые, иногда выходящие за пределы окаймления. Спиральные утолщения плохо выражены. Заметна слабая штриховатость только на узких сосудах. Волокнистые трахеиды иногда со спиральными утолщениями. Древесная паренхима метатрахеальная и диффузная, довольно обильная. Лучи гомогенного 1 типа. Лучи узкие от 1 до 2 клеток в ширину и до 25 клеток в высоту. Однорядные лучи скорее линейные по форме, чем веретеновидные, двурядные лучи только веретеновидные. На поперечном срезе тангентальные стенки клеток лучей обычно прямые, но иногда косые. Однорядные лучи (на поперечном срезе) не бывают четко-видными. При переходе из одного годичного слоя в другой лучи не расширяются. Кристаллы обнаружены в древесной паренхиме. Укажем, что *Chaenomeles japonica*, являющийся исключительно японским видом (в СССР не растет) имеет очень схожую структуру, с одной стороны, с *Cudonia*, с другой стороны, с группой *Rugus*—*Malus*.

12. *Micromeles*¹ (*M. alnifolia* Kochne). Древесина рассеяно-сосудистая. В поздней древесине количество просветов несколько уменьшается. Граница годичного слоя более или менее ясно выра-

¹ Ряд ботаников относит род *Micromeles* к роду *Sorbus* в качестве *S. alnifolia* (S. et. Z.) C. Koch.

жена благодаря наличию полосы сплюснутых элементов, состоящей из 2—3 слоев клеток. Форма просветов угловатая, округлая или овальная. Древесная паренхима диффузная, изредка метатрахеальная. Поровость сосудов прямая или несколько косая, поры сближенные. Окаймления пор округлые, отверстия вытянутые, не выхо-

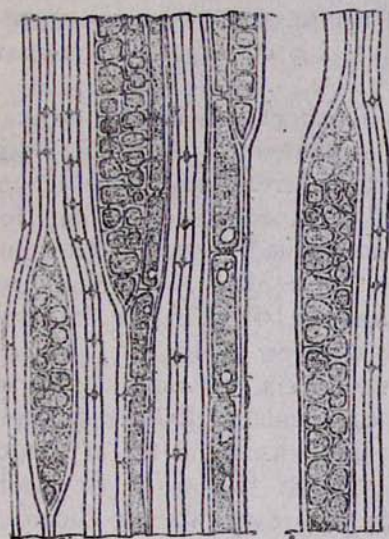


Рис. 11.—Тангентальный срез *Miscotomeles alnifolia*. Гомогенные лучи, однорядные встречаются редко. $\times 480$.

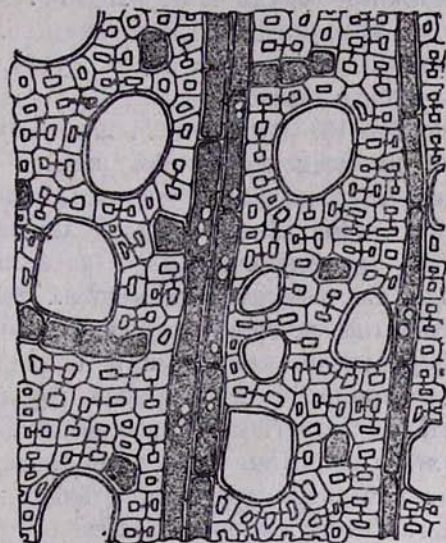


Рис. 12.—Поперечный срез *Rytus complanis*. Довольно крупные просветы. $\times 480$.

дящие за пределы окаймления. Сосуды со спиральными утолщениями. Спирали у волокнистых трахеид отсутствуют, поры округлые, с сильно вытянутыми отверстиями. Лучи гомогенного I типа, от 1 до 3 клеток в ширину и до 25 клеток в высоту. Однорядные лучи редкие и довольно низкие от 3 до 7 клеток в высоту. Однорядные лучи в основном веретеновидные. Тангентальные стенки клеток лучей иногда косые. При переходе из одного слоя в другой лучи несколько расширяются. Кристаллы не обнаружены (рис. 11).

13. *Cydonia* (*C. oblonga* Mill.). Древесина рассеяно-сосудистая. Сосуды единичные, иногда собраны в группы по 2 или 3. Многочисленные просветы несколько уменьшаются в поздней древесине. Форма просветов часто угловатая или округлая. Древесная паренхима диффузная или отчасти метатрахеальная. Поровость сосудов прямая или несколько косая. Поры свободные. Окаймления пор округлые, отверстия вытянутые, причем отверстия иногда скрещиваются. Волокнистые трахеиды без спиральных утолщений с косо расположенными округлыми порами. Спиральные утолщения на стенках сосудов не заметны, только у некоторых сосудов заметна слабая штриховатость. Иногда спиральные утолщения заметны на клювах сосудов. Граница годичного слоя слабо выраженная, характеризуется наличием слоя сплюснутых клеток, состоящая из 2—3 рядов. Лучи

гомогенного 1 типа, узкие, от 1—2 клеток в ширину и от 4—5 до 27 клеток в высоту.

Тангентальные стенки клеток лучей на поперечном срезе обычно прямые, иногда косые. При переходе из одного годичного слоя в другой лучи обычно не расширяются, при соприкосновении с широкими сосудами не изгибаются. Кристаллов нет.

Строение древесины айвы близко напоминает строение древесины представителей родов *Rugus* и *Malus*, к рассмотрению которых мы сейчас переходим.

14—15. *Rugus* и *Malus*. Самой высокоорганизованной группой из всех изученных нами родов подсемейства *Romoideae* мы считаем комплекс *Rugus* и *Malus*, представители которого широко распространены в пределах Кавказа и, особенно, Армении. Поэтому мы позволим себе несколько подробнее описать эти два рода. Систематика кавказских груш за последние несколько десятилетий подверглась значительной ревизии. В третьем издании „Деревьев и кустарников Кавказа“, вышедшем в 1919 г., Медведев приводит четыре вида груши для Кавказа, именно: *Rugus salicifolia*, *P. syriaca*, *P. elaeagrifolia* и *P. communis*. В 1923 году в результате критического исследования кавказских груш Ю. Н. Воронцов установил три новых вида этого рода *P. taochia*, *P. oxuprion*, *P. raddeana*. В первом издании четвертого тома „Флоры Кавказа“ Гроссгейма описывается уже 8 видов груши, растущих на Кавказе, именно: *P. salicifolia*, *P. taochia*, *P. communis*, *P. Balansaë*, *P. boissieriana*, *P. raddeana*, *P. syriaca*, *P. oxuprion*.

В 1936 году из лесов Зангезура Малеевым был описан *P. zangezuga* как новый вид груши. Затем в 1937—1938 г. А. А. Федоровым описаны еще три новых вида *P. Grossheimii* из лесов Талыша, *P. Takhtadzhiani* из южной Армении и *P. Sosnovskii* из окрестностей Еревана.

В IX томе „Флоры СССР“ число видов груш, растущих на Кавказе, уже достигает 18. Но после выхода в свет IX тома „Флоры СССР“ Рубцов описал несколько новых видов груш из Армении, до сих пор, однако, еще не опубликованных. В последней по времени в еще не опубликованной монографии А. А. Федорова (1943) приводится 23 вида груши, растущих на Кавказе, разделенных на 3 секции. Что касается рода *Malus*, то этот род, повидимому, значительно более однообразен и во „Флоре СССР“ все представители этого рода, растущие на Кавказе, рассматриваются как один вид *M. orientalis*.

Из 18 видов груш (по „Флоре СССР“), растущих на Кавказе, нами изучено 6 видов груши, взятых из различных районов Армении и единственный вид яблони, а также 9 видов яблони и груши, взятых из Сухумского и Батумского Ботанических садов (китайские и японские виды), привлеченных для сравнения. Таким образом, нами всего изучено 15 видов яблони и груши. Анатомическое строение этих двух родов очень схоже и может быть охарактери-

зовано следующим образом. Древесина рассеянно-сосудистая. Сосуды одиночные или реже собраны в группы по 2 или 3. Поровость сосудов прямая или косая, окаймления пор округлые или редко овальные, отверстия пор овально-вытянутые или вытянутые. Спиральные утолщения как у сосудов, так и у трахеид отсутствуют. Перфорация сосудов простая. Многочисленные просветы довольно равномерно распределены по годовичному кольцу, несколько уменьшаясь в размере и количестве в поздней древесине. Форма просвета часто угловатая, округлая или редко овальная. Сосуды с очень малыми или редко довольно малыми диаметрами. Граница годовичного слоя слабо выраженная и характеризуется наличием 2—3 слоев сплюснутых клеток. Древесная паренхима диффузная и отчасти метатрахеальная. Лучи одного типа, узкие, в основном гомогенные, иногда с некоторой тенденцией к гетерогенности. Только от 1—2 клеток в ширину и от 14—15 до 30—35 клеток в высоту. Тангентальные стенки клеток лучей на поперечном срезе обычно прямые, но иногда косые. Лучи при переходе из одного годовичного слоя в другой не расширяются, при соприкосновении с сосудами не изгибаются. Тиллы замечены не были. Кристаллы, характерные для многих *Pomoideae*, обнаружены у некоторых видов груш (рис. 12, 13).

В строении древесины отдельных видов *Pyrus* и *Malus*, несмотря на большое их сходство, имеются довольно существенные отличия; не совпадающие, однако, с родовыми подразделениями. Как все подсемейство *Pomoideae* в целом, так и комплекс *Pyrus*—*Malus* по одному из основных диагностических признаков, именно гетерогенности лучей, может быть разделен на две группы; в первую группу, где лучи более или менее гетерогенные, входят *P. communis*, *P. phaeocarpa*, *P. japonica*, *Malus orientalis*, *M. sikkimensis*, во вторую группу входят все остальные виды с гомогенными лучами, из числа изученных нами (рис. 14, 15). У видов груш, которые имеют скорее гетерогенные лучи, на стенках сосудов заметна слабая штриховатость.

Одним из важных диагностических признаков можно считать

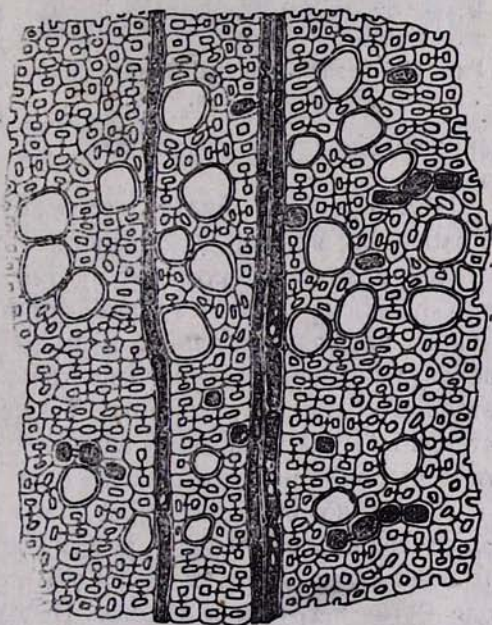


Рис. 13.—Поперечный срез *Pyrus syriaca*. Диаметр просветов меньше, чем на предыдущем рисунке. $\times 480$.

также очертание просветов. Для этой группы, как и для всех *Romoideae*, является характерным преобладание просветов с угловатыми очертаниями, только у *P. calleriana* и отчасти *M. sikkimensis* преобладает скорее округлое очертание просветов. Кристаллы оксалата кальция найдены только в древесной паренхиме у видов *P. syriaca* (образец из Джермука), *P. japonica*, *P. phaeocarpa*, *P. betulaefolia* (образцы из Сухумского Ботанического сада).

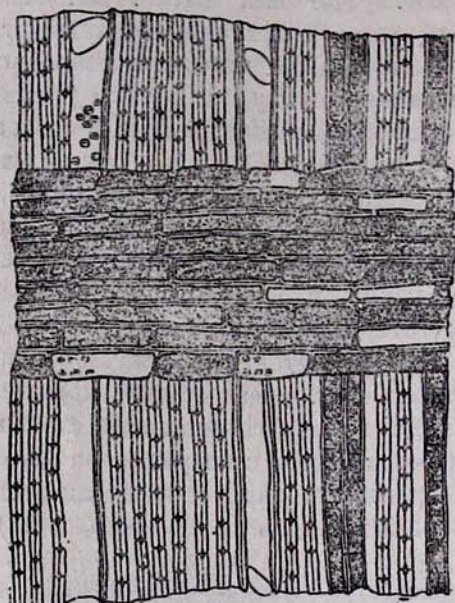


Рис. 14.—Радиальный срез *Pirus syriaca*. Гомогенный луч. X480.

У представителей этих двух родов лучи обычно низкие, как у большинства *Romoideae*. Сравнительно более высокими лучами обладают некоторые виды *Pirus*, как например, *P. raddeana*, *P. Voronovii*, *P. calleriana*, имеющие до 32—35 клеток в высоту. Наряду с этим наиболее низкими лучами обладает *Malus sikkimensis*, имеющий не более 14 клеток в высоту. У данного вида как двурядные, так и однорядные лучи веретеновидные.

Pirus syriaca имеет древесину очень схожую с древесиной *P. salicifolia*, являющейся наиболее высокоорганизованным представителем как этого комплекса, так и всего подсемейства. Однако, надо отметить, что *P. syriaca* отличается от всех остальных груш четким выделением ранней и поздней древесины. Уменьшение просветов в поздней древесине настолько заметно, что получается впечатление кольцесосудистости. То же самое можно сказать и относительно *M. sikkimensis*, у которого тенденция к кольцесосудистости еще более резко выражена (рис. 16, 17, 18, 19, 20).

Сходство строения древесины этих двух родов указывает на большую близость между ними. Однако, это не говорит за то, что мы можем вернуться к взглядам старых авторов, соединивших в роде *Pirus* и грушу и яблоню. Несомненно, мы имеем дело с ярким примером эволюционной гетерохронии признаков (см. Тахтаджян, 1946). В данном случае эволюция признаков плода и листьев не сопровождалась параллельной эволюцией строения древесины (Туманян, 1947).¹

¹ См. однако интересную работу И. Н. Коновалова (1946), обнаружившего в мякоти одного из видов яблони каменистые клетки, которые до сих пор считались одним из характерных признаков рода *Pirus*.

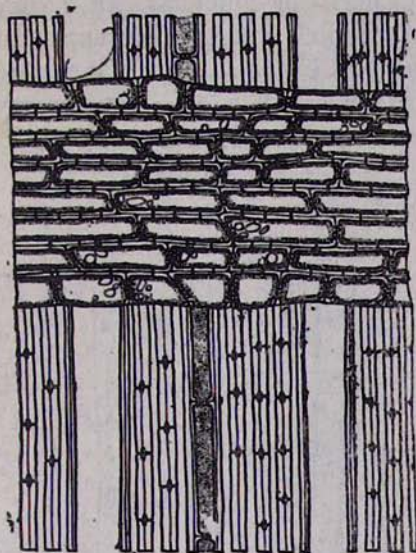


Рис. 15.—Радиальный срез *Pyrus phaeosagra*. Заметна тенденция к гетерогенности. $\times 480$.

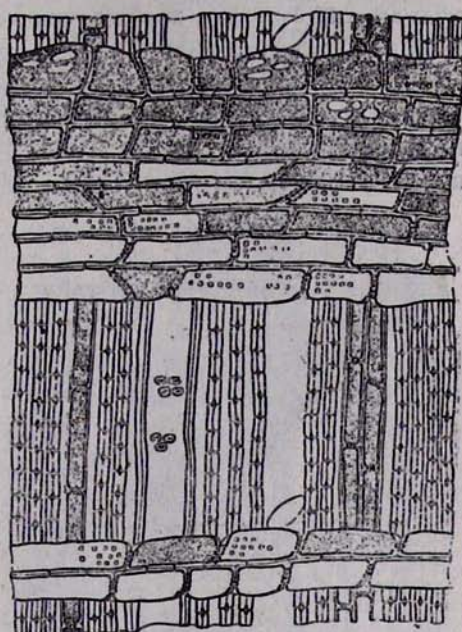


Рис. 16.—Радиальный срез *Malus orientalis*. Заметна тенденция к гетерогенности. $\times 480$.

У многих представителей подсемейства *Pomoideae* однорядные лучи на поперечном срезе часто бывают четковидными, что является характерной особенностью некоторых родов. У группы *Pyrus*—*Malus* четковидные лучи совершенно отсутствуют. Повидимому, этот тип лучей характерен для более примитивных видов.

Для более полного представления о строении древесины *Pomoideae* в целом нами были изучены также молодые 2—3-летние побеги представителей некоторых родов. Известно что исследование онтогенеза органов и частей растений иногда дает весьма ценные указания для выяснения ряда важнейших филогенетических вопросов (Козо-Полянский, 1937, Тахтаджян, 1943).

1. *Malus orientalis*. Двух—трехлетний побег по структуре не очень отличается от взрослого образца. Сердцевина гетерогенная, иногда имеющая кристаллоносные клетки, по форме не отличающиеся от обычных сердцевинных клеток. Просветы первого годичного кольца (на поперечном срезе) несколько отличаются по количеству и размеру от последующих двухгодичных колец. В первом годичном кольце их гораздо меньше, чем во втором и третьем годичных кольцах. Древесная паренхима диффузная, изредка метатрахеальная (в третьем годичном кольце). Лучи на поперечном срезе, главным образом, однорядные, изредка двурядные. Однорядные лучи иногда четковидные. Перфорация сосудов только простая, косая. Поровость

прямая, окаймления пор округлые, отверстия сильно вытянутые, не выходящие за пределы окаймления.

Сосуды протоксилемы с хорошо развитыми спиральными и кольчатыми утолщениями. На клювах некоторых сосудов метаксилемы видны спиральные утолщения. Волокнистые трахеиды с овальными порами, отверстия вытянутые, спирали на трахеидах отсутствуют.

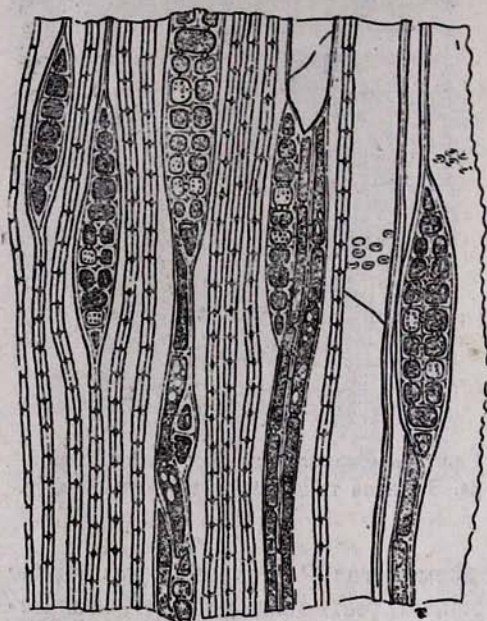


Рис. 17.—Тангентальный срез *Pirus syriaca*. Гомогенные лучи. $\times 480$.

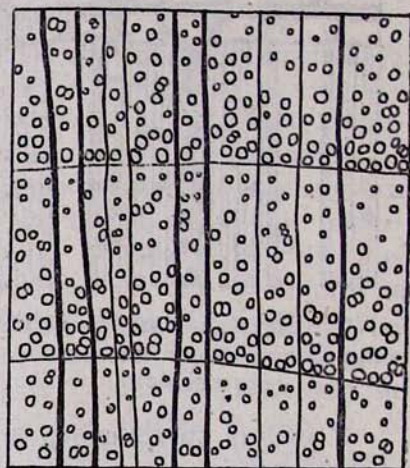


Рис. 18.—Схема поперечного среза *Pirus syriaca*. Заметна тенденция к кольцесосудистости. $\times 80$.

Поровость сосудов обычно прямая, иногда лестничная. Лучи в основном однорядные, довольно высокие, состоящие из вертикально-вытянутых клеток; встречаются лучи от одного до трехрядные гетерогенного II В типа.

2. *Pirus communis*. Молодой побег несколько отличается от молодого побега *Malus orientalis*. Сердцевина также гетерогенная, с наличием кристаллоносных клеток.

Просветов в первом годичном кольце гораздо больше, чем во втором и третьем годичных кольцах. Волокнистые трахеиды с более толстыми стенками, которыми отличается и от взрослого образца этого же вида. Древесная паренхима диффузная и изредка метатрахеальная. Лучи на поперечном срезе большей частью однорядные, изредка двурядные. Лучи более четковидные в первом, чем во втором и третьем годичных кольцах. Перфорация сосудов простая. Спиральные утолщения как у сосудов, также и у трахеид отсутствуют; некоторые сосуды с заметной штриховатостью. Поровость сосудов лестничная и прямая, поры свободные или иногда сближенные; окаймления пор округлые, отверстия вытянутые. Поры на стен-

ках сосудов довольно многочисленные. Поры волокнистых трахеид овальные, чуть косо-расположенные. Лучи, главным образом, одно-рядные, довольно высокие, до 30—32 клеток. Двурядные лучи встречаются редко. Лучи скорее гетерогенного II А типа.

3. *Pyrus syriaca*. Имеет однородную сердцевину. Древесина побегов сходна с древесиной взрослого ствола. Количество просветов

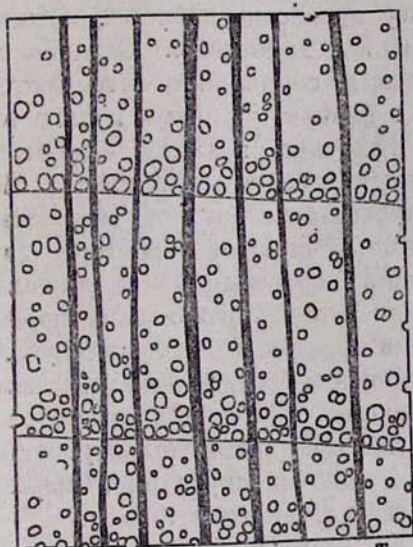


Рис. 19.—Схема поперечного среза *Malus sikkimensis*. Тенденция к кольцесосудистости еще ярче выражена. $\times 80$.

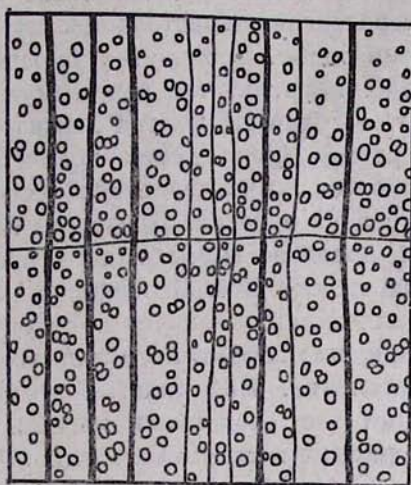


Рис. 20.—Схема поперечного среза *Pyrus Voronovii*. Рассеянно-сосудистая древесина. $\times 80$.

во всех трех годичных кольцах почти одинаковое. В поздней древесине во всех годичных кольцах количество просветов значительно уменьшается, причем создается впечатление кольцесосудистости (так же, как и у взрослого образца). Просветы одиночные, иногда собраны по 2 или 3. Паренхима диффузная, отчасти и метатрахеальная. Лучи одно и двурядные, на поперечном срезе иногда четковидные, которые встречаются очень редко, только в первом годичном кольце. Перфорация сосудов только простая, косая. Сосуды иногда с заметной штриховатостью. Поровость сосудов прямая, поры свободные; окаймления пор округлые, отверстия вытянутые, не выходящие за пределы окаймления. Волокнистые трахеиды без спиральных утолщений, с овальными порами, встречающимися довольно редко. Лучи одно и двурядные, не очень высокие, до 25 клеток. Кристаллы характерные для клеток сердцевины, обнаружены и в древесной паренхиме. Лучи скорее однородные, 1 типа.

4. *Pyrus Takhtadzhiani*. Серцевина менее однородная, кристаллоносные клетки встречаются чаще, чем у *P. communis* и *M. orientalis*. Количество просветов в первом, во втором и последующих го-

дичных слоях почти одинаковые, в то время как у *P. communis* и *M. orientalis* количество их значительно меньше в первом годичном кольце. Паренхима диффузная и отчасти метатрахеальная. Перфорация сосудов простая. Поровость сосудов прямая, отверстия вытянутые. Сосуды и волокнистые трахеиды без спиральных утолщений. Лучи одно и двурядные, довольно высокие. Двурядные лучи с длинными однородными окончаниями. Лучи скорее гетерогенного II В типа.

5. *Cotoneaster Fontanesii*. Строение древесины побега проявляет большое сходство с взрослым состоянием древесины. Сердцевина гетерогенная. Кристаллоносные клетки в сердцевине встречаются очень редко. Количество просветов в первом годичном кольце гораздо меньше, чем в последующих годичных кольцах. Второе и третье годичные кольца характеризуются кольцесосудистостью. Из-за резкого уменьшения количества просветов в поздней древесине создается впечатление кольцесосудистости, которое характерно для взрослого образца. Древесная паренхима диффузная и метатрахеальная, довольно скудная, в то время как у взрослого образца паренхима не скудная. Перфорация сосудов простая. Спиральные утолщения видны у некоторых сосудов. Поровость сосудов прямая, окаймления пор округлые, отверстия вытянутые, выходящие за пределы окаймления. Волокнистые трахеиды часто со спиральными утолщениями и с овальными порами. Лучи одно и двурядные, причем двурядные встречаются редко. Лучи гетерогенного II В типа.

6. *Mespilus germanica*. Сердцевина гетерогенная, кристаллоносные клетки встречаются довольно часто. Второй и третий годичные слои от первого отличаются значительным уменьшением количества просветов в поздней древесине. В ранней древесине бросается в глаза одна полоска более крупных просветов, как бы окаймляющая годичный слой. Древесная паренхима диффузная и метатрахеальная, довольно обильная. Лучи на поперечном срезе часто четко-видные. Лучи одно и двурядные, довольно высокие, до 40 клеток. гетерогенного II А типа. Перфорация сосудов простая. Спиральные утолщения на стенках сосудов отсутствуют, иногда заметна штриховатость. Волокнистые трахеиды без спиральных утолщений с многочисленными округлыми порами. Поровость сосудов прямая, поры округлые. Между молодым побегом и зрелым образцом *M. germanica* имеется довольно существенное отличие, волокнистые трахеиды зрелого образца *M. germanica* имеют хорошо развитые спиральные утолщения, в то время как у молодого побега спирали отсутствуют.

7. *Sorbus torminalis*. Сердцевина скорее гомогенная, клетки кристаллов оксалата кальция встречаются довольно часто. Просветы немногочисленные, довольно равномерно разбросанные по годичному кольцу. Годичные кольца почти не отличаются друг от друга. Количество просветов во всех кольцах прироста почти одинаковое. Кольца прироста довольно узкие, этим молодой побег *S. torminalis*, отличается от всех остальных побегов из числа изученных нами.

Перфорация сосудов простая; поровость прямая, отчасти лестничная, поры многочисленные. Спиральные утолщения более или менее хорошо выражены у более узких сосудов. Волокнистые трахеиды без спиральных утолщений с многочисленными овальными порами. Древесная паренхима диффузная, довольно скудная, в то время как у взрослого образца *S. torminalis* паренхима диффузная и метатрахеальная. Лучи одно и двурядные, невысокие, до 25 клеток в высоту, гетерогенного II A типа.

8. *Amelanchier asiatica*. Сердцевина гетерогенная, кристаллоносные клетки отсутствуют. Количество просветов в первом годичном кольце гораздо больше, чем в последующих двухгодичных кольцах. Просветы с преобладающим угловатым очертанием. Древесная паренхима диффузная и метатрахеальная, скудная. Перфорация сосудов простая. Однорядные лучи на поперечном срезе часто четковидные. Спиральные утолщения присутствуют у более узких сосудов. Поровость сосудов прямая, поры свободные. Волокнистые трахеиды без спиральных утолщений с многочисленными овальными порами. Лучи гетерогенного II B типа, одно и двурядные, довольно высокие, до 40 клеток в высоту.

9. *Cydonia oblonga*. Сердцевина гомогенная, кристаллоносные клетки отсутствуют. Просветы немногочисленные, равномерно разбросанные по всем годичным кольцам. Имеет довольно схожую со зрелым образцом древесину. Древесная паренхима диффузная и метатрахеальная, обильная. Однорядные лучи на поперечном срезе иногда четковидные. Перфорация сосудов простая. Спиральные утолщения как у сосудов, так и у волокнистых трахеид отсутствуют. Пory на сосудах плохо выражены. Поровость прямая или несколько косая. Окаймления пор округлые, отверстия вытянутые, выходящие за пределы окаймления. Лучи гетерогенного II B типа, довольно высокие, до 45 клеток.

10. *Osteomeles antilidifolia*. Имеет очень схожую с взрослым образцом древесину. Сердцевина гетерогенная, кристаллоносные клетки встречаются редко. Многочисленные просветы равномерно разбросаны по всему годичному кольцу, незначительно уменьшаясь в поздней древесине. Древесная паренхима диффузная и метатрахеальная, довольно обильная. Перфорация сосудов простая. Поровость сосудов прямая или редко лестничная; поры округлые, отверстия вытянутые, не выходящие за пределы окаймления. Спирали хорошо выражены у некоторых сосудов; волокнистые трахеиды часто со спиральными утолщениями. Лучи одно и двурядные, невысокие, до 27 клеток в высоту. Лучи гетерогенного II A типа.

Из всего сказанного видно, что молодые побеги до некоторой степени отличаются от зрелой древесины: первое, что бросается в глаза, строгая гетерогенность лучей, которая наблюдается и у тех видов, зрелые образцы которых имеют почти строго гомогенные лучи, как, например, *Amelanchier asiatica*, *Cydonia oblonga*.

Затем встречается лестничный тип поровости у видов *Osteomeles antilidifolia*, *Cotoneaster Fontanesii*, отчасти *Sorbus torminalis*, *Malus orientalis*, *Pyrus Takhtadzhanii*.

У всех остальных поровость прямая. Древесная паренхима почти у всех диффузная и метатрахеальная, кроме *Cotoneaster Fontanesii*, *Malus orientalis* и отчасти *Osteomeles antilidifolia*.

Некоторые образцы имеют древесину, довольно схожую со зрелым образцом. Таковы, например, *Pyrus syriaca*, *Cydonia oblonga*, *Mespilus germanica* и другие. У последних видов, повидимому, древесина очень быстро достигает зрелости. Лестничные перфорации, обнаруженные Золередером (Solereder, 1908) в древесине однолетних веток многих *Pomoideae*, нами ни разу отмечены не были.

Среди изучаемого нами материала имелись образцы *C. Fontanesii* и *P. salicifolia*, взятые на значительной высоте (окрестности сел. Личк, 3000 м. над уровнем моря). Эти образцы показали аномальное строение вторичной древесины, отличающейся от строения других образцов, растущих в менее крайних условиях. Так, образцы *C. Fontanesii* и *P. salicifolia*, довольно далеко стоящие друг от друга и имеющие разное строение древесины, дают одинаковую картину строения в отношении рядности лучей. Как нам известно, для большинства представителей подсемейства *Pomoideae* характерным являются одно и двурядные лучи, причем лучи видов рода *Cotoneaster* и рода *Pyrus* никогда не бывают более 2-х клеток в ширину. Подобную же картину дают образцы указанных родов, взятые в средней горной зоне. Образец, взятый из Кохпа (высота над уровнем моря не более 1000 метров), имеет нормальное строение древесины, такое же, как у всех остальных видов рода; но тот же самый *Cotoneaster*, взятый из верхней границы леса (окрестность сел. Личк), имеет широкие, до 5 рядов клеток лучи. То же самое можно сказать относительно *P. salicifolia*, образец которого, взятый там же, имеет также пятирядные лучи. Явление это у обоих образцов встречается постоянно. Безусловно, в данном случае мы имеем дело с аномалией, вызванной специфическими экологическими условиями.

Исследования влияния альпийского климата на строение древесины довольно редки в литературе. Одной из наиболее обстоятельных работ в этом направлении является статья Форсайта (Forsaith, 1920). Этот автор работал с древесиной *Betula glandulosa*, *B. alba* var. *cordifolia*, *Alnus crispa*, *Rhododendron japonicum*, произрастающих на вершинах Новой Англии, на высоте около 1800 метров над уровнем моря.

В своем исследовании Форсайт пришел к выводам, диаметрально противоположным наблюдаемым нами фактам. Он отметил в древесине изученных им видов редукцию лучей—именно преобладание у альпийского вида *Betula* однорядных лучей, исчезновение в древесине *Alnus crispa* агрегатных лучей и значительное уменьшение

широких лучей у *Rhododendron japonicum*. Однако, Чхубианишвили (1934), исследуя древесину альпийской лещины *Corylus colchica*, отметил, напротив, мощное развитие в ее древесине агрегатных лучей.

Поэтому, если факт увеличения рядности лучей у образцов двух различных видов *Pomoideae* бесспорно должен быть связан с влиянием строго специфических условий верхней границы леса, то общее значение этого явления остается открытым для будущих исследований.

Выводы и заключение

Детальное анатомическое исследование обширного материала, подробно изложенного в предыдущей главе, позволяет прийти к некоторым выводам о родственных взаимоотношениях в пределах подсемейства яблоневых.

Прежде всего, анатомическое исследование показывает значительное сходство структуры древесины у всех изученных родов подсемейства, малую выраженность родовых признаков. В этом отношении данные анатомии древесины вполне согласуются с данными внешней морфологии, которые не позволяют с исчерпывающей определенностью дать родовой диагноз для каждого из признаваемых в настоящее время родов.

Однако, как ни близки по типу строения исследованные нами представители подсемейства *Pomoideae*, все же в строении их вторичной древесины можно наметить признаки, варьирующие у разных родов и в некоторой степени позволяющие раскрыть ход эволюции в пределах подсемейства. В этом отношении основным признаком является характер лучей. Исследованиями Давида Крибса (Kribs, 1935), ученика проф. Бэйли, было установлено, что гетерогенные лучи являются признаком примитивности. Мы не будем здесь останавливаться на изложении аргументации этого автора, тем более, что в последнее время этот вопрос был подробно освещен Яценко-Хмелевским (1948).

Основываясь на данных Крибса, можно считать, что наиболее примитивным типом строения среди всех исследованных нами *Pomoideae* обладают *Osteomeles* [*O. antilidifolia*] и *Sorbus graeca*. Древесина этих двух видов характеризуется резко гетерогенными лучами I А типа, по классификации Крибса. Этот тип строения является, повидимому, исходным для всего подсемейства. Этим самым, конечно, мы не думаем утверждать, что все *Pomoideae* произошли именно от *Osteomeles antilidifolia* или *Sorbus graeca*. Наши данные показывают только, что этот тип строения является наиболее примитивным и что, следовательно, характеризующиеся им виды (согласно известному закону Долло о необратимости эволюции—см. напр. Борисяк, 1947, Давиташвили, 1948), не могли произойти от форм, обладающих более продвинутой структурой. *Osteomeles antilidifolia*¹

¹ К сожалению, мы не смогли найти материала по двум другим видам этого интересного рода.

и *Sorbus graeca*, таким образом, в пределах подсемейства *Pomoideae* являются видами первого, самого низшего уровня специализации. К группе второго уровня специализации мы относим целый ряд родов, имеющих отчетливые гетерогенные лучи второго типа (по классификации Крибса). Эти роды следующие: *Photinia*, *Stranvaesia*, *Eriobotrya*, *Cotoneaster*, *Mespilus*, *Crataegus*, *Pyracantha*. Отличающиеся между собой по целому ряду признаков (указания на которые можно найти в приведенных выше детальном описаниях каждого рода), все они имеют общий тип строения луча.

В группу эту входят пять родов—*Cotoneaster*, *Mespilus*, *Eriobotrya*, *Pyracantha*, *Crataegus*, которые немецкими дендрологами прошлого столетия объединялись в трибу *Crataegeae*.

Как известно, в настоящее время систематики отказываются делить подсемейство *Pomoideae* на две трибы, не находя в пределах каждой из них достаточно черт общности. Между тем, данные анатомии древесины скорее подтверждают точку зрения Диппеля и Кене. Действительно, триба *Crataegeae*, в понимании этих авторов, показывает довольно устойчивый единый комплекс признаков строения древесины, отличающий эту группу от большинства родов, объединенных в трибу *Pomeae* (или *Sorbeae* Кене)¹. Исключением являются только два рода из трибы *Pomeae*: *Photinia* и *Stranvaesia*, причем последний род некоторыми авторами объединяется с родом *Photinia*.

Нам все же кажется, что признаки строения древесины указывают на необходимость переисследовать этот вопрос и с точки зрения внешней морфологии. Вполне возможно, что окажется необходимым вновь восстановить деление подсемейства *Pomoideae* на трибы. При этом, однако, мы считали бы целесообразным отделить *Photinia* и *Stranvaesia* от других *Pomeae* может быть даже выделением этих двух родов в особую трибу *Photinieae*. Окончательное решение этих вопросов, естественно, выходит за пределы компетенции анатома и должно быть сделано систематиками, но данными анатомии древесины не следует пренебрегать.

К последней группе третьего уровня специализации относятся, в нашем материале, семь родов, составляющих основную массу трибы *Pomeae*. Это роды *Pyrus*, *Malus*, *Cydonia*, *Chaenomeles*, *Amelanchier*, *Micromeles* и *Sorbus*. Здесь мы видим обычно более или менее строго гомогенные лучи, сочетанные с другими признаками высокой специализации—округлым сечением просветов сосудов, метатрахеальной паренхимой и т. д.

В этой группе родов особое положение занимает род *Sorbus*. Как нам приходилось уже указывать (Туманян, 1949), в отличие от

¹ И. Н. Коновалов, работающий специально в области анатомии плодов *Pomoideae*, в своем выступлении по моему докладу на совещании по морфологии и анатомии растений в июне 1947 г. в Ленинграде, указал, что и по его данным группа родов трибы *Crataegeae* отличается по ряду признаков от трибы *Pomeae*.

других родов подсемейства, отличающихся обычно очень однообразной структурой у всех составляющих их видов, род *Sorbus* резко делится на две группы. *Sorbus ghaesa*, как мы это уже говорили, имеет в древесине гетерогенные лучи второго А типа; остальные рябины характеризуются более или менее строго гомогенными лучами. Эти обстоятельства позволяют предполагать, что в эволюции водопроводящего комплекса подсемейства род *Sorbus* занимает своеобразную ключевую позицию. В пределах этого рода возник такой важный признак как гомогенность лучей, который характеризует обширную группу родов с многочисленными видами, имеющими столь значительное географическое распространение.

Таким образом эволюция строения древесины в пределах подсемейства рисуется нам следующим образом: наиболее примитивный тип строения древесины отмечается у *Osteomeles* и *Sorbus ghaesa*. От этого типа строения произошли, с одной стороны, роды, объединяемые иногда в трибу *Crataegeae*, и группа *Photinieae* (в нашем понимании—т. е. *Photina* и *Stranvaesia*), причем строение лучей обеих этих групп, оставаясь примитивным, все же более продвинуто, чем у исходной группы, и, с другой стороны, группа родов трибы *Romeae*, причем, естественно происхождение этой трибы связать с типом строения *Sorbus ghaesa*, которая, таким образом, является промежуточным звеном между двумя главными трибами подсемейства.

В пределах трибы *Romeae* мы видим некоторые различия в степени специализации древесины. Наиболее специализированным является комплекс *Pyrus—Malus* и близко примыкающая к нему *Cudonia*. В этом комплексе очень близких видов можно довольно отчетливо различить менее продвинутые виды, к которым относятся, кроме нашей обычной лесной груши *P. communis*, и целый ряд восточно-азиатских видов, а также *M. orientalis* и виды, обладающие высоко-организованной древесиной. Виды, обладающие наиболее совершенной древесиной, характеризуются, как нам уже приходилось отмечать (Туманян, 1947), приуроченностью к засушливым местобитаниям. Та роль, которую играют процессы ксерофитизации в выработке специализированных видов, неоднократно отмечалась в литературе (Тахтаджян, Сосновский и др.), и в этом отношении виды рода *Pyrus* отнюдь не составляют исключения. Как известно, на роли процесса ксерофитизации в становлении рода *Pyrus* особенно настаивал Федоров (1943). Данные анатомии древесины вполне подтверждают эти положения.

Таковы основные выводы, к которым мы приходим в результате нашего исследования. Разумеется, анатомия древесины дает возможность построить лишь сравнительно морфологический ряд эволюции одного признака, но отнюдь не подлинную филему всего подсемейства.

Мы полагаем все же, что полученные нами данные в некоторой мере облегчают раскрытие путей эволюции подсемейства и позволяют построить филогенез этой интересной группы растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Борисяк А. А.—1947. Основные проблемы эволюционной палеонтологии. М.—Л.
- Вихров В. Е.—1947. Диагност. признаки древесины главнейших пород СССР. М.—Л.
- Гаммерман А. Ф., Никитин А. А. и Николаева Т. Л.—1946. Определитель древесины по микроскопическим признакам. Изд. Ак. наук СССР, М.—Л.
- Гроссгейм А. А.—1934. Флора Кавказа. Т. IV, Баку.
- Давиташвили Л. Ш.—1948. История эволюционной палеонтологии от Дарвина до наших дней. М.—Л.
- Козо-Полянский Б. М.—1937. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж.
- Коновалов И. Н.—1946. Каменистые клетки в мякоти плода некоторых видов рода *Malus*. Сов. бот., том XIV, № 5.
- Медведев Я. С.—1919. Деревья и кустарники Кавказа (3-е изд.). Тифлис.
- Никитин А. А.—1938. Сравнительно-анатомическое исследование вторичной древесины сем. *Rhamnaceae* флоры СССР. Раст. сырье, 1.
- Тахтаджян А. Л.—1943. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений. Тр. Ер. Гос. Ун-та им. В. М. Молотова, т. XXII.
- Тахтаджян А. Л.—1946. Об эвол. гетерохронии признаков. ДАН АН Арм. ССР, т. У.
- Туманян С. А.—1947. К анатомической характеристике армянских представителей родов *Rugus* и *Malus*. ДАН Арм. ССР, VI, 1.
- Туманян С. А.—1949. Древесина рябин. Труды Ин-та Леса АН СССР, том. IV.
- Федоров А. А.—1943. Кавказские представители рода *Rugus* (Докт. дис.). Ереван.
- Флора СССР—1939. том IX, М.—Л.
- Чхубианишвили И. И.—1934. Материалы к анатомии *Corylus colchica* Тр. Тбил. Бот. Ин-та, т. 1.
- Яценко-Хмелевский А. А.—1939. К определению кавказских представителей рода *Acer* по строению их древесины. Заметки по систематике и географии растений Тбил. Бот. Ин-та, вып. 7.
- Яценко-Хмелевский—1946. Строение древесины кавказских представителей сем. *Ericaceae* и его систематическое и филогенетическое значение. Изв. АН Арм. ССР, № 9.
- Яценко-Хмелевский—1948. Принципы систематики древесины. Тр. Бот. Инст. АН Арм. ССР, т. V.
- Brown and Panshin.—1934. Identification of the commercial timbers of the United States. New-York.
- Burgerstein A.—1895. Vergleichende-histologische Untersuchungen des Holzes der Pomaceen. Stz. Akad. Wiss. Wien, 104.
- Burgerstein A.—1896. Welttere Untersuchungen über den Bau des Holzes der Pomaceen, nebst Bemerkungen des Holz der Amygdalinen. Stz. Akad. Wiss. Wien, 105.
- Burgerstein A.—1898. Beiträge zur Kenntniss der Holzstructur der Pomaceen. Stz. Akad. Wiss. Wien, 107.
- Chalon A.—Anatomie comparée des tiges ligneuses des Dicotyledones. Bull. Soc. bot. Belgique, 7.
- Dippel.—Handbuch der Laubholzkunde. 1893.
- Forsalith A.—Anatomical reduction in some alpine plants, 1920. Ecology, 1.
- Koehne E.—1893. Deutsche Dendrologie, Stuttgart.
- Müller J.—1876. Beiträge zur vergleichende Anatomie des Holzes. Stz. Akad. Wiss. Wien, 36.
- Piccioli L.—1906. I caratteri anatomici per conoscere i principali legnami adoterati in Italia. Bull. del Laborat. e Orto bot. Siena.
- Record S. S. and Hess R. M.—1944. Timbers of the New Haven.
- Tippo. O.—1938. Comparative anatomy of the Moraceae and the irpresumed allies. Bot. Gaz., 100.

Record S. J. and Hess R. M.—1944. Timbers of the New World. New Haven.

Tippo O.—1938. Comparative anatomy of the Moraceae and their presumed allies Bot. Gaz., 100.

ՅՈՒՄԱՆՅԱՆ Ս. Ա.

**ՎԱՐԴԱԶԳԻՆԵՐԻ ԸՆՏԱՆԻՔԻՆ ՊԱՏԿԱՆՈՂ ԽՆՁՈՐԱՅԻՆՆԵՐԻ
ԵՆԹԱԸՆՏԱՆԻՔԻ ԿՈՎԿԱՍՅԱՆ ՆԵՐԿԱՅԱՑՈՒՑԻԶՆԵՐԻ ԲՆԱՓԱՅՏԻ
ԱՆՎՏՈՄԻԱԿԱՆ ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԸ**

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Հեղինակը մանրամասն նկարագրում է կուլտուրական վայրի վիճակում աճող Pomoideae ենթաընտանիքի 15 ցեղերի անատոմիական կառուցվածքը:

Կատարված հետազոտությունների հիման վրա հեղինակը գալիս է այն եզրակացության, որ անհրաժեշտ է վերականգնել ենթաընտանիքի հին բաժանումը երկու տրիբայի Crataegeae և Pomeae, որոնց պետք է միացնել նաև մեկ տրիբա Photinieae: Ենթաընտանիքի ֆիլոգենիայում մեծ դեր է խաղում Sorbus ցեղը, որի մի քանի տեսակները բնորոշվում են միանգամայն պրիմիտիվ կառուցվածքով:

Page 100. The following is a list of the names of the persons who have been named in the preceding pages of this report.

The names of the persons who have been named in the preceding pages of this report are as follows:

The names of the persons who have been named in the preceding pages of this report are as follows:

The names of the persons who have been named in the preceding pages of this report are as follows:

The names of the persons who have been named in the preceding pages of this report are as follows:

The names of the persons who have been named in the preceding pages of this report are as follows:

The names of the persons who have been named in the preceding pages of this report are as follows:

The names of the persons who have been named in the preceding pages of this report are as follows:

The names of the persons who have been named in the preceding pages of this report are as follows:

The names of the persons who have been named in the preceding pages of this report are as follows:

The names of the persons who have been named in the preceding pages of this report are as follows:

The names of the persons who have been named in the preceding pages of this report are as follows:

The names of the persons who have been named in the preceding pages of this report are as follows:

The names of the persons who have been named in the preceding pages of this report are as follows: