

В. А. ПАЛАНДЖЯН

СТРОЕНИЕ ДРЕВЕСИНЫ СЕМ. ИЛЬМОВЫХ В СВЯЗИ С ИХ ЭВОЛЮЦИЕЙ И СИСТЕМАТИКОЙ

Анатомия древесины, особенно в последнее время, занимается не только разрешением вопросов технологии, патологии и физиологии древесины, но и вопросами филогении, таксономии и палеоботаники, что особенно важно для эволюционной морфологии растений.

Этим последним проблемам посвящены многие работы ряда советских ученых (Никитин, 1934, 1935; Ярмоленко, 1933, 1934, 1941; Будкевич, 1934, 1936, 1950; Александров, 1925; Александров и Абе-садзе, 1927; Яценко-Хмелевский, 1933, 1936, 1939, 1942, 1945, 1946 и др.).

В этой области в последнее время работает группа молодых ученых Армянской ССР, которыми были уже опубликованы отдельные исследования, посвященные некоторым частным вопросам филогенетической и систематической анатомии древесины [Туманян о *Rugus* и *Malus* (1947), о рябинах (1949), о подсемействе *Romoideae* в целом (1950); Гзырян о ясенях (1950), об абрикосах (1952) об иво-вах (1953); Давтян о лохе (1950); Тер-Абрамян о грабах (1951)].

Во всех этих работах делаются весьма интересные и важные предположения относительно родственных связей и систематического положения исследованных авторами растений.

В настоящей работе мы рассматриваем вопросы анатомического строения древесины представителей семейства ильмовых в связи с вопросами их систематики, а также на основании строения древесины пытаемся сделать ряд предположений о возможных путях эволюций семейства.

Материалом для исследования послужили коллекции Лаборатории анатомии растений БИН АН Арм. ССР, часть которых была собрана лично нами во время экспедиций в Южную Армению и в Западную Грузию, особенно в Батумском ботаническом саду АН Гр. ССР. Исследованиями охвачена древесина как кавказских родов—*Ulmus* (17 видов и 39 образцов), *Celtis* (9 видов и 19 образцов) и *Zelkova* (2 вида и 9 образцов), так и древесина внекавказских родов—*Planera* (1 вид и 3 образца), *Pteroceltis* (1 вид и 2 образца) и *Holoptelea* (1 вид и 1 образец). По строению древесины остальных родов использованы имеющиеся литературные данные.

В работе дается общая характеристика строения древесины ильмовых и ключ для определения родов семейства. Для кавказских

родов—*Ulmus*, *Celtis*, *Zelkova* приводится подробный родовой диагноз строения древесины и ключ для определения видов. Описанию промышленного использования древесины ильмов и каркасов нами посвящена особая работа. Поэтому, эти данные в настоящей работе не приводятся. Для остальных родов нами даны краткие сведения о применении их древесины.

Работа выполнена под руководством проф. А. А. Яценко-Хмелевского, которому приношу свою искреннюю благодарность.

Глава первая

СОСТАВ СЕМЕЙСТВА ULMACEAE

Семейство *Ulmaceae*, относящееся к группе сережкоцветных—*Amentiferae*, большинством систематиков (Энглер, Хетчинсон, Буш, Гроссгейм, Кузнецов, Тахтаджян) причисляется к порядку *Urticales*, реже его выделяют из *Amentiferae* и причисляют к порядку *Malvales* (Бесси—Пуль). Число семейств, входящих в порядок *Urticales* у разных авторов несколько различно. Так, например, по Хетчинсону, в этот порядок входят семейства *Ulmaceae*, *Barbeyaceae*, *Moraceae*, *Scyphostegiaceae*, *Urticaceae*, *Sapnabinaceae*. Гроссгейм, однако, исключая из перечисленных семейств *Scyphostegiaceae*, включает семейства *Eucommiaceae* и *Rhoipteleaceae*. По Кузнецову (1934) в порядок *Urticales* входят лишь семейства *Urticaceae*, *Moraceae* и *Ulmaceae*. Буш прибавляет к этим семействам и семейство *Sapnabinaceae*.

Из вышеизложенного видно, что число семейств относящихся разными авторами к порядку *Urticales* значительно варьирует. Однако большинством из них принимается родство ильмовых с семействами *Moraceae* и *Urticaceae*. С другой стороны, некоторые авторы подчеркивают непосредственную близость ильмовых также и с семействами *Eucommiaceae* (с последним они сходны строением плодов, цветка, соцветия и жилкованием листьев), причем считают, что семейство *Ulmaceae* имеет общее происхождение с эвкоммиевыми (Тахтаджян, 1952). Что касается родственных связей порядка *Urticales*, то по самым новым и более достоверным данным (Тахтаджян, 1952) предполагается, что он берет начало непосредственно от порядка *Hamamelidales*, причем порядки *Hamamelidales* и *Urticales* очень тесно связываются через монотипное семейство *Eucommiaceae*. При этом, крапивовые рассматриваются как во многом (сосуды, гинецей) значительно более продвинутые, чем гаммамелидовые.

Семейство ильмовых (*Ulmaceae*), включающее 15—18* родов, большинством систематиков на основании строения плодов и семян делится на два подсемейства—*Ulmoideae* и *Celtoideae*. Первое подсемейство (*Ulmoideae*) характеризуется широкими крыловидными плодами, плоскими семенами и прямым зародышем, обычно с гладкими семядолями. Эндосперм отсутствует.

* Подроды *Celtis*—*Momisia* и *Solenostigma* и подроды *Ulmus*—*Chaetoptelea* и *Microptelea* часто рассматриваются как отдельные роды.

Второе подсемейство (Celtioideae) имеет плоды в виде более или менее округленных костянок, изогнутый зародыш со складчатыми или завернутыми семядолями. Часто характеризуется наличием эндосперма.

В подсемействе Ulmoideae насчитывается 4—5 родов: *Phyllostylon* Саранета, имеющий один вид *Ph. brasiliensis* Саранета, распространен в Бразилии.

Holoptelea Planch., включающий один вид—*H. integrifolia* Planch., распространенный в Восточной Индии и на острове Цейлон.

Ulmus L., имеет около 30 видов, распространенных почти повсеместно по всему Северному полушарию, в том числе и в горных областях тропической Азии и Северной Америки. Род обычно делится на три подрода—*Microptelea* Spach, иногда рассматриваемый как особый род; *Dryoptelea* Spach, куда относится большинство обычных ильмов Европы и Северной Америки и *Oreoptelea* Spach, из которого иногда выделяют вид *U. mexicana* в особый род *Chaetoptelea* Liebm. (*Ch. mexicana* Liebm.).

Planera Gmel., включающий один вид *P. aquatica* Gmel., распространенный в Северной Америке.

В подсемейство Celtioideae входят 9 родов:

Celtis L., включающий около 70 видов, распространенных как в умеренных областях земного шара, так и в тропиках. Род подразделяется на подроды: *Euceltis* Planch., к которому относятся около 30 близких видов, преимущественно распространенных в умеренных широтах Евразии и Северной Америки. К этому подроду относятся почти все исследованные нами виды рода *Celtis*. К подроду *Sponioceltis* Planch. относятся несколько видов из Индии, Цейлона и тропических островов Азии. Подрод *Solenostigma* Endlicher, который иногда рассматривается как особый род *Solenostigma*, имеет несколько видов из тропической Азии, Полинезии, Новой Каледонии и тропической Африки. Последний подрод *Momisia* Dum. некоторыми систематиками рассматривается как отдельный род. Имеет около двадцати видов, распространенных в тропической и субтропической Южной Америке.

Pteroceltis Maxim., включающий один вид, распространенный в Монголии и в Северном Китае.

Ampelocera Klotzsch, содержащий 7 видов, распространенных в Южной и Центральной Америке и на острове Куба.

Zelkova Spach., включающий 6 видов, распространенных в Азии, на Кавказе и на острове Крит.

Trema Laureiro, около 30 близких видов, распространенных в тропиках Старого и Нового Света.

Parasponia Blume, включающий два вида, распространенных на тропических островах Тихого океана и на острове Ява.

Aphananthe Planch., включающий 3—4 вида, распространенных в Австралии и в Восточной Азии.

Gironniera Gaudich. подразделяется на два подрода: *Nematogma* Planch., включающий 3 вида, распространенных на Малайском архипелаге и на острове Фиджи и *Gralumpita* Blume, включающий 4—5 видов, распространенных от Восточной Индии до Полинезии.

Chaetachme Planch. et Harvey имеет только один вид *Ch. nitida* Planch. et Harvey, распространенный в субтропической Африке.

Lozapella Greenm., включающий один вид *L. trematoides* Greenm., распространенный в Мексике.

Глава вторая

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СТРОЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ СЕМЕЙСТВА ULMACEAE

Древесина многих видов семейства ильмовых имеет весьма важное промышленное значение. Наиболее широкое применение имеет древесина рода *Ulmus*, используемая в качестве отделочного материала и для многих поделок. Древесина некоторых других родов—*Celtis*, *Zelkova*, *Phyllostylon*, *Aphananthe*, *Holoptelea* и др., хотя и отличается высокими техническими свойствами, но из-за относительной редкости, имеет только более или менее узкое применение в местах своего естественного произрастания.

Древесина большей частью с ядром и заболонью. Годичные кольца имеются всегда (даже у тропических видов), выраженные хорошо или более или менее слабо. Просветы от скорее редких до очень многочисленных; древесина у представителей родов *Ulmus*, *Celtis* (некоторые виды) и *Zelkova* кольцесосудистая, у *Chaetoptelea* полукольцесосудистая, у остальных родов рассеянососудистая. Просветы варьируют—от очень мелких до очень крупных (от 20 до 400 μ), большей частью они в группах (от двух до многих просветов), в коротких цепочках или одиночные. Преимущественно одиночные просветы у некоторых видов *Aphananthe*, *Holoptelea*, *Pteroceltis*, *Trema* и др.; с многочисленными цепочками, из 4-х и более просветов создающих радиальный рисунок у *Planera* и *Phyllostylon* и волнистые ульмовидные тангентальные полоски у *Ulmus*, *Zelkova* и у некоторых видов *Celtis*. Сосуды с простыми перфорациями. Спиральные утолщения наблюдаются у мелких сосудов родов *Ulmus*, *Zelkova*, *Celtis* (некоторые виды), *Aphananthe aspera* и у самых мелких сосудов *Chaetoptelea*. Наличие спиралей у мелких сосудов преимущественно связано с кольцесосудистым расположением просветов и наблюдается у всех видов с кольцесосудистой древесиной. Однако некоторые виды с рассеянососудистой древесиной также имеют спирали в сосудах (напр., *Planera aquatica*).

В полостях сосудов у *Ampelocera* и *Phyllostylon* обильны (как в ядре, так и в заболони) отложения углекислого кальция. Межсосудистая поровость типично очередная, но Типпо (1938) отмечает

также супротивную поровость у трех видов; поры обычно средние или умеренно крупные, у некоторых видов *Celtis*, *Gironniera* и *Pteroceltis* встречаются мелкие поры.

Основную массу древесины составляют древесные волокна с тонкими или толстыми стенками. Волокна типично с маленькими простыми порами, от очень редких до скорее многочисленных; поры расположены преимущественно на радиальных стенках; иногда с очень маленькими окаймленными порами, напр., у *Planera*. Оболочки тонкие (например, *Planera*), средней толщины (например, *Zelkova*) или очень толстые (напр., некоторые виды *Aphananthe*, *Gironniera*, *Phyllostylon*, *Trema*, *Pteroceltis*), иногда с желатинозным слоем. Волокна у большинства родов средней длины, несколько меньше у *Phyllostylon* и довольно длинные у *Zelkova*.

Древесная паренхима, главным образом, паратрахеальная, в вазоцентричном, крыловидном и сомкнуто-крыловидном расположении и апотрахеальная-терминальная и метатрахеальная (*Planera*, *Ulmus parvifolia*); часто встречается кристаллоносная паренхима.

Лучи от малочисленных до очень многочисленных; гомогенные (напр., у *Chaetoptelea*, *Ampelocera*, *Planera*, *Phyllostylon*, *Ulmus* и *Holoptelea*) и более или менее гетерогенные (напр., у *Gironniera*, *Trema*, *Zelkova*, *Chaetachme*, *Celtis*, *Pteroceltis*). Преимущественно одно-двухрядные, частично трехрядные у *Phyllostylon* и *Trema*, от одного до четырех рядов у *Holoptelea*, *Ampelocera* и *Momisia*, от одного до семирядных у *Chaetachme*, *Planera*, *Pteroceltis* и *Ulmus*, от одного до 15-рядных у *Celtis* и *Zelkova*. Лучи имеют высоту обычно менее 25 клеток, иногда более 60; у *Momisia* и *Ulmus*, как исключение, больше 200 клеток. В клетках лучей иногда встречаются кристаллы. Пары пор между клетками лучей и сосудами мелкие или средние, округлые или овальные, иногда (у *Trema*) частично удлинённые, неправильной формы, с тенденцией к лестничному расположению. Все лучи в ярусном расположении у *Holoptelea*, только узкие лучи у родов *Ampelocera* и *Phyllostylon* и только некоторая тенденция к ярусности у *Planera*. Ярусность строения трахеальных элементов и древесной паренхимы отмечена у *Zelkova*. В лучах *Gironniera* отмечены межклетные ходы.

Тиллы присутствуют часто, обычно с порами у рода *Phyllostylon* и иногда содержат отложения кремния (*Gironniera*) или углекислого кальция—*Ampelocera* и *Phyllostylon*).

Роды в пределах семейства отличаются друг от друга по строению древесины—признаками кольцесосудистости или рассеяннососудистости, гетерогенностью лучей, ярусностью, расположением паренхимы и некоторыми другими преимущественно количественными признаками.

Ключ для определения родов сем. *Ulmaceae* по признакам строения древесины

1. Лучи резко гетерогенные или гетерогенные 2
 (подсемейство *Celtoideae*)
- Лучи гомогенные или слабо гетерогенные 3
 (подсемейство *Ulmoideae* и род *Ampelocera*)
2. Широкие лучи более, чем пяти-шестирядные, гетерогенные. Древесина обычно кольцесосудистая, с характерным рисунком 4
- Широкие лучи не более, чем пяти-шестирядные, резко гетерогенные. Древесина обычно рассеяннососудистая 5
3. Древесина кольцесосудистая или полукольцесосудистая, лучи гомогенные 8
- Древесина только рассеяннососудистая 9
4. Лучи умеренно многочисленные, 5 на 1 мм, одно-девятирядные однорядные в незначительном количестве (3—5%), средней ширины. Древесная паренхима и трахеальные элементы в ярусном расположении. В клетках тяжелой паренхимы обычны крупные кристаллы *Zelkova*
- Лучи многочисленные, 8 на 1 мм, одно-одиннадцатирядные. Однорядные до одной трети всего числа лучей, довольно узкие. Древесная паренхима в основном паратрахеального типа и терминальная род *Celtis*, подрод *Euceltis*
5. Сосуды одного типа, с довольно малым диаметром. Собраны в короткие цепочки, в мелкие группы и редко одиночные . . 6
- Сосуды двух типов, с средним или довольно большим диаметром. Крупные сосуды одиночные, мелкие—в группах 7
6. Сосуды толстостенные, поры стенок сосудов чрезвычайно мелкие, по ширине сосуды до 25 пор. Древесная паренхима обильная, в основном паратрахеального типа, вазикентричная и сомкнуто-крыловидная. Последняя образует непрерывные тангентальные линии в ширину до 6—7 клеток. Паренхима апотрахеального типа—терминальная. Клетки древесной паренхимы на поперечном срезе крупные и округлые. На радиальном срезе клетки лучей резко дифференцированы на лежащие и стоячие. Тиллы весьма обильны *Pteroceltis*
- Сосуды тонкостенные или более или менее толстостенные, рассеяны без всякого порядка по всему годичному кольцу. Древесная паренхима паратрахеального типа: вазикентричная, крыловидная и сомкнуто-крыловидная. Сомкнуто-крыловидная паренхима, окружая сосуды поздней древесины, вытягивается в обе стороны и образует тангентальные полосы. Паренхима апотрахеального типа—метатрахеальная, образует полосы различной длины, терминальная иногда до 10 клеток в ширину и диффузная род *Celtis*, подроды: *Momisia*, *Solenostigma*, *Sponioceltis*

7. Сосуды тонкостенные или более или менее толстостенные. Слои сезонного прироста выражены в виде тонкостенных, чередующихся более светлых и более темных полос. Древесная паренхима скудная, паратрахеального типа, всегда вазикентричная, окружает сосуды обычно одним, иногда двумя и реже тремя клеточными слоями. Имеется тенденция к ярусному расположению всех или некоторых элементов *Trema*, *Aphananthe*,
Chaetachme
- Сосуды толстостенные. Древесная паренхима паратрахеального типа—вазикентричная, окружает сосуды одним, двумя или четырьмя слоями клеток; паренхима апотрахеального типа, метатрахеальная, растягивающаяся в тангентальном направлении, полосами, толщиной до 10 клеток . . . *Parasponia*, *Gironniera*
8. Лучи довольно узкие и чрезвычайно низкие. Древесная паренхима скудная, паратрахеального типа—вазикентричная и апотрахеального типа—терминальная, редко метатрахеальная. Древесина кольцесосудистая с характерным рисунком. На поперечном срезе группы мелких сосудов (а также трахеид и древесной паренхимы) образуют тангентально волнистые, прерывающиеся или непрерывающиеся линии („ульмовидный“ рисунок, характерный для всего рода). У мелких сосудов обычны спиральные утолщения . . . *Ulmus* (кроме подрода *Chaetoptelea*)
- Древесина полукольцесосудистая, сосуды преимущественно одиночные. Древесная паренхима паратрахеального типа. Спиральные утолщения имеются у самых мелких сосудов
. род *Ulmus*, подрод *Chaetoptelea*
9. Спиральные утолщения встречаются только у узких сосудов. Сосуды собраны в мелкие группы, частично в цепочки и очень редко одиночные. Группы сосудов стремятся к тангентальному расположению и образуют неясно выраженный рисунок. Древесная паренхима не очень обильная, апотрахеального типа—терминальная и метатрахеальная и паратрахеального типа—вазикентричная. Лучи слабо гетерогенные, одно-многорядные. Наблюдается некоторая тенденция к ярусности лучей и тяжелой паренхимы *Planera*
- Спиральные утолщения отсутствуют 10
10. Лучи в ярусном расположении, очень многочисленные, одно-четырёхрядные, слабо гетерогенные. Сосуды в древесине разбросаны без всякого порядка, одиночные, в цепочке (до 4 просветов) и редко парные. Древесная паренхима обильная, паратрахеального типа—вазикентричная, крыловидная и сомкнутокрыловидная и апотрахеального типа—метатрахеальная, редко встречающаяся, но проходящая довольно длинным тангентальным полоскам, толщиной в 1—2 клетки *Holoptelea*
Лучи не в ярусном расположении 11
11. Лучи только гомогенные, узкие и чрезвычайно низкие. Сосу-

ды в древесине расположены преимущественно одиночно, встречаются также в группах. Древесная паренхима паратрахеального типа. Хорошо заметно ярусное строение паренхимных клеток *Ampelocera*

- Лучи гомогенные или несколько гетерогенные с одиночными слоями квадратных или стоячих клеток, иногда образующих однорядные окончания многорядных лучей; одно-трехрядные, реже четырехрядные. Древесная паренхима паратрахеального типа—вазицентричная, окружающая сосуды в виде узкой обкладки, апотрахеального типа—метатрахеальная в виде многорядных тангентальных полос, шириной в одну-две клетки и терминальная. В сосудах ядра обычны тиллы с многочисленными порами *Phyllostylon*

Глава третья

ДРЕВЕСИНА ПОДСЕМЕЙСТВА ULMOIDEAE

Ильм (берест, вяз, карагач)—*Ulmus* L.

Древесина с ядром и заболонью. Цвет ядра и заболони различен у различных представителей рода. Ядро красноебурое, заболонь буровато-серая (напр., *U. elliptica* C. Koch) или ядро бурое или же красно-коричневое, а заболонь желтая (напр., *U. laevis* Pall., *U. scabra* Mill., *U. foliacea* Gilib.) иногда ядро золотисто-красно-коричневое (*U. parvifolia* Jacq.). Годичные кольца и сосуды отчетливо заметны простым глазом, лучи различимы плохо.

Древесина состоит из сосудов, сосудистых трахеид, волокон либриформа, веретеновидной, тяжевой и лучевой паренхимы.

Сосуды двух типов—крупные в ранней древесине и мелкие в поздней древесине (рис. 1, 2, 3). Стенки сосудов у обоих типов тонкие. Членики крупных сосудов широкие и короткие, с очень короткими клювиками или же клювы отсутствуют; членики мелких сосудов узкие и длинные, с довольно длинными клювиками. Крупные сосуды без спиралей, перфорации простые, округлые или несколько овальные, расположены на поперечных стенках сосудов. Диаметр крупных сосудов варьирует от довольно малых (редко) или средних до очень больших. У видов *U. alata* Michx., *U. laevis*, *U. Thomasi* Sarg. диаметр достигает до 100μ, у видов *U. densa* Lilw., *U. Grosheimii* A. Takht., *U. parvifolia*, *U. suberosa* Moench от 120μ до 150μ, у *U. foliacea*, *U. araxina* A. Takht., *U. pumila* L., *U. scabra*, *U. elliptica* от 150 μ до 200μ, у *U. fulva* Michx. до 240μ, у *U. wallachiana* C. K. Schn. до 400μ. Мелкие сосуды всегда со спиральными утолщениями, выраженными хорошо (напр., *U. araxina*, *U. fulva*, *U. wallachiana*, *U. suberosa* (рис. 13), (*U. scabra*) или плохо (напр., *U. laevis*, *U. pumila*). Перфорации простые, овальные, расположены на боковых стенках. Диаметр мелких сосудов от чрезвычайно малых (напр., 21μ у *U. Thomasi*) до довольно малых (67μ напр., у *U. elliptica*). Межсосудистая

поровость очередная. Поры крупные, окаймленные, свободные, сближенные или более или менее сомкнутые. У большинства видов поры расположены скорее сомкнуто, но, например, у *U. scabra*, *U. elliptica* и некоторых других поры также свободные (рис. 12, 14). Окаймление пор округлое, иногда незначительно овальное или округло-шестиугольное (сомкнутость пор и угловатость окаймления частично определяется шириной сосудов). На одной и той же стенке крупных сосудов (напр., у *U. laevis*) встречаются и округлые и овальные поры, у других (напр., у *U. araxina*)—также и шестиугольные. Отверстие пор у всех видов в узких сосудах округлое или несколько овальное, в широких сосудах щелевидное, доходящее (напр., у *U. scabra* и *U. suberosa*) до границы окаймления или переходящее (напр., у *U. pumila*) за границу окаймления.

Трахеиды встречаются редко, всегда вместе с мелкими сосудами. Спиральные утолщения обычно отсутствуют, но когда они имеются, то трахеиды трудно отличимы от узких сосудов (только отсутствием перфорации).

Основная масса древесины состоит из волокон либриформа. Поры волокон редкие, простые, округлые, уголкивые: просветы волокон у разных видов разного диаметра. Наблюдается также разница в диаметрах просветов волокон в ранней и поздней древесине у одного и того же вида, причем у большинства видов наблюдается наличие тонкостенных волокон в ранней древесине, за исключением нескольких видов [напр., у *U. alata*, у *U. Thomasi* (рис. 10)] и более толстостенных в поздней древесине (рис. 8).

Древесина кольцесосудистая, с характерным („ульмовидным“) рисунком (рис. 1, 3); просветы в ранней древесине от умеренно многочисленных до очень многочисленных (у *U. elliptica* и у *U. laevis* 20—22 просвета на 1 кв. мм, у *U. suberosa* 40, у *U. Grossheimii* 51, у *U. alata* и у *U. Thomasi* 71—73 просвета на 1 кв. мм), в поздней древесине всегда очень многочисленные (100—400 просветов на 1 кв. мм). Крупные просветы, в ранней древесине образующие кольцо просветов, большей частью единичные, редко парные и еще реже группами. Они расположены у границы годичного слоя и образуют полосу от одного до четырех рядов (рис. 1). Очертание крупных просветов обычно округлое или овальное. После ранней древесины (обычно с крупными просветами) диаметр просветов внезапно уменьшается (поздняя древесина). Сосуды поздней древесины всегда в группах. Группы мелких просветов с сосудистыми трахеидами и с древесной паренхимой образуют тангентальные, параллельноволнистые, изредка прерывающиеся полосы, ширина которых зависит от размера и количества просветов в группах. Количество просветов в группах различно (напр., у видов *U. suberosa*, *U. elliptica*, *U. pumila*, *U. scabra*, *U. araxina* 10—15, у *U. densa*, *U. laevis* 20—25 и у *U. foliacea* 30 просветов).



Рис. 1. *Ulmus scabra* Mill.
Схема поперечного среза (ув. 56).

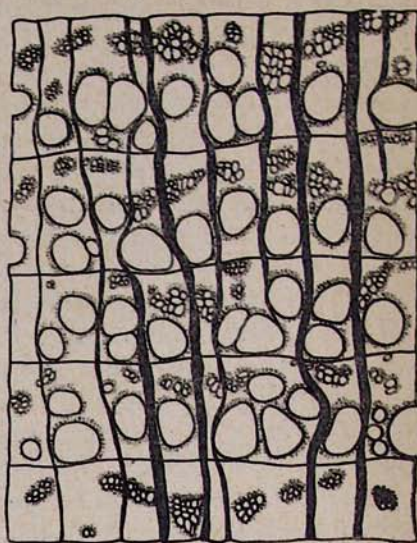


Рис. 2. *Ulmus Grossheimii* A. Takht.
Схема поперечного среза (ув. 56).

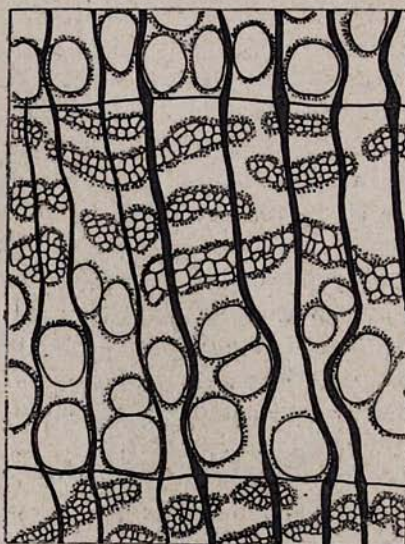


Рис. 3. *Ulmus fulva* Michx.
Схема поперечного среза (ув. 56).

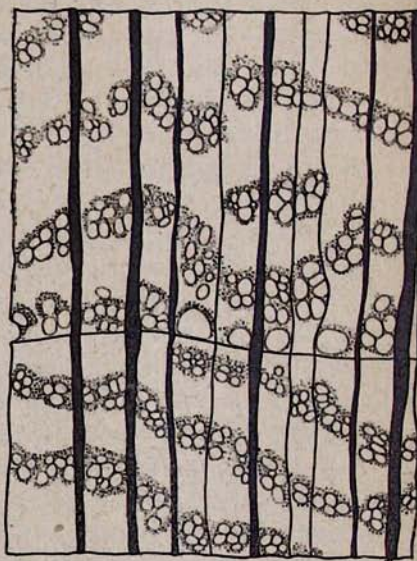


Рис. 4. *Ulmus alata* Michx.
Схема поперечного среза (ув. 56).

Граница годичного слоя у всех видов рода выражена отчетливо. Отчетливость обусловлена частично терминальной полосой паренхимных клеток, а также обычно наличием толстостенных волокон и мелких сосудов, иногда сплюснутых, а кроме того последовательностью расположения крупных сосудов ранней древесины и мелких сосудов поздней древесины предыдущего кольца. У очень немногих видов (напр., у *U. elliptica*) граница годичного слоя выражена сплюснутой терминальной полоской паренхимных клеток.

Древесная паренхима паратрахеальная—вазицентричная, иногда слабо-крыловидная или сомкнуто-крыловидная и апотрахеальная—терминальная, в основном скудная (по сравнению с другими родами семейства), редко обильная. В некоторой мере развитие древесной паренхимы обусловлено шириной годичного кольца или же возрастом древесины, так как в широких кольцах и в молодой древесине паренхимы больше.

Вазицентричная паренхима в ранней древесине расположена скудно, образуя однослойную обкладку вокруг сосудов, в поздней древесине она становится более обильной. В поздней древесине наблюдается также, что на стороне группы сосудов, обращенной к внешней границе годичного слоя, паренхима более обильна, чем на стороне, обращенной к ранней древесине. Обилием паренхимы (рис. 10) во всем роде выделяется вид *U. alata* (из числа исследованных нами видов), *U. parvifolia* отличается от всех исследованных нами видов рода *Ulmus* развитием метатрахеальной (рис. 11) и сомкнуто-крыловидной паренхимы, расположенной в виде более или менее параллельных, непрерывных полос, соединяющихся между собой группами мелких сосудов; тем самым, характерный для всех видов ильма, „ульмовидный рисунок“ оказывается выраженным очень слабо.

Терминальная паренхима выражена слабо или очень слабо. Она более или менее хорошо выражена, например, у *U. elliptica*, *U. alata* (рис. 10), образуя прерывающуюся полоску шириной в 2—5 рядов; у *U. agrifolia*, *U. foliacea*, *U. densa*, *U. scabra* и некоторых других выражена очень слабо и состоит из 2—3 рядов клеток, образующих маленькие отдельные островки (рис. 8). Тяжи древесной паренхимы длинные или средние, в ранней древесине тяжи состоят из 2—3 клеток, высота которых в среднем достигает 100 μ ; в поздней древесине клетки становятся более низкими и количество их в тяже увеличивается до 5.

Поры между клетками древесной паренхимы и сосудами средние, округлые или овальные, расположены в двух вертикальных рядах (меньше пор межсосудистой поровости).

Волокна либриформа, составляющие основную массу древесины, с тонкими или толстыми стенками. Объем полостей сосудов в древесине (в средних по ширине годичных кольцах) составляет 22%, объем полостей волокон либриформа—21%, общий объем кле-



Рис. 5. *Ulmus densa* Litw.
Схема тангентального среза (ув. 80).



Рис. 6. *Ulmus suberosa* Moench.
Схема тангентального среза (ув. 80).

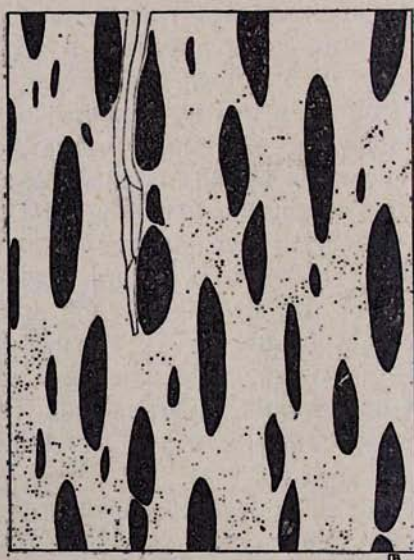


Рис. 7. *Ulmus scabra* Mill.
Схема тангентального среза (ув. 80).

точных оболочек (процент плотной массы) в среднем—43%, объем лучей варьирует в пределах 12—16%.

Лучи от умеренно многочисленных до многочисленных, гомогенные, у отдельных видов (*U. pumila*, *U. Grossheimii*) замечается некоторая гетерогенность, т. е. краевые и очень редко периферийные клетки по размерам несколько отличаются от основной массы клеток луча (рис. 15). Лучи одно-многорядные (от одного до девятирядных), у некоторых видов (напр., у *U. parvifolia*) однорядные лучи редки или совсем отсутствуют. Лучи довольно узкие или средней ширины, чрезвычайно низкие или очень низкие, высотой от одной до 130 клеток (рис. 5, 6, 7).

На поперечном срезе лучи всегда уже диаметра крупных сосудов, однорядные и многорядные лучи при встрече с сосудами изгибаются (рис. 3), тангентальные стенки лучей прямые или косые. Граница годичного слоя в луче обычно совпадает с общей границей годичного слоя (рис. 8); при переходе из одного годичного слоя в другой, лучи несколько расширяются (рис. 4).

На тангентальном срезе лучи одного или двух типов, так как иногда лучи переходной рядности между одно-двурядными и четырех- и более рядными редки или даже отсутствуют. Лучи веретеновидные, иногда однорядные—линейные, сдвоенные или сближенные и с длинными однорядными окончаниями (у видов *U. suberosa*, *U. foliacea*, *U. agachina* однорядные окончания имеют до 9 клеток), иногда (редко) наблюдаются одно-двурядные лучи, встречаются также лучи с краевыми и реже с периферийными клетками, которые своим размером и формой отличаются от основной массы клеток луча. На тангентальном срезе в клетках лучей наблюдаются крупные кристаллы (особенно сильно выражены, напр., у *U. Grossheimii* (рис. 15) и *U. agachina*).

На радиальном срезе клетки лучей главным образом лежащие (рис. 12, 13), наблюдаются квадратные клетки (в краевых слоях) и еще реже низкостоячие клетки, с высотой превышающей длину в 1,5—2 раза; стоячие клетки, как правило, не образуют непрерывных слоев, но разбросаны среди квадратных или коротколежащих клеток. Поры между клетками лучей и сосудами мелкие или средние, овальные или округлые, окаймленные. У одних видов окаймление пор сосудов совпадает с контуром пор клетки луча, у других не совпадает. Некоторые виды, напр., *U. foliacea*, *U. densa*, *U. pumila*, имеют округлые поры, *U. suberosa*—округлые и овальные, у этих видов окаймление пор сосуда совпадает с контуром пор клетки луча. *U. elliptica* и *U. agachina* имеют вытянутые поры с несовпадающими окаймлениями, причем в одной поре сосуда помещается одна пора клетки луча, у *U. elliptica* поры с ободком.

Поры встречаются у всех клеток луча, находящихся в пересечении с сосудами. Утолщение стенок клеток лучей более или менее значительное.

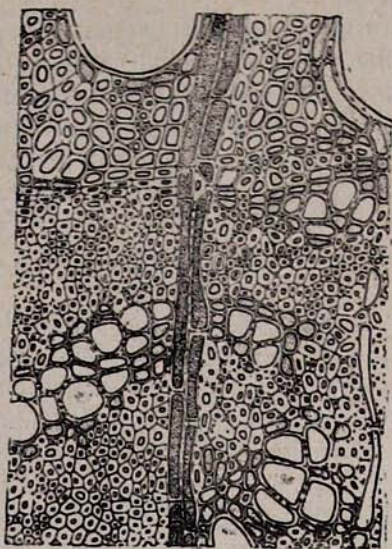


Рис. 8. *Ulmus araxina* A. Takht.
Поперечный срез (ув. 400).

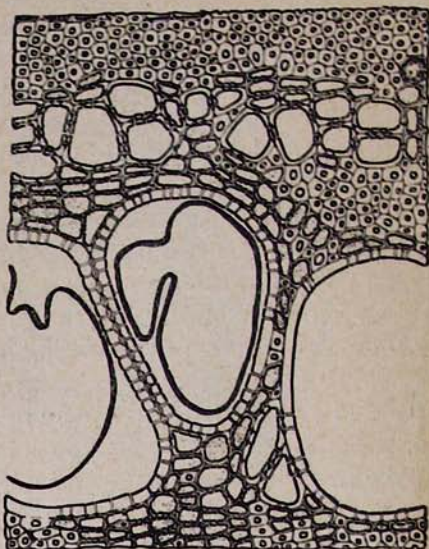


Рис. 9. *Ulmus Grossheimii* A. Takht.
Поперечный срез (ув. 400).

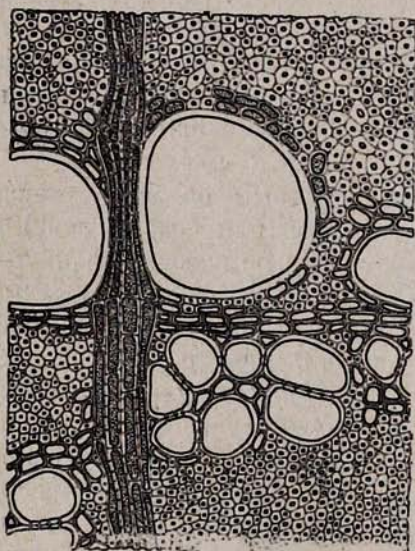


Рис. 10. *Ulmus alata* Michx.
Поперечный срез (ув. 280).

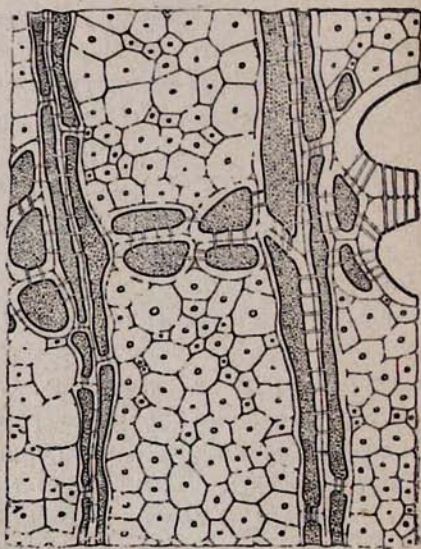


Рис. 11. *Ulmus parvifolia* Jacq.
Поперечный срез (ув. 600).

Ярусность в древесине ильмов не наблюдается, межклетные ходы отмечены не были.

Древесина видов рода *Ulmus* при уменьшении ширины годичного слоя, вызванного теми или иными неблагоприятными условиями роста, не показывает того резкого относительного увеличения объема сосудов, которое характерно для многих кольцесосудистых пород (напр., для ясеня, Гзырян, 1950). Произведенными нами измерениями установлено, что все же некоторое увеличение процента объема сосудов наблюдается в ряде случаев и у ильмов. Так, у *U. foliacea* в годичном кольце шириной в 3,1 мм сосуды составили 10%, в другом кольце шириной 2,9 мм—14% и в годичном кольце шириной 1,6 мм 19% сосудов. В одном экземпляре *U. agachina* мы нашли, что в годичном кольце шириной в 2,8 мм сосуды составили 23%, шириной 0,6 мм—27%, 0,2 мм—30%, 0,1 мм—31%. Однако в другом экземпляре эти связи установлены не были и годичное кольцо шириной в 2,9 мм показало 28% сосудов, в то время как годичное кольцо шириной в 1,0 мм имело 25% сосудов. Объем сосудов явным образом связан с условиями роста более сложной корреляцией и иногда в годичных кольцах примерно равной ширины мы имели резко отличные удельные объемы сосудов. Напр., у *U. elliptica* измерения показали следующую картину: в годичном кольце шириной в 2,6 мм сосуды составили 19%, а в годичном кольце шириной в 1,4 мм сосуды составили 34%, а годичный слой другого экземпляра шириной в 2,8 мм имел 9% сосудов и годичный слой шириной в 1,5 мм имел 16%.

Повидимому, увеличение относительного объема сосудов наступает всегда при очень резком угнетении, когда все кольца прироста состоят только из кольца просветов. В остальных случаях ширина кольца обычно не коррелирована с количеством сосудов.

В пределах рода *Ulmus* вариации в признаках строения древесины относительно невелики и главным образом сводятся к количественным признакам, так, например, количество просветов в группах сосудов (в поздней древесине), выраженность спиральных утолщений, рядность лучей и относительное обилие древесной паренхимы. Секционное деление рода, предложенное различными авторами, за некоторыми исключениями, не находит отражения в анатомическом строении древесины и виды различных секций, часто более схожи между собой по этому комплексу признаков, чем некоторые виды, относимые систематиками к одной и той же секции*. Исключение составляют виды (*U. crassifolia*, *U. parvifolia* и др.) подрода *Microptelea* Spach (рассматриваемого иногда как самостоятельный отдельный род *Microptelea*), для которых характерно обилие многорядных лу-

* Ярмоленко (1941, стр. 20), повидимому, не прав, когда он утверждает, что „...основные типы рода *Ulmus*, хотя бы в пределах секций, относительно четко отличаются по анатомическим признакам древесины“. Однако, как он сам отмечает, в его распоряжении был очень скудный материал.

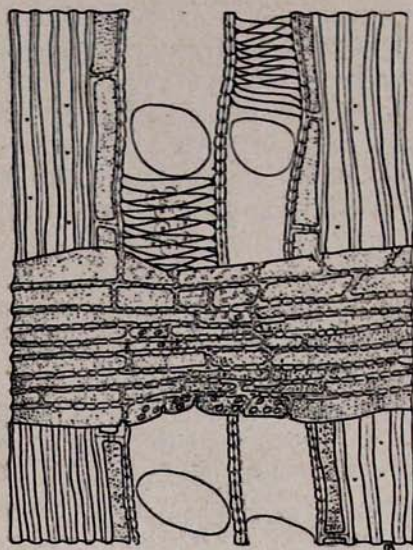


Рис. 12. *Ulmus elliptica* C. Koch.
Радимальный срез (ув. 400).



Рис. 13. *Ulmus suberosa* Moench.
Радимальный срез (ув. 400).



Рис. 14. *Ulmus elliptica* C. Koch.
Тангентальный срез (ув. 400).

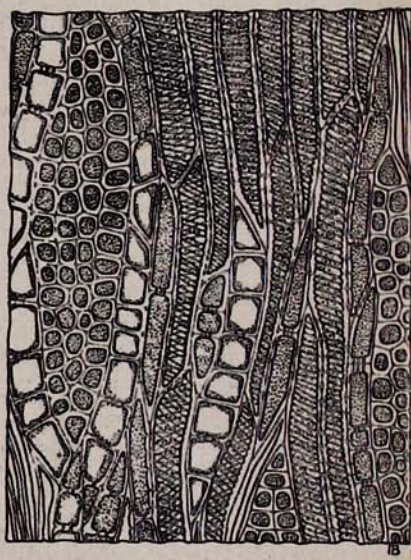


Рис. 15. *Ulmus Grossheimii* A. Takht.
Тангентальный срез (ув. 400).

чей в древесине (36%), их значительные размеры (высота и ширина) и особый, в роде *Ulmus* больше ни у кого не встречающийся, тип распределения паренхимы в виде почти параллельных полос сомкнуто-крыловидной паренхимы шириной в 3—5 рядов клеток. В подсемействе *Ulmoideae* близкий тип распределения древесной паренхимы отмечен нами у *Holoptelea integrifolia*, который, как надо отметить, близок к подроду *Microptelea* рода *Ulmus* также и по признакам внешней морфологии.

Секция *Chaetoptelea* Schneid. (*U. alata*, *U. Thomasi*) отличается от основной массы видов рода значительным скоплением паренхимы в группах просветов поздней древесины. Эти два вида иногда относят к роду *Chaetoptelea* Liebm., объем которого, однако, большая часть систематиков ограничивает одним видом *Chaetoptelea mexicana* Liebm., в то время как другие систематики, напротив, относят *Chaetoptelea mexicana* к роду *Ulmus*. Древесина *Chaetoptelea mexicana*, к сожалению, отсутствует в наших коллекциях, однако, имеющиеся описания (Record, 1942—1945) указывают, что она характеризуется следующими признаками: древесина полукольцесосудистая, сосуды преимущественно одиночные, просветы сосудов среднего диаметра; перфорации простые, округлые или овальные; спиральные утолщения встречаются только у самых мелких сосудов; межсосудистая поровость очередная, поры средние или умеренно крупные. Лучи гомогенные; древесная паренхима паратрахеальная. Основным отличием древесины хетоптелеи от древесины ильмов является преобладание у первой паренхимы в группах мелких просветов, т. е. как раз тот признак, который отделяет виды *U. Thomasi*, и *U. alata* от других видов рода *Ulmus*.

Ключ для определения кавказских видов рода *Ulmus* по признакам строения древесины

1. Лучи гомогенные 4
- Лучи с некоторой тенденцией к гетерогенности, т. е. краевые или периферийные клетки по своей форме и величине несколько отличаются от основной массы клеток луча 2
2. Лучи на тангентальном срезе с одной или с двух сторон окружены обычно камерными клетками, содержащими крупные кристаллы. Годичные кольца большей частью очень узкие *U. Grossheimii*
- Лучи без камерных клеток 3
3. Спиральные утолщения на стенках сосудов в виде слабой штриховатости. Терминальная паренхима выражена хорошо, образуя непрерывный слой шириной в 1—2, реже 3—4 клетки *U. laevis*
- Спиральные утолщения выражены хорошо. Терминальная паренхима выражена очень слабо, состоит из 1—2 рядов клеток, образуя отдельные островки *U. araxina*

4. Лучи умеренно многочисленные; на стенках сосудов поры расположены скорее сомкнуто. В узких годичных кольцах в поздней древесине иногда встречается крыловидная паренхима. Терминальная паренхима выражена более или менее хорошо, образуя прерывающиеся полосы от 2 до 5 рядов . . . *U. elliptica*
- Лучи многочисленные; на стенках сосудов поры расположены свободно или сближены. Терминальная паренхима выражена очень слабо, образуя отдельные островки шириной в 2—3 клетки . 5
5. Однорядные лучи встречаются относительно редко, составляя лишь около 3% от общего количества лучей. Переход от ранней древесины к поздней резкий *U. scabra*
- Однорядные лучи встречаются довольно обильно и составляют от 11 до 27% от общего количества лучей. Переход от ранней древесины к поздней постепенный 6
6. В поздней древесине количество сосудов в группах на 1 кв. мм не более чем 200, диаметр их очень малый...*U. suberosa*, *U. densa*.
- В поздней древесине количество сосудов в группах на 1 кв.мм более чем 200; диаметр их чрезвычайно малый . . . *U. foliacea*

В роде *Ulmus* около 30 видов, распространенных в умеренной зоне Северного полушария—в Европе, Азии (доходят до южных склонов Гималаев) и Сев. Америке, где они встречаются вплоть до центральной Мексики. На Кавказе 8 видов—*U. Grossheimii*, *U. laevis*, *U. elliptica*, *U. scabra*, *U. foliacea*, *U. densa*, *U. araxina*, *U. suberosa*, из которых *U. densa* (лальбанд) встречается только в культуре, где ценится за очень красивую шаровидную форму кроны, а остальные дикорастущие. Наиболее широкое распространение имеет у нас *U. foliacea* (берест, карагач), а также *U. scabra* и *U. elliptica* (оба вида обычно обозначаются как ильм) растущие в горных лесах как на Главном, так и на Малом Кавказе, обычно в смеси с другими породами, но иногда образующие более или менее чистые куртины. Довольно обычен на Кавказе и *U. suberosa* (карагач, берест), встречающийся главным образом в тугайных лесах на склонах. Вяз (*U. laevis*) в Закавказье не растет в диком виде (хотя кое-где и культивируется как декоративное дерево) и встречается изредка в лесах Северного Кавказа. *U. Grossheimii* и *U. araxina* эндеми южного Закавказья, встречаются относительно редко.

Несмотря на значительную географическую разобщенность, большинство видов рода *Ulmus* показывают значительную общность структуры древесины. Эта структура у них отличается признаками высокой специализации, и, безусловно, все виды рода *Ulmus* должны быть отнесены к группе растений с высоко специализированной древесиной. Нам не удалось выявить в пределах рода *Ulmus* видов с отчетливо выраженными признаками примитивности строения древесины. Возможно, что при исследовании всех без исключения ви-

дов, такие формы были бы выявлены и явились бы связывающим звеном рода *Ulmus* с представителями других более примитивных родов. Однако можно думать также, что такие виды вообще отсутствуют в пределах рода. Как мы указывали, некоторые виды, относящиеся к секции *Microptelea* и к секции *Chaetoptelea*, в своей структурной эволюции резко отличаются от основной массы видов рода *Ulmus* и, возможно, заслуживают быть выделенными в особые роды, тем более, что на их родовой самостоятельности настаивали некоторые выдающиеся систематики. Эти виды подрода *Microptelea* и секции *Chaetoptelea* характеризуются некоторыми признаками высокой специализации и представляют собой, повидимому, боковые ветви структурной специализации рода, приспособившиеся к тропическим (главным образом аридным) условиям местообитания.

Основные анатомические показатели древесины важнейших видов рода *Ulmus* приведены в таблицах 1 и 2.

Филлостилон—*Phyllostylon Capanema**

Древесина с ядром и заболонью; ядро лимонножелтое, иногда с коричневатым оттенком и с черными полосками. Годичные кольца заметны довольно отчетливо; лучи тонкие, плохо заметные.

Древесина состоит из сосудов, волокон либриформа и клеток тяжелой, веретеновидной и лучевой паренхимы.

Сосуды с очень малым или довольно малым диаметром и с толстыми стенками; членики сосудов чрезвычайно короткие или очень короткие; перфорации простые, округлые или овальные, расположены на поперечных или продольных стенках; спиральные утолщения отсутствуют. Межсосудистая поровость очередная, поры средние или умеренно крупные, внутренние отверстия узкие, несколько щелевидные, часто сливающиеся у межсосудистых пор и образующие подобие спиралей.

Волокна либриформа от довольно коротких до довольно длинных, толстостенные, часто с хорошо выраженным желатинозным слоем. Поры редкие, простые, щелевидные, преимущественно расположенные в средней части волокна.

Древесина рассеяннососудистая, просветы многочисленные, главным образом собраны в цепочки, по 4 и более просвета в каждой, создающие впечатление рисунка.

Основная масса древесины состоит из волокон либриформа. У границы годичного слоя обычно образуется полоска терминальной древесины из волокон либриформа, лишенная сосудов и паренхимы; иногда наблюдается также древесная паренхима.

* При составлении описания нами использованы данные Рикорда и Гарратта (1925), Рикорда и Гесса (1943).

Основные анатомические показатели древесины важнейших представителей рода *Ulmus* (сосуды, волокна, паренхима)

В и д	Количество просветов сосудов на поперечном срезе				Тангентальный диаметр просветов сосудов				Толщина облобок сосудов (в м)		Тангент. диаметр просветов волокон (в м)		Толщина облобок волокон (в м)		Высота клеток тяжёлой паренхимы	
	в ранней древесине		в поздней древесине		в ранней древесине		в поздней древесине		Р*	П**	Р*	П**	Р*	П**		
	всего на 1 кв. мм	станд. обозн.	всего на 1 кв. мм	станд. обозн.	в ранней древесине	станд. обозн.	в поздней древесине	станд. обозн.								
U. aëvis Pall.	22	многоч.	160	очень многоч.	22	82,5	довольно малый	30,3	очень малый	3,5	2,5	9,6	3,2	2,9	3,5	51
U. elliptica C. Koch	29	"	167	"	30	201	довольно большой	67	довольно малый	3	2,6	10	4	2,2	3,2	86
U. scabra Mill.	26	"	200	"	13	176	средний	27	очень малый	5,4	2,9	11	4,4	2,6	4,3	74
U. foliacea Gilib.	35	"	325	"	30	157	"	24	чрезвыч. малый	5	2,2	9,4	3,2	2,3	3,3	75
U. densa Litw.	40	"	190	"	13	125	"	33	очень малый	4,3	2,6	8,5	3,3	1,9	3,3	73
U. suberosa Moench.	41	очень многоч.	152	"	23	141	"	31	"	4,7	2,9	8,2	5	2,5	3,2	86
U. araxina A. Takht.	27	многоч.	225	"	13	166	"	32	"	4,6	3	8	3,5	2,3	3,3	76
U. Grossheimii A. Takht.	51	очень многоч.	390	"	23	135	"	25	"	4,5	2,7	9,9	2,6	1,7	4,3	32,3
U. parvifolia Jacq.	33	многоч.	90	"	13	136	"	36	"	4,8	2,7	5,3	2,6	4,3	5,3	56
U. alata Michx.	71	очень многоч.	107	"	8	66	довольно малый	49	"	3,6	3,5	10,9	2,7	2,9	4,2	76
U. pumila L.	34	многоч.	194	"	15	168	средний	21	чрез. малый	6,6	3	3,4	2,5	3,1	3,6	56
U. fulva Michx.	15	умер. многоч.	269	"	25	242	довольно большой	35	очень малый	4,7	3,8	11	3,8	4,4	3,9	60
U. Wallachiana C. K. Schn.	16	"	102	"	11	400	очень большой	51	довольно малый	7,9	3,5	25,7	5,8	2,2	4	89
U. Thomasi Sarg.	73	очень многоч.	148	"	13	108	средний	21	чрез. малый	4	3	5,6	4,3	3	3,4	33

* Р.—ранняя древесина

** П.—поздняя древесина

Основные анатомические показатели древесины важнейших представителей рода *Ulmus* (лучи)

В и д	всего на 1 мм	Количество лучей						Ширина лучей		Высота лучей		Высота и длина клеточек лучей (в μ)		Толщина оболочек клеточек лучей (в μ)	
		станд. обозн.	из них (в процентах)					в μ	станд. обозн.	в μ	станд. обозн.	стоячие		стоячие	лежащие
			1 рад.	2 рад.	3 рад.	4 рад.	5 рад.	7 и 60-милл. рад.				выс. длина	выс. ширина		
<i>U. laevis</i> Pall.	9,5	многоч.	10,8	6	18	49,4	15,6	—	31	дов. узк	224	25	20,7	7,5	68
<i>U. elliptica</i> C. Koch	6	ум. многоч.	12,3	10,7	18,4	32,3	26,1	—	33,6	"	296	—	—	10	70,8
<i>U. scabra</i> Mill.	7,6	многоч.	3	14,5	6,5	11	39	26	52	средние	370	—	—	10	62
<i>U. foliacea</i> Gilib.	8,7	"	18,1	8	14	41	18	—	31	дов. узк.	200	—	—	9,6	53
<i>U. densa</i> Litw.	8,5	"	11	4	3	21	60	—	50	"	200	—	—	11	89
<i>U. suberosa</i> Moench.	10	"	27,2	5	17	25,4	25,4	—	33	"	257	—	—	10,5	63
<i>U. araxina</i> A. Takht.	7	"	20,7	29,6	41,5	9	—	—	30	"	168	18	13	10	27
<i>U. Grossheimii</i> A. Takht.	10	"	16,4	20,5	35,6	20,5	5,4	1,3	33	"	208	20	15,5	11,2	47
<i>U. parvifolia</i> Jacq.	7	ум. многоч.	10	4	12	18	20	36	60	средние	360	—	—	9	80
<i>U. alata</i> Michx.	6	"	10,9	13	4,3	28,2	43,4	—	32	дов. узк.	223	—	—	9	74
<i>U. pumila</i> L.	7	"	21	9,6	15	19,2	29	3,8	40	"	178	—	—	9	56
<i>U. fulva</i> Michx.	7	"	29	—	10,4	45,8	16,6	—	27,6	"	223	—	—	11	74
<i>U. Wallichiana</i> C. K. Schn.	4,8	"	10,8	10,8	8,7	32,6	36,9	—	45	"	324	—	—	11,6	62
<i>U. Thomsast</i> Sarg.	7	"	19,8	5,9	7,8	3,9	47	15,7	38	"	246	—	—	8	83

Древесная паренхима обильная или скудная. Расположение древесной паренхимы апотрахеальное и паратрахеальное. Паратрахеальная паренхима скудно вазикентричная, окружающая сосуды в виде узкой обкладки. Апотрахеальная паренхима метатрахеальная, в виде многочисленных тангентальных полос, шириной в одну-две клетки и терминальная. Тяжи древесной паренхимы высокие, состоящие из 2, реже 3—4 высоких клеток. Веретеновидная паренхима редкая.

Лучи узкие, одно-трехрядные, реже четырехрядные, высотой от 10 до 40 клеток, чрезвычайно низкие; гомогенные или несколько гетерогенные с одиночными слоями квадратных или стоячих клеток, иногда образующих однорядные окончания многорядных лучей.

В сосудах ядра тиллы с многочисленными порами. Во многих клетках лучей и тяжелой паренхимы встречаются кристаллы. Тяжелая паренхима обнаруживает отчетливое ярусное расположение, лучи не ярусные, камедные ходы отсутствуют.

Один вид рода *Ph. brasiliensis* довольно широко распространен в Южной, Центральной и, отчасти, Северной Америке (южная Мексика), а также на Антильских островах. Древесина представляет определенный промышленный интерес, благодаря плотной структуре, красивому цвету и высокому объемному весу—0,95 (в воздушно-сухом состоянии). Иногда используется как заменитель самшита.

Голоптелеа—*Holoptelea* Planch.

Древесина светложелтая или соломенного цвета, с темными полосами и грубой текстурой.

Древесина состоит из сосудов, волокон либриформа, тяжелой, лучевой и редко встречающейся веретеновидной паренхимы.

Сосуды одного типа (рис. 16). Тангентальный диаметр сосудов довольно малый. Членики сосудов средней длины. Сосуды толстостенные. Спиральные утолщения обычно отсутствуют. Перфорации простые, округлые или овальные, расположены на поперечнике и на боковых стенках.

Межсосудистая поровость очередная, поры многочисленные, скорее сомкнутые, до ширине стенки сосудов около 12 пор. Окаймление пор округлое, внутреннее отверстие пор несколько вытянутое, не достигающее до границ окаймления.

Основная масса древесины состоит из волокон либриформа. Поры волокон многочисленные, простые, уголкового и перекрещивающиеся. Волокна толстостенные.

Древесина рассеяннососудистая, сосуды разбросаны по всему годичному кольцу в беспорядке, расположены одиночно, в цепочках (до 4 просветов) и редко парные (рис. 16). Очертание просветов сосудов округлое или овальное. Переход от ранней древесины к поздней постепенный или же между ранней и поздней древесиной в размерах просветов нет различия (рис. 16). Граница

годового слоя выражена плохо. Она составлена из полоски почти несплюснутых клеток терминальной паренхимы, толщиной в одну-две клетки, которая почти не прерывается и пересекается только лучами.

Древесная паренхима обильная (рис. 19), паратрахеальная—крыловидная, сомкнуто-крыловидная и апотрахеальная—метатрахеальная и терминальная. Крыловидная и сомкнуто-крыловидная паренхима окружает сосуды ранней и поздней древесины (рис. 18), причем крыловидная встречается в ранней, а сомкнуто-крыловидная в поздней древесине.

Метатрахеальная паренхима встречается редко, когда же она имеется, то проходит довольно длинными тангентальными полосками шириной в 1—2 клетки. Терминальная паренхима в конце слоя прироста образует более или менее непрерывный слой, толщиной в 1—2 ряда.

Паренхима в основном тяжевая (рис. 19), веретеновидная встречается очень редко. Клетки тяжелой паренхимы чрезвычайно низкие, высота их в среднем 63μ, в каждом тяже имеются от 3 до 5, или иногда больше клеток.

Основная масса древесины состоит из волокон либриформа с толстыми и очень толстыми стенками.

Общий объем полостей сосудов в древесине (в средних по ширине годовых кольцах) составляет 9%. Объем полостей волокон составляет 21%; общий объем клеточных оболочек (процент плотной массы) составляет 46%. Объем лучей варьирует в пределах 24%.

Лучи очень многочисленные, слабо гетерогенные, веретеновидные, иногда многорядные с длинными однорядными окончаниями, число клеток в окончаниях максимально 5. Лучи двух типов, редко встречаются однорядные, максимально четырехрядные, наиболее часто встречаются трех-четырёхрядные. Лучи чрезвычайно низкие (до 20 клеток), довольно узкие.

На поперечном срезе лучи уже сосудов, при встрече с сосудами они изгибаются (рис. 18), проходя через годовое кольцо, при пересечении с полосками паренхимных клеток значительно расширяются. Тангентальные стенки лучей прямые и косые. Граница годового слоя в луче совпадает с общей границей годового слоя. При переходе из одного годового слоя в другой лучи расширяются.

На тангентальном срезе клетки лучей в основном изодиаметрические, округлые, одинакового размера. Краевые клетки лучей несколько вытянутые по оси ствола и отличаются по размерам от основной массы клеток луча (рис. 19).

На радиальном срезе клетки лучей дифференцированы на лежащие, коротколежащие и квадратные. Квадратные и коротколежащие клетки расположены в один, реже два слоя по краям лучей. Лежащие клетки в несколько раз длиннее квадратных. Пары пор между клетками лучей и сосудами средней величины, контуры пор совпадают с контурами пор клеток лучей. Окаймление и внутреннее отверстие пор округлые. Пory расположены в двух или бо-

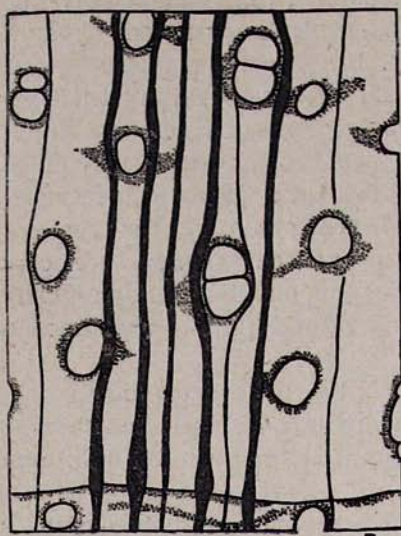


Рис. 16. *Holoptelea integrifolia*
Planch.
Схема полеречного среза (ув. 80).

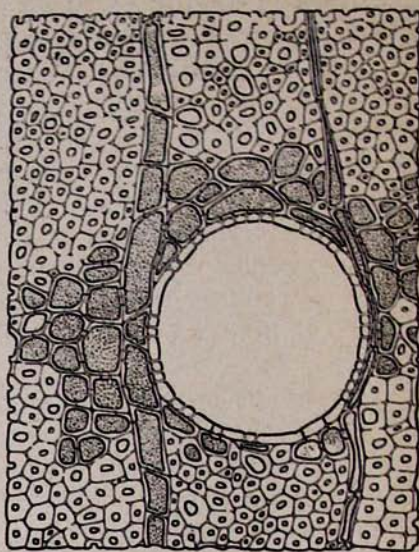


Рис. 17. *Holoptelea integrifolia*
Planch.
Поперечный срез (ув. 400).

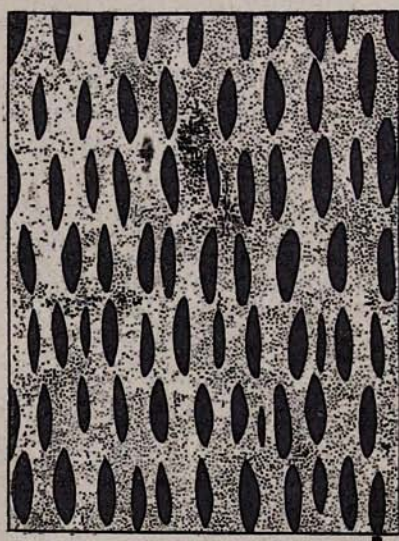


Рис. 18. *Holoptelea integrifolia*
Planch.
Схема тангентального среза (ув. 80).

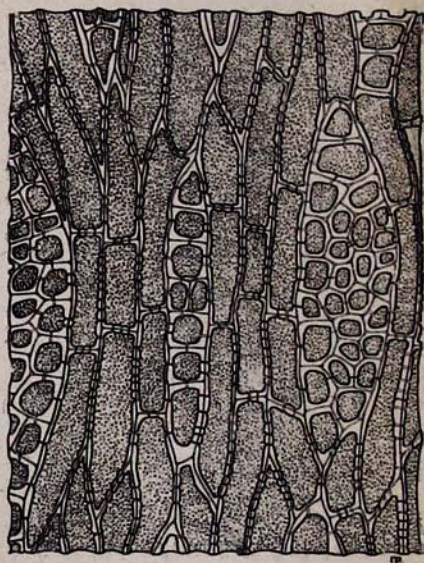


Рис. 19. *Holoptelea integrifolia*
Planch.
Тангентальный срез (ув. 400).

лее вертикальных рядах. Утолщения стенок клеток лучей незначительные. В клетках лучей не наблюдались кристаллы и камедные ходы. В древесине хорошо выражено ярусное строение лучей (рис. 17, 19).

В роде *Holoptelea* один вид (*H. integrifolia*), распространенный в Восточной Индии и на Цейлоне. Промышленное значение этой древесины незначительно, и в Индии она используется преимущественно кустарями на изготовление предметов домашнего обихода.

Планера—*Planera* Gmel.

Древесина светлокорицевая, легкая. Годичные кольца более или менее хорошо заметные.

Древесина состоит из сосудов, сосудистых и волокнистых трахейд, тяжевой и лучевой паренхимы.

Сосуды одного типа (рис. 20). Членики сосудов короткие, диаметры их малые (50μ), тонкостенные, клювы у члеников сосудов выражены очень слабо; перфорации простые, расположены в основном на поперечных стенках сосудов, иногда несколько скошенных

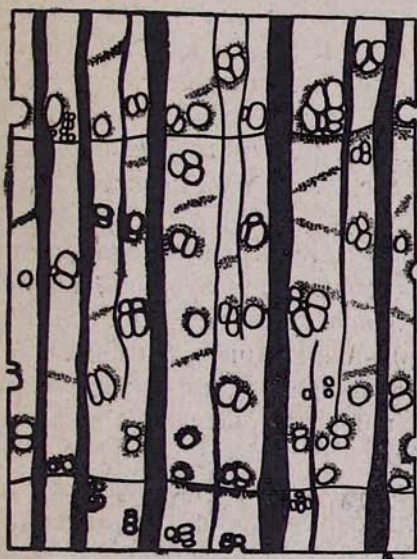


Рис. 20. *Planera aquatica* Gmel.
Схема поперечного среза (ув. 80).



Рис. 21. *Planera aquatica* Gmel.
Схема тангентального среза (ув. 80).

Межсосудистая поровость очередная. Поры многочисленные, более или менее крупные, расположены скорее сомкнуто. Окаймление пор округло-шестиугольное, отверстие пор округлое или несколько овальное.

Сосудистые трахеиды встречаются не очень часто, довольно длинные, тонкостенные, с многочисленными окаймленными порами и спиральными утолщениями.

Основная масса древесины состоит из волокнистых трахеид, с тонкими или очень тонкими стенками и с довольно крупными порами. Поры волокнистых трахеид многочисленные, с плохо выраженным окаймлением, внутренние отверстия пор переходят за границу окаймления (рис. 24).

Древесина рассеянососудистая (рис. 20); сосуды собраны в мелкие группы, частично в цепочки и очень редко одиночные. Группы сосудов стремятся к тангентальному расположению и образуют неясно выраженный рисунок. Переход от ранней древесины к поздней, постепенный или незаметный. Просветы очень многочисленные (от 60 до 84 просветов на 1 кв. мм). Очертание просветов угловатое (у просветов в группах) и реже округло-овальное (у одиночных просветов).

Граница годичного слоя, благодаря радиально сплюснутым волокнам и клеткам терминальной паренхимы, выражена отчетливо.

Древесная паренхима не очень обильная, апотрахеальная—терминальная и метатрахеальная, и паратрахеальная—вазицентричная. Тяжи древесной паренхимы состоят [максимально из семи клеток; у одного и того же образца высота отдельных клеток тяжа сильно варьирует, так, например, встречаются тяжи с очень высокими клетками и тяжи с очень короткими (в среднем клетки высотой 107 μ).

Основная масса древесины состоит из волокнистых трахеид. В древесине объем полостей сосудов составляет в среднем 10%, объем полостей волокон равен 30%, общий объем клеточных оболочек (процент плотной массы)—36%. Лучи в среднем составляют 24% от общего объема древесины.

Лучи очень многочисленные, слабо гетерогенные, одно-много-рядные, скорее двух типов (рис. 21)—однорядные, узкие лучи, и широкие, 4—7-рядные. Двухрядные лучи встречаются очень редко. В основном лучи широкие, 4—6-рядные (до 47 μ), и чрезвычайно низкие.

На поперечном срезе узкие лучи—одно-трехрядные—уже диаметров сосудов, многорядные—равны или шире их (рис. 20). При встрече с сосудами лучи обычно не изгибаются (только однорядные, причем изгибаются незначительно). Тангентальные стенки лучей косые и прямые (рис. 22), очертания лучей линейные, редко четковидные. Граница годичного слоя в луче совпадает с общей границей годичного кольца; при переходе из одного годичного слоя в другой лучи расширяются.

На тангентальном срезе лучи обычно веретеновидные, встречаются также сдвоенные и с длинными (до 10 клеток) однорядными окончаниями. Клетки лучей двух типов: округлые—составляющие основную массу лучей, и вытянутые по оси ствола, обычно являющиеся краевыми клетками однорядных лучей и, реже, клетками однорядных окончаний многорядных лучей.

На радиальном срезе клетки лучей дифференцированы на квадратные, стоячие и лежащие (рис. 23). В большинстве своем клетки

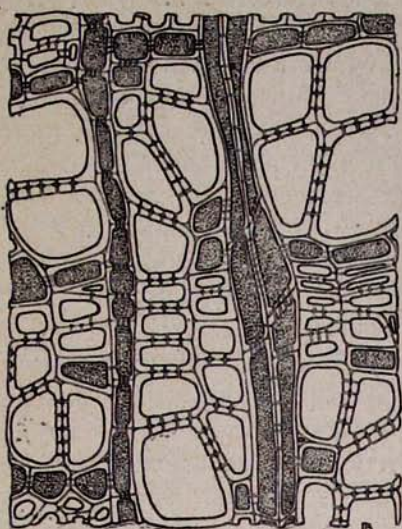


Рис. 22. *Planera aquatica* Gmel.
Поперечный срез (ув. 600).

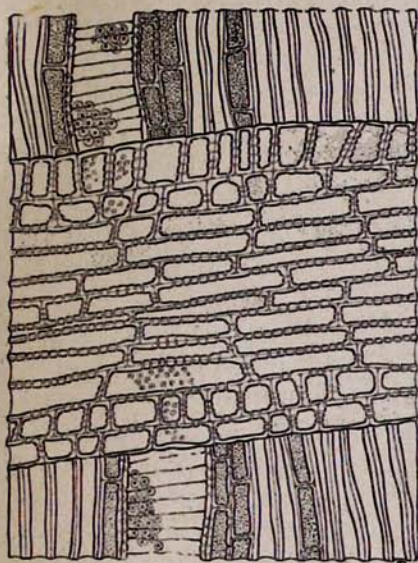


Рис. 23. *Planera aquatica* Gmel.
Радиальный срез (ув. 400).

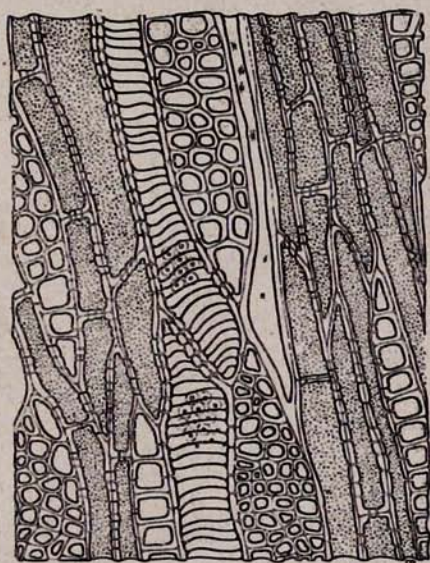


Рис. 24. *Planera aquatica* Gmel.
Тангентальный срез (ув. 400).

лежащие, длина которых несколько раз больше длины стоячих и квадратных клеток. Высота стоячих клеток (которые вообще редки) в 1,5—2 раза превышает длину. Обычно клетки многорядных лучей узкие и длинные (за исключением краевых), а однослойных лучей—крупные и почти все квадратные. Поры между клетками лучей и сосудами мелкие, вытянутые. На радиальной стенке клетки луча, прилегающей к сосуду, поры в двух и более вертикальных рядах. Утолщения клеток лучей значительные. В клетках лучей иногда встречаются кристаллы щавелевокислого кальция.

Межклеточные ходы в древесине *Planera* не наблюдались. В некоторых образцах наблюдается некоторая тенденция к ярусности лучей и тяжелой паренхимы.

Planera aquatica, растущая в южных и юго-восточных штатах США, встречается довольно редко. Древесина ее, не отличающаяся никакими особенными техническими качествами, промышленного использования не имеет, но иногда используется в местах своего естественного произрастания, обычно наряду с древесиной красного клена (*Acer rubrum*), с которой она несколько схожа.

Глава четвертая

ДРЕВЕСИНА ПОДСЕМЕЙСТВА CELTOIDEAE

Каркас—*Celtis* L.*

Древесина зеленовато-желтая или сероватая (*C. sinnapomea* Lindl.), иногда с светлобурым ядром, повидимому патологического происхождения.

В древесине годовичные кольца заметны хорошо (подрод *Euceltis*) или более или менее плохо заметные. На всех распилах сосуды ранней древесины видны простым глазом, на продольных распилах обычно заметны светлые волнистые линии мелких сосудов поздней древесины.

Древесина состоит из сосудов, сосудистых трахеид, волокон либриформа, веретеновидной, тяжелой и лучевой паренхимы.

Сосуды двух типов: крупные—с широкими и очень короткими или чрезвычайно короткими члениками (130—150μ), с незначительными или совсем отсутствующими клювиками, всегда без спиралей, с округлыми или несколько овальными перфорациями, расположенными на поперечных стенках сосудов. Диаметр крупных сосудов довольно большой, достигает 226μ.

Мелкие сосуды с узкими и довольно короткими члениками и несколько удлинненными клювиками. Перфорации овальные, расположены на боковых стенках сосудов. Диаметр мелких сосудов очень

* При составлении описания нами использованы также и данные Рикорда (1930), Янсовиуса (1934) и Кокс (1941).

малый, достигающий до 50 μ (30—50 μ). Мелкие сосуды обычно несут хорошо-или слабовыраженные спирали, за исключением тропических видов, у которых спирали отсутствуют (так, например, *C. tala* Gill. и *C. aculeata* Sw.). Спиральные утолщения выражены хорошо у *C. occidentalis* L., *C. laevigata* Willd., *C. glabrata* Stev., *C. caucasica* W., *C. australis* L. (рис. 33, 34) и др. и выражены плохо у *C. crassifolia* Gray, *C. mississippiensis* DC. и др. Сосуды главным образом тонкостенные (рис. 31), но встречаются также и толстостенные, напр., у *C. tala* и *C. aculeata* (рис. 32).

Межсосудистая поровость очередная, поры многочисленные, крупные или средние, сближенные или почти свободные (рис. 33, 34). У крупных сосудов (напр., у *C. australis*) поры многочисленные (до 15 пор по ширине сосуда). Окаймление пор округлое или округло-шестиугольное. Отверстие пор округлое или вытянутое, иногда доходящее или переходящее за границу окаймления. Так, например, у *C. tala* отверстия пор щелевидные и далеко выходящие за границу окаймления.

Сосудистые трахеиды встречаются редко. Они всегда с хорошо выраженными спиральными утолщениями. Поры у трахеид редки и выражены очень слабо (рис. 34).

Основную массу древесины составляют волокна либриформа, обычно, с более тонкими стенками в ранней древесине и толстыми стенками в поздней древесине. Волокна либриформа с редкими или иногда обильными простыми округлыми порами (ув. 600), окончания волокон главным образом гладкие и реже зазубренные.

Древесина кольцесосудистая с характерным рисунком (рис. 25, 27), у тропических видов рассеннососудистая (рис. 26). У кольцесосудистых видов в древесине отчетливо заметны правильно расположенные ряды из крупных сосудов ранней древесины (образующие 1—4 ряда). Крупные просветы обычно единичные, редко парные и иногда в группах (3 просвета в группе). Очертание просветов округлое или овальное. Сосуды тонкостенные и обычно окружены клетками древесной паренхимы (рис. 31). Крупные просветы вдоль границы годичного слоя образуют кольцо просветов (ранняя древесина), затем по направлению к поздней древесине диаметр просветов постепенно или внезапно уменьшается. Мелкие сосуды поздней древесины собраны всегда в группы, образуя более или менее отчетливо выраженные тангентальные полосы, окруженные обильным или скудным слоем древесной паренхимы (от одного до нескольких рядов клеток паренхимы). Иногда в некоторых годичных кольцах, между зоной крупных сосудов и типичными тангентальными полосками мелких сосудов, имеются мелкие группы сосудов средних размеров, напр., у *C. caucasica*, *C. australis*, *C. glabrata* и др. Некоторые виды, напр., *C. caucasica* и *C. occidentalis*, имеют более или менее короткие тангентальные полосы из групп мелких сосудов.

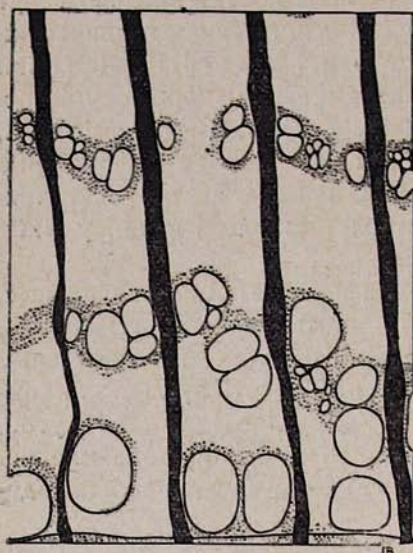


Рис. 25. *Celtis caucasica* Willd.
Схема поперечного среза (ув. 80).

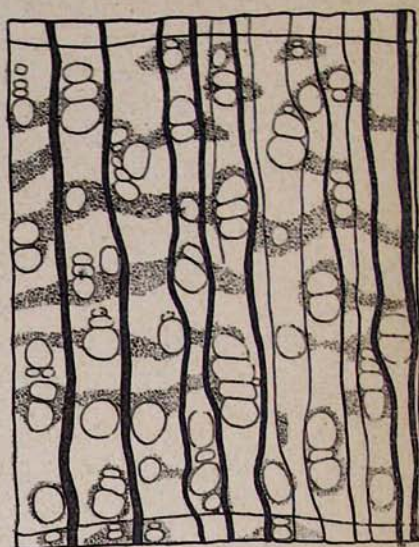


Рис. 26. *Celtis tala* Gill.
Схема поперечного среза (ув. 56).

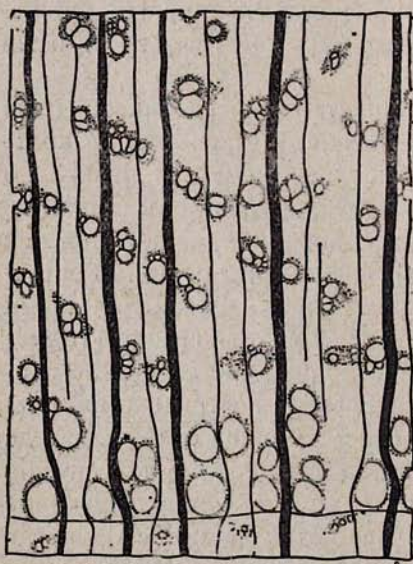


Рис. 27. *Celtis crassifolia* (Lam.) Gray.
Схема поперечного среза (ув. 56).

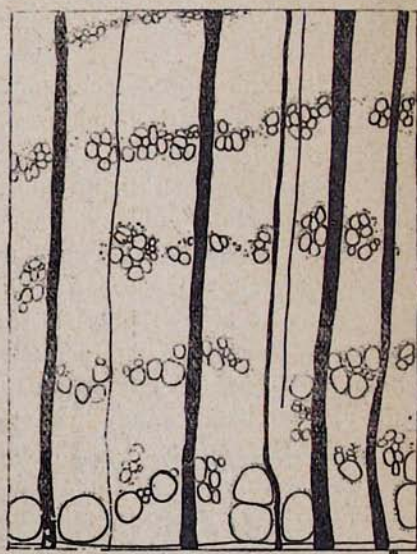


Рис. 28. *Celtis laevigata* Willd.
Схема поперечного среза (ув. 56).

В узких годичных кольцах крупные просветы ранней древесины расположены только в один ряд.

В рассеяннососудистых древесинах сосуды одиночные, редко в мелких или коротких цепочках (от 2—6 просветов напр., у *C. aculeata*, *C. Wightii* Planch., *C. tetrandra* Roxb., *C. cinpamomea* и др.). Сосуды обычно окружены одно-или многорядным слоем древесной паренхимы; толстостенные, форма просветов округлая или овальная. Сосуды ранней древесины не образуют кольца просветов. Переход от ранней древесины к поздней постепенный или совсем незначительный и сосуды не образуют никакого особого рисунка, характерного для порядка *Euceltis*. Диаметр просветов в ранней и поздней древесине средней величины, т. е. в ранней древесине 130—140 μ и 110—130 μ в поздней древесине.

Граница годичного слоя хорошо заметна благодаря наличию от одного до нескольких рядов сплюснутых волокон либриформа.

Древесная паренхима обильная, она в основном паратрахеальная (вазицентричная и крыловидная), встречается метатрахеальная и иногда слабо выраженная терминальная паренхима. Вазицентричная паренхима окружает единичные сосуды ранней древесины, образуя обкладку в один или несколько рядов (до 5). Крыловидный и сомкнуто-крыловидный тип расположения паренхимы встречается почти у всех видов рода, как, например, у *C. glabrata*, *C. crassifolia*, *C. caucasica*, у тропических видов *C. lala*, *C. aculeata*, и др. Паренхима окружает сосуды и вытягивается в обе стороны вместе с мелкими сосудами поздней древесины образует тангентальные полосы. Метатрахеальная паренхима отмечается у тропических видов, полосы ее различной длины в тангентальном направлении и очень изменчивы в различных образцах. Метатрахеальная паренхима скудная, например, у *C. cinpamomea* и *C. tetrandra* и обильная, напр., у *C. Wightii*; у некоторых тропических видов, как, например, у *C. Wightii*, отмечается также скудно диффузный тип распределения паренхимы. Терминальная паренхима хорошо выражена у видов: *C. occidentalis*, *C. crassifolia*, *C. australis*, *C. glabrata* и др. Слой терминальной паренхимы иногда состоит из 10 рядов клеток древесной паренхимы (напр., *C. australis*). В каждом тяжё паратрахеальной паренхимы до 4 клеток, тяжи высотой до 75 μ . Тяжи терминальной паренхимы до 250 μ , в каждом тяжё не более 2 клеток. Пары пор между сосудами и клетками паренхимы мелкие, округлые или несколько овальные, расположены в двух вертикальных рядах.

Основная масса древесины состоит из волокон либриформа с тонкими или очень тонкими и толстыми или очень толстыми стенками. На поперечном срезе волокна либриформа хорошо отличаются от сосудистых трахеид. Общий объем полостей сосудов (и сосудистых трахеид) в древесине (в средних по ширине годичных кольцах) составляет в среднем 16%. Объем полостей волокон в



Рис. 29. *Celtis caucasica* Willd.
Схема тангентального среза (ув. 80).

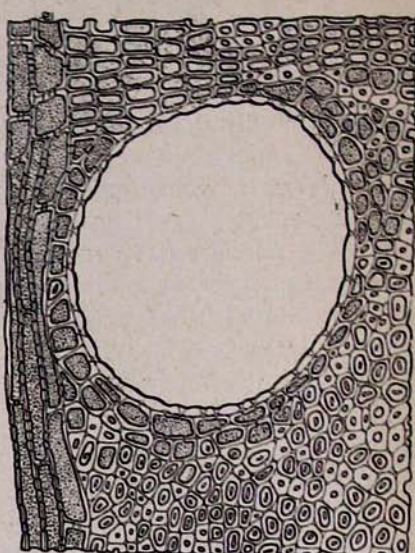


Рис. 30. *Celtis caucasica* Willd.
Поперечный срез (ув. 400).



Рис. 31. *Celtis caucasica* Willd.
Схема тангентального среза (ув. 80).

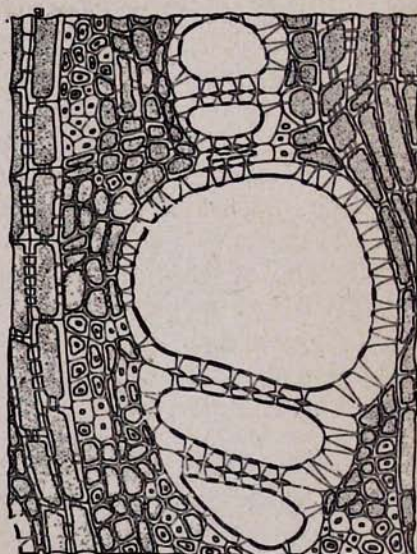


Рис. 32. *Celtis tala* Gill.
Поперечный срез (ув. 400).

среднем 18%, общий объем клеточных оболочек 50%, объем лучей варьирует в пределах от 14 до 16%.

Лучи многочисленные, гетерогенные, одно-многорядные, до 110 клеток в высоту (рис. 34).

На поперечном срезе лучи уже сосудов ранней древесины и шире сосудов поздней древесины. При прохождении через кольцо просветов однорядные лучи изгибаются или не изгибаются, или же изгибаются незначительно. Тангентальные стенки лучей прямые и косые (рис. 31, 32). Граница годичного слоя в лучах совпадает с общей границей годичного слоя. При переходе из одного годичного слоя в другой, лучи несколько расширяются (рис. 28).

На тангентальном срезе лучи одного или двух типов. У некоторых видов, напр., *C. aculeata*, *C. tala* (рис. 30), *C. occidentalis* и др. один тип лучей, у других видов, напр., *C. caucasica* (рис. 29), *C. mississippiensis*, *C. laevigata*, *C. australis* и др. два типа лучей—однорядные и многорядные, без переходов между ними. У некоторых видов, как, например, у *C. glabrata* и *C. crassifolia* в одном образце (в препарате) встречаются участки с двумя типами лучей и участки с одним типом. Лучи преимущественно многорядные, до 11 рядов (напр., *C. caucasica*, *C. laevigata*). Основная форма лучей веретеновидная встречаются лучи сближенной формы. Лучи иногда с длинными однорядными окончаниями, число клеток у которых достигает 10, (например, *C. aculeata*, *C. tala* и др.), клетки однорядных окончаний значительно вытянуты по оси ствола. Краевые и периферийные клетки лучей отличаются от основной массы клеток лучей своей формой и размером.

На радиальном срезе клетки лучей по своей форме отличаются друг от друга. Они дифференцированы на лежащие, стоячие и квадратные (рис. 33). Длина лежащих клеток несколько или во много раз (до 7 раз) превышает высоту (в среднем длина лежащих клеток 42μ). При этом стоячие и квадратные клетки в несколько раз короче лежащих клеток. У стоячих клеток, которые обычно образуют непрерывные слои по краям луча (от 1 до 4) или в некоторых случаях образуют лучи только из стоячих клеток, высота в 1,5—3 раза превышает длину (например, у *C. laevigata*, *C. aculeata*, *C. tala*). Встречаются также коротко-лежащие и квадратные клетки, у которых длина в 1,5—2 раза превышает высоту или же равна ей (у *C. mississippiensis*, *C. crassifolia*, *C. australis*, *C. occidentalis*, *C. laevigata* и др.). Часто встречаются квадратные клетки, образуя или слои по краям луча (*C. glabrata*, *C. laevigata*, *C. crassifolia*) или же отдельные лучи, как, напр., у *C. tala*, у некоторых видов (как у *C. laevigata*) один слой стоячих клеток чередуется со слоем квадратных клеток.

Поры между клетками лучей и сосудами мелкие, с хорошо выраженным округлым или немного овальным окаймлением. Контур пор в стенке сосуда большей частью совпадают с контурами пор в стенке клетки луча, иногда в одном и том же образце, как, например, у *C. glab-*

gata в одном сосуде контуры пор сосуда совпадают с контурами пор луча, в другом, поры луча меньше пор сосуда. Отверстия пор округлые, несколько вытянутые (*C. aculeata*, *C. tala*) или вытянутые (*C. glabrata*). В лежащих клетках поры в двух вертикальных рядах, в стоячих и квадратных—более чем в двух вертикальных рядах.

В лучах часто встречаются довольно крупные кристаллы оксалата кальция. Утолщения стенок клеток лучей значительные. Яркость в древесине рода *Celtis* отмечена не была.

Так же как и для представителей рода *Ulmus*, для видов *Celtis* характерно отсутствие относительного увеличения объема сосудов при уменьшении ширины годичного слоя. Это понятно для тропических видов, где годичные слои выражены очень плохо, но оно

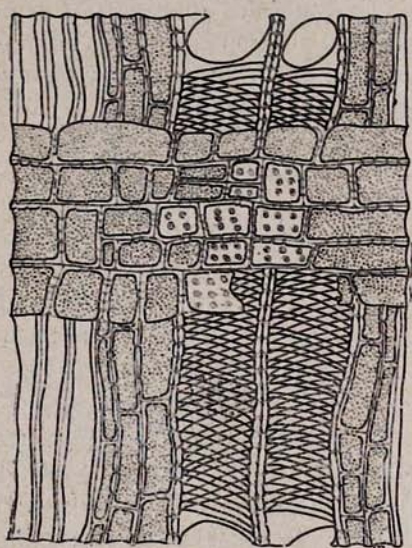


Рис. 33. *Celtis caucasica* Willd.
Радиальный срез (ув. 400).

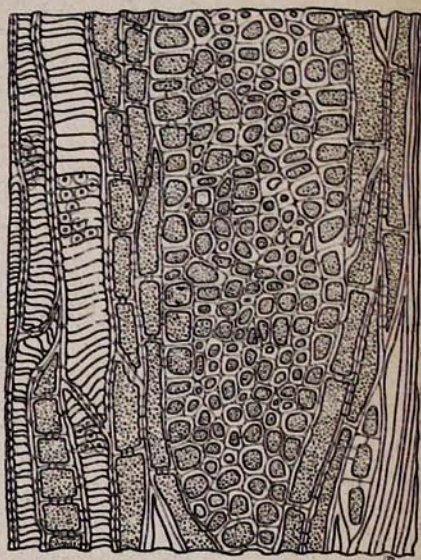


Рис. 34. *Celtis caucasica* Willd.
Тангентальный срез (ув. 400).

имеет место и у представителей подрода *Euceltis*, у которых годичные слои выражены весьма четко. Так, у *C. glabrata* годичное кольцо шириной в 1,1 мм показало 10% сосудов, а годичное кольцо шириной в 0,3 мм показало 9% сосудов. Однако при очень узких кольцах (шириной 0,2 мм) все же относительный объем сосудов увеличивается, напр., у *C. saucasica* годичное кольцо шириной в 2 мм имело 7% сосудов и годичное кольцо шириной 0,2мм имело 13% сосудов.

В пределах рода *Celtis* наблюдаются весьма значительные вариации в признаках строения древесины, более значительные, чем у других родов семейства. Эти различия относятся к таким важным в диагностическом и систематическом отношении признакам, как распределение паренхимы и сосудов в толще годичного слоя, нали-

чие или отсутствие спиралей, степень гетерогенности лучей, их рядности и некоторым другим.

Такие отличия, как кольцесосудистость у одних видов и рассеяннососудистость у других, могут быть объяснены приспособлением к климатическим условиям, другие отличия связаны с более стойкими признаками и могут скорее связываться с эволюционной историей рода.

Обычно род *Celtis* делится систематиками на 4 подрода—*Euceltis* Planch., около 30 видов, распространенных преимущественно в умеренной зоне северного полушария, *Sponioceltis* Planch., с рядом видов (около 10), встречающихся главным образом в тропической Азии, *Solenostigma* Engl. с одним видом *C. integrifolia* (древесина этого вида в наших коллекциях отсутствовала и, насколько нам известно, вообще никогда анатомически не исследовалась) и *Momisia* Dum., в последнее время часто рассматриваемый как особый подрод, с примерно 20 видами, растущими, в основном, в тропических областях Южной Америки, хотя некоторые виды встречаются в южных и юго-восточных штатах США. Виды подрода *Euceltis* отличаются значительной общностью строения и по многим признакам строения схожи с ильмами. Древесина у них кольцесосудистая и древесная паренхима вазоцентричная, в то время как все остальные подроды имеют рассеяннососудистую древесину и хорошо развитую сомкнутокрыловидную паренхиму. В этом отношении виды подрода *Momisia* хотя и выделяются в особый род, но не отличаются от видов подрода *Sponioceltis*. Возможно, что при более детальной монографической обработке рода *Celtis* окажется возможным выделить подрод *Euceltis* в особый род, отличный от остальных подродов. Это же касается подрода (или рода) *Momisia*, но анатомия древесины не дает основания отделить его от подрода *Sponioceltis*, что, впрочем, не может рассматриваться как аргумент против родовой самостоятельности этой группы. Для Кавказа обычно приводят 4 вида рода *Celtis*—*caustralis*, *C. caucasica*, *C. glabrata* и *C. Tournefortii* Lam.

Анатомическое исследование показывает, что в отличие от рода *Ulmus*, где тропические виды более продвинуты, чем виды умеренных широт, у рода *Celtis* виды умеренных широт отличаются более специализированной структурой. Поэтому естественно предположить, что род *Celtis* тропического происхождения, зашедший в умеренную зону только на более позднем этапе своей структурной эволюции.

Наши кавказские виды рода *Celtis* представляют собой деревья (20—25 м высоты) или высокие кустарники. Произрастают каркасы преимущественно на сухих каменистых склонах, или на опушках лесов. Приуроченность каркасов к каменистым местообитаниям дала им название „каменное дерево“, что иногда совершенно напрасно связывается с твердостью их древесины.

Наиболее широко распространены *C. glabrata* и *C. caucasica*, которые встречаются почти повсеместно в Закавказье, за исключением Колхиды. В этом последнем флористическом районе встре-

чается *C. australis*. Систематическая видовая самостоятельность *C. Tournefortii* сомнительна и А. В. Иванова утверждает, что этот вид представляет собой только особую форму *C. glabrata*, возникшую в результате объединения молодых побегов скотом.

Основные анатомические показатели древесины исследованных нами видов *Celtis* приведены в таблицах 3 и 4.

Ключ для определения кавказских видов рода *Celtis* по признакам строения древесины

1. Лучи двух типов: узкие—однорядные, широкие—многорядные, средней ширины. Диаметр сосудов ранней древесины от довольно малых до средних, поздней древесины—очень малый. Терминальная паренхима выражена очень хорошо, обильная. Часто годичный слой образуется только из терминальной паренхимы, обычно до 7 клеток в ширину. Максимальное количество сосудов в группах поздней древесины от 5 до 20 *C. caucasica*, *C. australis*.
- Лучи скорее одного типа; довольно узкие. Диаметр сосудов ранней древесины средний, поздней древесины—довольно малый. Максимальное количество сосудов в группах поздней древесины от 14 до 18 *C. glabrata*.

Птероцельтис—*Pteroceltis* Maxim.

Древесина без ядра, желтовато-коричневого цвета. Годичные кольца плохо заметные, лучи простым глазом не видны.

Древесина состоит из сосудов, волокон либриформа, тяжелой, лучевой и очень редко веретеновидной паренхимы.

Сосуды одного типа, с довольно малым диаметром, членики сосудов чрезвычайно короткие, клювы отсутствуют или очень незначительной величины, сосуды толстостенные.

Перфорации сосудов простые, округлые, расположены на поперечных стенках. Межсосудистая поровость очередная, поры чрезвычайно мелкие, многочисленные, 1—1,5 μ в диаметре, по ширине стенки сосуда до 25 пор, свободные или сближенные (рис. 38). Окаймление пор округлое, внутреннее отверстие пор также округлое. Иногда на стенках сосудов отмечается слабая штриховатость.

Волокна либриформа, составляющие основную массу древесины, обычно с толстыми в ранней древесине и очень толстыми в поздней древесине стенками (рис. 36). Поры волокон относительно редки, очень мелкие, простые и округлые.

Древесина рассеяннососудистая (рис. 35); сосуды расположены одиночно, в коротких цепочках и в мелких группах (обычно не больше трех-четырех сосудов). Очертание просветов округлое или овальное (сплюснуто-округлое в группах и цепочках). Переход от ранней древесины к поздней постепенный или совсем незаметный, между диаметрами сосудов ранней и поздней древесины разница небольшая (в ранней

Основные анатомические показатели древесины важнейших представителей рода *Cellis* (сосуды, волокна, паренхима)

Основные анатомические показатели древесной паренхимы

В и д	Количество просветов сосудов на поперечном срезе				Тангентальный диаметр просветов сосудов				Толщина облобочек сосудов (в м)		Тангент. диаметр просветов волокон (в м)		Толщина облобочек волокон (в м)		Высота клет. паренхимы в м
	в ранней древесине		в поздней древесине		в ранней древесине		в поздней древесине		Р*	П**	Р*	П**	Р*	П**	
	всего на 1 кв. мм	станд. обознач.	всего на 1 кв. мм	станд. обознач.	в м	станд. обознач.	в м	станд. обознач.							
									колич. просв. в группах						
<i>C. glabrata</i> Stev.	39	многог.	75	очень многог.	15	108	средний	68	довольно малый	4,4	3,2	3	3,6	40	
<i>C. caucasica</i> W.	24	"	51	"	7	142	"	46	очень малый	4,8	3,2	4	2,4	34	
<i>C. australis</i> L.	41	очень многог.	70	"	5	98	довольно малый	—	"	6	3,2	5,2	6	4,8	35
<i>C. laevigata</i> W.	23	многог.	46	"	7	120	средний	50	"	4,8	4	5,6	—	2,2	71
<i>C. crassifolia</i> Gray	57	очень многог.	81	"	8	102	"	30	"	4	2,4	7,2	6	3,2	51
<i>C. occidentalis</i> L.	41	"	100	"	20	115	"	28	"	5,2	4,4	6	5,2	2,8	42
<i>C. mississippiensis</i> DC.	17	умер. многог.	337	"	35	178	"	22	чрезвычайно малый	6,4	3,6	10	6,8	2	36
<i>C. aculeata</i> Sw.	55	очень многог.	—	"	4	121	"	—	"	7,2	—	3,2	—	4	60
<i>C. tala</i> Gill.	31	многог.	—	"	6	93	довольно малый	—	"	6,8	—	3,2	—	3,6	65

* Р—ранняя древесина.

** П—поздняя древесина.

Основные анатомические показатели древесины важнейших видов рода *Celtis* (лучи)

Таблица 4

В и д	Количество лучей										Ширина лучей		Высота лучей		Высота и длина клеток лучей (в μ)				Толщина оболочек клеточек лучей (в μ)	
	всего	1 кв. мм	станд. обозначения	из них (в процентах)							в μ	станд. обозначения	в μ	станд. обозначения	стоячие		лежащие		анатом.	физиол.
				1 ряд	2 ряд	3 ряд	4 ряд	5—6 ряд	7 и более	выс.					дл.					
<i>C. glabrata</i> Stev.	7,5	много-числ.	25,4	16,3	5,4	3,6	45,4	3,6	38	довольно узкие	158	черезв. низкие	26	15	13	63	1,9	2,1		
<i>C. caucasica</i> W.	7,5	"	35,1	11,1	—	3,7	6	43	55,6	286	"	"	30	16	9	52	2,5	2		
<i>C. australis</i> L.	8	"	32,6	13	8,7	13	26	6,5	52	248	"	"	25	15	11	49	1,8	2		
<i>C. laevigata</i> W.	6,3	умерен. много-числ.	34,2	10,5	2,6	—	18,6	34,2	46	380	довольно узкие	"	37	23	11,7	73	2,2	2,2		
<i>C. crassifolia</i> Gray	7,6	много-числ.	40,5	2,7	—	—	54	2,7	37	244	"	"	20,7	12	7,6	53	2,3	2,5		
<i>C. occidentalis</i> L.	8,5	"	28,8	13,5	32	25,4	—	—	6,4	195	"	"	—	—	7,7	66,5	—	2,4		
<i>C. mississippiensis</i> DC.	4,3	мало	27	3,7	—	—	42,3	27	37	400	"	"	26	14	8	89	2,4	2,6		
<i>C. aculeata</i> Sw.	8,5	много-числ.	26,9	34,8	30,7	35,7	1,9	—	30	510	"	"	36	9	11	56	1,2	2,4		
<i>C. tala</i> Gill.	13,3	очень много-числ.	6	18,7	17,5	47,8	10	—	36	315	"	"	29	17	13,5	60	1,4	1,5		

диаметр просветов довольно малый, до 62 μ , в поздней очень малый, до 50 μ). Граница годичного слоя выражена более или менее отчетливо, она образуется терминальной, несплюснутой полоской древесной паренхимы, шириной в один-две и, иногда, до 5 клеток.

Древесная паренхима обильная, в основном паратрахеальная—вазицентричная и сомкнуто-крыловидная (рис. 36). Встречается также апотрахеальная—терминальная.

Вазицентричная паренхима по сравнению с сомкнуто-крыловидной скудная, она окружает сосуды только ранней древесины 1—2 слоями; постепенно количество слоев древесной паренхимы увеличивается и тип расположения паренхимы изменяется, образуется сомкнуто-крыловидная паренхима, которая очень обильна—до 6—7 клеток в ширину. Крылья сомкнуто-крыловидной паренхимы вытягиваются тангентально, образуют непрерывные линии. Клетки древесной паренхимы высотой до 70 μ , в каждом тяже до 4-х клеток.

Основная масса древесины состоит из волокон либриформа с толстыми и очень толстыми стенками. Общий объем полостей сосудов в древесине составляет 8%, объем полостей волокон составляет 19%, общий объем клеточных оболочек (процент плотной массы) составляет 43%, объем лучей варьирует в пределах 26%.

Лучи очень многочисленные, гетерогенные, одно-пятирядные, однорядные иногда состоят из одного или двух слоев. Высота лучей (186 μ) до 30 клеток, ширина (28 μ) до 5 клеток.

На поперечном срезе лучи уже сосудов. Многорядные лучи линейные, однорядные—обычно четковидные, при встрече с сосудами лучи незначительно изгибаются; тангентальные стенки сосудов прямые и редко косые. Граница годичного слоя в луче совпадает с общей границей годичного кольца; при переходе из одного годичного слоя в другой лучи расширяются.

На тангентальном срезе лучи одного типа, обычно веретеновидные, иногда сдвоенные с длинными однорядными окончаниями (до 6—7 клеток). Клетки лучей двух типов (рис. 38): вытянутые по оси ствола и изодиаметрические. Основная масса клеток лучей образуется из изодиаметрических клеток. Вытянутые клетки располагаются по краям в виде верхушечных клеток и иногда на периферии лучей. Однорядные лучи иногда образуются только из вытянутых клеток.

На радиальном срезе клетки лучей дифференцированы на лежащие, стоячие и квадратные (рис. 37). В стоячих клетках высота в 1,5—2 раза более длины; длина лежащих клеток в несколько раз больше длины стоячих клеток. Пары пор между стоячими клетками и сосудами мелкие, вытянутые; окаймление пор сосуда совпадает с контурами пор клетки луча. На радиальной стенке клетки луча, прилегающей к сосуду, поры более чем в двух вертикальных рядах. Пары пор между лежащими клетками лучей и сосудами округ-

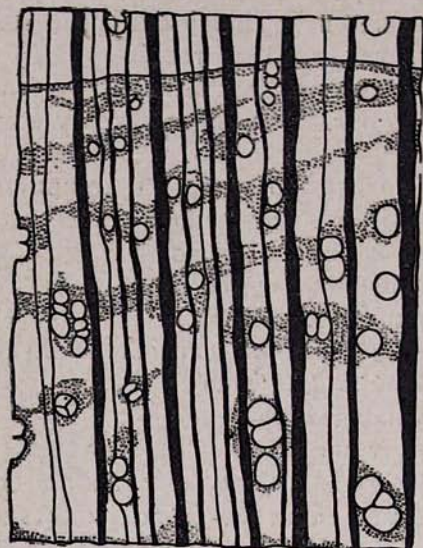


Рис. 35. *Pteroceltis Tatarinowii*
Maxim.
Схема поперечного среза (ув. 80).

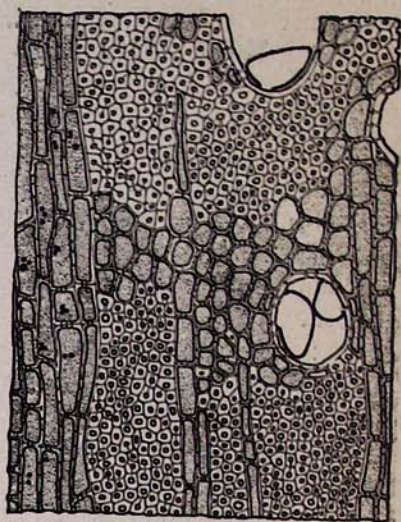


Рис. 36. *Pteroceltis Tatarinowii*
Maxim.
Поперечный срез (ув. 400).

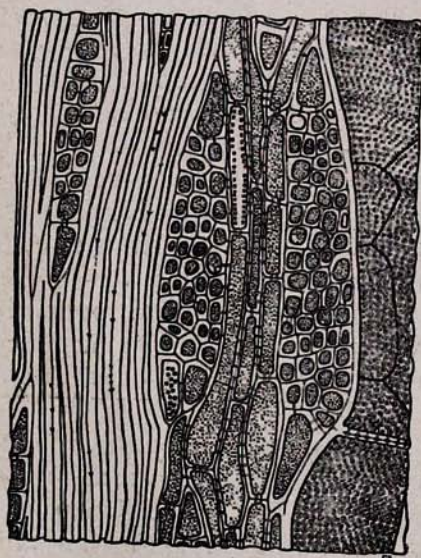


Рис. 37. *Pteroceltis Tatarinowii*
Maxim.
Тангентальный срез (ув. 400).

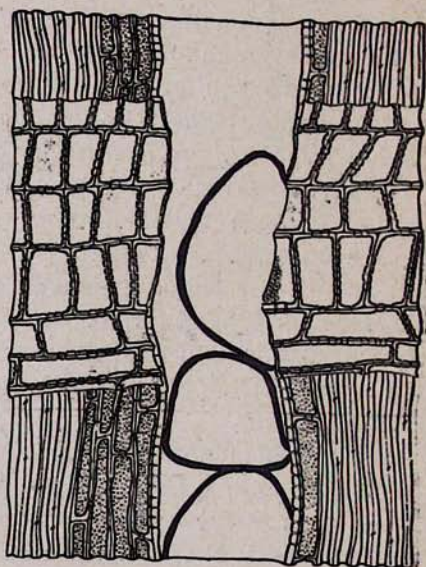


Рис. 38. *Pteroceltis Tatarinowii*
Maxim.
Радиальный срез (ув. 400).

лые, мелкие, контуры окаймления совпадают, на радиальной стенке клетки луча, прилегающей к сосуду, поры в одном или двух вертикальных рядах. Утолщения стенок клеток лучей значительные. В лучах иногда встречаются кристаллы щавелевокислого кальция.

Тиллы весьма обильны (рис. 36, 37). Ярусность и камедные ходы в древесине не наблюдались.

Pteroceltis Tatarinowii Maxim. в естественных насаждениях (в Монгольской Народной Республике и в Китае) встречается довольно редко и его древесина поэтому не является объектом промышленной эксплуатации, хотя безусловно могла бы представить известный интерес по относительно высоким механическим свойствам (если судить по особенностям анатомической структуры) и высокой декоративности.

Ампелоцера—*Ampelocera* Klotsch*

Древесина с ядром и заболонью; ядро пурпурно-коричневое, часто с неправильными черными или темнокоричневыми полосами, резко отграничено от широкой желтоватой заболони. Кольца прироста выражены плохо, лучи и сосуды плохо заметные или незаметные.

Древесина состоит из сосудов, волокон либриформа, тяжелой, лучевой и веретенновидной паренхимы.

Сосуды одного типа; диаметр сосудов около 50, средняя длина члеников 0,2—0,55 мм. Перфорации простые, округлые или овальные. Межсосудистая поровость очередная, поры средние или умеренно крупные, многочисленные.

Древесина рассеяннососудистая, сосуды расположены одиночно и в группах, преимущественно одиночные.

Древесная паренхима паратрахеальная, тяжелая и веретенновидная. Хорошо заметно ярусное строение паренхимных клеток. Лучи гомогенные, узкие и чрезвычайно низкие. Поры между клетками лучей и сосудами редкие. В клетках лучей часто встречаются отложения углекислого кальция.

Дзельква—*Zelkova* Spach

Древесина с ядром и заболонью. Цвет заболони обычно желтовато-белый, ядро темнокоричневое с золотистым оттенком. На всех распилах древесины хорошо различаются годовичные кольца. Ранние просветы видны невооруженным глазом. В поздней древесине заметен рисунок извилистых, более светлых линий. Лучи многочисленные, хорошо заметны.

* При составлении описания нами использованы данные Рикорда и Хесса (1943) и Меткафа и Чока (1950).

Древесина состоит из сосудов, трахеид, волокон либриформа, лучевой, тяжелой и веретенной паренхимы.

Сосуды двух типов, членики сосудов широкие и короткие в ранней древесине и узкие или средней величины в поздней древесине. Сосуды обоих типов более или менее тонкостенные. Членики сосудов первого типа чрезвычайно короткие (140μ), второго типа — очень короткие (200μ).

Диаметры их соответственно средние (144μ) и довольно большие (230μ). Клювы у широких члеников сосудов или совсем отсутствуют или же выражены очень слабо, у узких довольно короткие. Перфорации сосудов простые, у широких они округлые и расположены на поперечных стенках или несколько косо. У узких сосудов перфорации овальные и расположены на боковых стенках. Межсосудистая поровость очередная; поры многочисленные, крупные, сближенные.

Окаймление пор округлое, внутреннее отверстие у пор узких сосудов округлое, у пор широких сосудов — щелевидное, переходящее за границу окаймления, образующие как будто сливающиеся косые линии, напоминающие спиральные утолщения. У широких сосудов спиральные утолщения отсутствуют, а у узких они выражены хорошо.

Сосудистые трахеиды редкие, встречаются в непосредственном соседстве с узкими сосудами, обычно спиралей не имеют, а в тех случаях когда они имеются от мелких сосудов не отличимы (за исключением отсутствия перфорации).

Волокна либриформа с тонкими, в редких случаях с толстыми стенками в ранней древесине и с толстыми или очень толстыми стенками в поздней древесине. Надо отметить, что полости волокон большей частью очень крупные. Поры волокон редкие, щелевидные. Окончания волокон обычно гладкие, реже зазубренные.

Древесина кольцесосудистая, с характерным рисунком. У внутренней границы годичного кольца крупные просветы образуют кольцо просветов [шириной в 1—3 сосуда у *Z. carpinifolia* Dipp. или больше — 3 сосуда у *Z. serrata* (Thunb.) Mak.]. Крупные просветы большей частью единичные, редко парные. У *Z. carpinifolia* в поздней древесине среди мелких групп сосудов встречается 1—2 ряда сосудов средней величины. Очертание крупных просветов обычно округлое или овальное, у *Z. serrata* иногда угловато-округлое.

После зоны ранней древесины, то есть после крупных просветов, диаметр их внезапно (у *Z. carpinifolia*) или постепенно (у *Z. serrata*) уменьшается. Сосуды поздней древесины собраны в группы, в которых максимальное количество просветов 20, диаметр их до 30μ; очертание просветов округло-угловатое. Группы мелких просветов вместе с трахеидами и обильной сомкнуто-крыловидной паренхимой образуют тангентальные ульмовидные полоски, прерывающиеся только лучами. Эти полоски своим извилистым рисунком хорошо заметны у *Z. carpinifolia*.

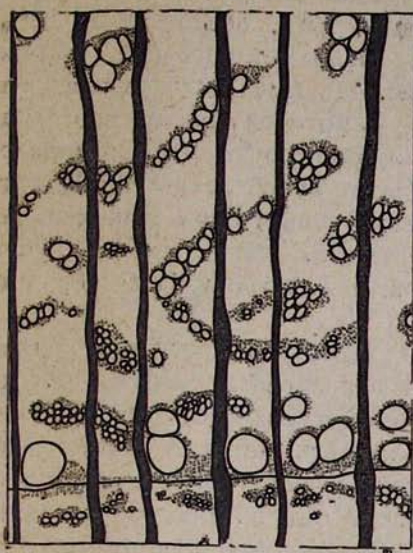


Рис. 39. *Zelkova carpinifolia* Dipp.
Схема поперечного среза (ув. 80).

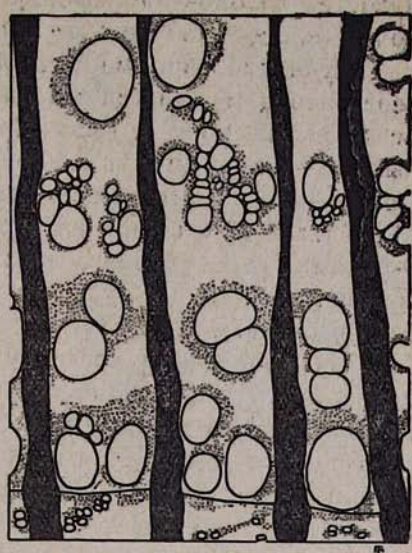


Рис. 40. *Zelkova serrata* (Thunb.) Mak.
Схема поперечного среза (ув. 80).

Граница годичного слоя выражена не отчетливо (рис. 43). Она обусловлена различием между полосками просветов следующего года и толстостенными волокнами поздней древесины, а также, частично, наличием слегка сплюснутых клеток терминальной паренхимы (обычно 1—2 ряда).

Древесная паренхима обильная, в основном паратрахеальная: в ранней древесине она вазикентричная, образующая обкладки обычно в 1—4 ряда клеток, а в поздней древесине сомкнуто-крыловидная, проходящая непрерывным волнистым слоем.

Как у вышеописанных родов, так и у *Zelkova* наблюдается, что вазикентричная древесная паренхима вокруг групп сосудов концентрирована вдоль тангентальных стенок, где она в большом количестве расположена в направлении внешней границы годичного слоя. Паренхимные клетки более крупные и многочисленные у *Z. serrata*, чем у *Z. carpinifolia*. В древесине имеется также апотрахеальная—терминальная—паренхима, которая развита очень скудно и выражена очень слабо. Тяжи древесной паренхимы в ранней древесине состоят из 2—3 клеток, в поздней из 3—4 клеток. Высота клеток в тяже древесной паренхимы в среднем достигает до 80μ. Поры между клетками древесной паренхимы и сосудами округлые, средней величины, расположены в двух вертикальных рядах. Волокна либриформа, составляющие основную массу древесины, с тонкими, толстыми или очень толстыми стенками.

Объем полостей сосудов в древесине составляет 14%, объем

полостей волокон либриформа 19%, общий объем клеточных оболочек (процент плотной массы) в среднем 47%, объем лучей 20%.

Лучи умеренно многочисленны, слабо гетерогенные, обычно веретеновидные, иногда сдвоенные (рис. 42). Лучи двух типов, что резко выражено у *Z. serrata* (рис. 42), у которой между многорядными (7—9-рядными) и однорядными лучами почти нет переходных форм. Лучи *Z. serrata* явно отличаются от лучей *Z. carpinifolia* (рис. 41). Клетки лучей первого вида более крупные, лучи широкие, до 9-рядных. Лучи второго вида до 5-рядных, узкие, клетки лучей мелкие. У *Z. serrata* лучи 97μ шириной, у *Z. carpinifolia* до 50μ, высота в среднем 300μ.

На поперечном срезе лучи уже диаметров просветов ранней древесины и шире диаметров просветов поздней древесины. Форма многорядных лучей линейная, форма однорядных—четковидная. При встрече с сосудами лучи незначительно изгибаются, тангентальные стенки клеток лучей прямые и косые. Граница годичного слоя в луче обычно совпадает с общей границей годичного слоя, при переходе из одного годичного слоя в другой, лучи расширяются (рис. 43).

На тангентальном срезе клетки лучей двух типов: основная масса состоит из округлых, изодиаметрических клеток, кроме того, встречаются крупные, несколько вытянутые клетки, расположенные по краям и иногда по периферии лучей. Эти клетки у *Z. serrata* обычно содержат крупные кристаллы. Иногда однорядные лучи состоят только из крупных клеток. Форма однорядных и многорядных лучей обычно веретеновидная.

На радиальном срезе клетки лучей дифференцированы на лежащие, коротко-лежащие, квадратные и, очень редко, стоячие. При этом клетки в основном лежащие, т. е. длина их в несколько раз превышает высоту. У *Z. serrata* стоячих клеток совершенно нет, а у *Z. carpinifolia* они редки. В этих клетках высота в 2 раза превосходит длину. Стоячие клетки иногда расположены внутри луча в один, редко в 2 слоя, а по краям они встречаются очень редко. Пары пор между клеткой луча и сосудом округлые или несколько вытянутые, средней величины. Окаймление пор сосуда совпадает с контурами пор клетки луча, окаймление округлое, отверстия пор вытянутые, щелевидные. Поры расположены в двух и более вертикальных рядах. Утолщение стенок клеток лучей значительное. В клетках лучей встречаются очень крупные кристаллы щавелевокислого кальция.

В роде *Zelkova* четко отмечается ярусность трахеальных элементов и клеток паренхимы. Ярусность у лучей не отмечена, камедные ходы не найдены.

У рода *Zelkova* так же, как и у других ильмовых, нет резких отличий между широкими и узкими годичными кольцами, так, например, у *Z. carpinifolia* в годичном кольце шириной в 3,6 мм сосуды составляют 7%, в другом кольце шириной в 2,3 мм—11%.



Рис. 41. *Zelkova carpinifolia* Dipp.
Схема тангентального среза (ув. 80).



Рис. 42. *Zelkova serrata* (Thunb.) Mak.
Схема тангентального среза (ув. 80).

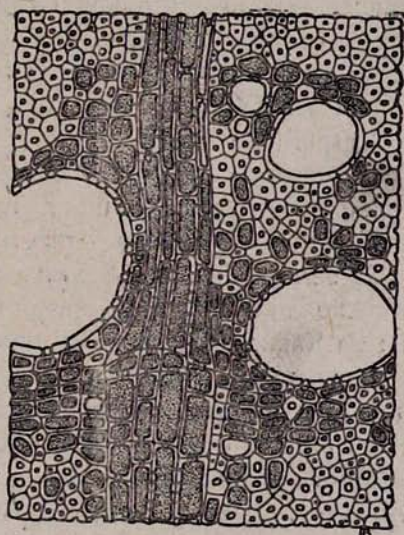


Рис. 43. *Zelkova carpinifolia* Dipp.
Поперечный срез (ув. 400).

Исследованные нами два вида рода *Zelkova*, хорошо отличающиеся по такому ясно заметному признаку как ширина лучей, в основном по признакам строения древесины очень схожи, что с несомненностью свидетельствует о близости обоих этих видов.

**Ключ для определения важнейших видов рода *Zelkova*
по признакам строения древесины**

1. Лучи довольно широкие, на 1 мм 4 луча, одно-девятирядные, двух типов; однорядных—6%, многорядных—91%. Диаметр сосудов ранней древесины средний, поздней—довольно малый. Древесная паренхима обильная, с крупными клетками. *Z. serrata*.
- Лучи довольно узкие (43 μ), на 1 мм 6 лучей, одно-шестирядные, скорее одного типа, одно-трехрядные более редки, чем четырехшестирядные. Диаметр сосудов ранней древесины довольно малый, в поздней чрезвычайно малый. Древесная паренхима довольно обильная, с мелкими клетками. *Z. carpinifolia*.

Род *Zelkova* имеет очень разорванный ареал распространения. Дзельквы встречаются на Дальнем Востоке, Кавказе и на островах Крит и Кипр. На Кавказе распространены два вида—*Z. carpinifolia* (в запад. Закавказье и в Талыше) и *Z. hircana* A. Grossh. et A. Jarm. (в центральном Закавказье, в Колхиде, в Карабахе и в Талыше). Оба эти вида очень близки и возможно, что *Z. hircana* является только разновидностью *Z. carpinifolia*. Строение древесины видов рода *Zelkova* указывает на относительно высокий уровень специализации. Древесина этих растений несколько менее продвинута, чем у ильмов, но более специализирована, чем у каркасов. Между *Z. serrata* и *Z. carpinifolia* существуют некоторые отличия, которые могут быть использованы как признак того, что *Z. acuminata* несколько более продвинулась по пути эволюции, чем *Z. carpinifolia*. К этим отличиям можно отнести большее количество паренхимы у *Z. serrata* и несколько меньшую гетерогенность ее лучей. Можно предположить, что весьма ограниченный ареал *Z. carpinifolia* на Кавказе обусловил меньшую интенсивность процесса структурой эволюции у этого вида.

Кавказские виды *Zelkova* при благоприятных условиях роста—это большие деревья, достигающие до 30—35 м высоты и до 25 см диаметра. Древесина *Zelkova* отличается довольно высокими качествами, почему в свое время это дерево в Западной Грузии усиленно вырубалось населением. В связи с этим, в настоящее время крупные деревья *Zelkova* представляют относительную редкость и древостой *Zelkova* объявлены заповедными. Древостой дзельквы имеются в Азербайджане (Талыш), но и там *Zelkova* относится к числу относительно редких пород. Указание на распространение дзельквы в Армении (Шурнухский дубовый массив Горийского района) повидимому ошибочное. Нами в 1950 году, совместно с профессором

А. Л. Тахтаджяном и Л. Б. Махатадзе, были предприняты специальные поиски этой древесной породы, не приведшие, однако, к положительным результатам.

Высокие качества древесины дзельквы обуславливаются рядом факторов. Во-первых, древесина дзельквы отличается высокими механическими свойствами. При этом древесина дзельквы отличается очень высоким коэффициентом качества, то есть высокими механическими показателями, при относительно низком весе. В этом отношении древесина дзельквы превосходит древесину большинства промышленных твердых лиственных пород—граба, дуба, бука, ясеня. Характерной особенностью древесины дзельквы является значительная гибкость. Вторым фактором, определяющим высокие качества древесины *Zelkova*, является ее высокая стойкость против гниения. Насколько можно судить по имеющимся данным, основанным на наблюдениях крестьянских построек, по этому показателю древесина дзельквы превосходит даже такие стойкие породы, как каштан и дуб. Поэтому в Имеретии и Мегрелии с их влажным и теплым климатом древесина дзельквы всегда очень ценилась именно для построек. Наконец, третьим ценным качеством является ее высокая декоративность, связанная с прекрасным золотисто-коричневым цветом и полосод-штриховато-зеркальной текстурой. Надо отметить, что физико-механические свойства ядра *Zelkova* выше свойств заболони.

Указанные выше свойства *Zelkova* выделяют эту породу в качестве одной из ценнейших в Закавказье. Так как запасы древесины естественных древостоев дзельквы очень истощены, то было бы весьма желательно широкое внедрение этой породы в искусственные лесные насаждения.

Древесина дзельквы могла бы найти очень широкое применение как в мебельной и отделочной промышленности, так и в тех отраслях, где требуется легкая, гибкая и стойкая к гниению древесина.

Zelkova sinica Schneid., распространенная в Северном, Юго-Восточном и Юго-Западном Китае (местное название чу-му) и *Zelkova serrata*, распространенная в Японии (местное название кеаки), также очень высоко ценится населением этих стран. В Японии запасы древесины кеаки сильно истощены, почему ее употребляют только при постройках особо важных зданий.

Японские деревообделочники считают древесину кеаки самой ценной из всех японских древесин, хотя в Японии растет довольно много древесных растений с высококачественной древесиной.

В Западную Европу и США древесина кавказских представителей дзельквы, кеаки и чу-му поступала относительно редко, но она очень высоко ценится для мебели и отделочных работ.

Основные анатомические показатели древесины исследованных нами видов рода *Zelkova* приведены в таблицах 5 и 6.

Таблица 5

Основные анатомические показатели древесины важнейших представителей рода Zelkova (сосуды, волокна, паренхима)

В и д	Количество просветов сосудов на поперечном срезе				Тангентальный диаметр просветов сосудов				Толщина облобочек сосудов (в м)		Тангент. диаметр просветов волокон (в м)		Толщина облобочек волокон (в м)		Высота клеток паренхимы	
	в ранней древесине		в поздней древесине		в ранней древесине		в поздней древесине		Р*	Р**	Р*	Р**	Р*	Р**	в м	
		станд. обозначение	всего на 1 кв. мм	станд. обозначение	колич. просвет. в групп.	в м	станд. обозначение	в м	станд. обозначение							
		всего на 1 кв. мм	очень многоч.	всего на 1 кв. мм	многоч.	15	63	довольно малый	23	чрезвыч. малый	3,6	2,6	6,9	5,6	3,6	6,3
Z. carpinifolia Dipp.	50	очень многоч.	148	многоч.	15	63	довольно малый	23	чрезвыч. малый	3,6	2,6	6,9	5,6	3,6	6,3	50
Z. serrata (Thunb.) Mak.	40	многоч.	88	очень многоч.	14	16	средний	75	довольно малый	4,4	4	8	6,8	2,9	3	62

Таблица 6

Основные анатомические показатели древесины важнейших видов рода Zelkova (лучи)

В и д	Количество лучей								Ширина лучей		Высота лучей		Высота и длина клеток лучей (в м)				Толщина облобочек клеток лучей (в м)	
	всего на 1 мм	станд. обознач.	из них (в процентах)						в м	станд. обозначение	в м	станд. обозначение	стоячие		лежащие		стоячие	лежащие
			1 ряд.	2 ряд.	3 ряд.	4 ряд.	5—6 ряд.	7 ряд и более					выс.	длина				
Z. carpinifolia Dipp.	6	умеренно мно- гоч.	2,3	2,3	7,1	33,3	54,7	—	43	довольно узкие	220	чрезвыч. низкие	31	18,7	11,5	83	1,5	1,5
Z. serrata (Thunb.) Mak.	4	"	5,8	—	3	—	11,7	79,4	103	довольно широкие	296	"	27,5	16,5	11	114	2	2

* Р — ранняя древесина.

** П — поздняя древесина.

Трема—Trema Laureiro*

Деревья средней высоты или высокие от 10 до 42 м высотой и 15—174 см диаметром (*T. amboinensis* Blume 15—45 см диаметром и 10—18 м высотой, *T. orientalis* Blume 20—42 м высотой и 40—174 см диаметром). Древесина слабо светлокоричневая.

Древесина состоит из сосудов, волокон либриформа, тяжелой и лучевой паренхимы.

Сосуды двух типов: крупные, большей частью одиночные, 180—270 мк радиальный и 120—220 мк тангентальный диаметры, и мелкие, собранные в группы, 100—200 мк радиальный и 150—300 мк тангентальный диаметры. Количество сосудов по видам варьирует, напр., у *T. orientalis* на 1 кв. мм 2—7 сосудов, у *T. virgata* Blume в одном образце 8—14, в другом 15—23 сосудов, у *T. amboinensis* 7—8 сосудов на 1 кв. мм.

Членики сосудов 275—800 мк длиной. Сосуды обоих типов более или менее тонкостенные, толщина оболочки 2,5—3 мк. Перфорации сосудов простые, округлые или овальные, обычно поперечно расположенные. Края перфорации гладкие или с очень слабо выраженным окаймлением. Межсосудистая поровость очередная, поры многочисленные, окаймленные, крупные. Окаймление пор округло-шестиугольное; внутренние отверстия пор—щелевидные, узкие, не выходящие за границу окаймления. Спиральные утолщения обычно отсутствуют.

Основную массу древесины составляют волокна либриформа, длиной 800—2000 мк, в среднем 1500 мк, и диаметром 25—30 мк. Оболочки волокон либриформа толстые, иногда слоистые и несут очень маленькие, редкие, простые, щелевидные поры. Окончания волокон обычно более или менее штыкообразные, тонкие, редко вилкообразно разветвляющиеся.

Древесина рассеяннососудистая, сосуды не образуют никакого рисунка. Сезонные слои прироста более или менее выражены, в виде тангентальных чередующихся более светлых и более темных полос, причем, иногда во внутренних более светлых участках слоя сосудов больше.

Древесная паренхима скудная, паратрахеальная, всегда вазоцентричная, окружающая сосуды обычно одним, иногда двумя и, реже, тремя клеточными слоями. Часто у поперечных стенок паренхимных клеток лежат зерна крахмала, а также желтая или краснокоричневая зернистая масса. Поры между клетками древесной паренхимы и сосудами простые, щелевидные и мелкие.

Лучи многочисленные, гетерогенные. Форма лучей веретеновидная, лучи одно-четырёхрядные, в среднем трёхрядные, высотой не больше 30 клеток.

На поперечном срезе лучи уже сосудов, при встрече с сосудами они изгибаются.

* При составлении описания нами использованы данные Ясониуса (1934).

На радиальном срезе клетки дифференцированы на лежачие и стоячие. Основная масса лучей образуется из лежачих клеток, в различных образцах в различном количестве. На периферии луча довольно часто встречаются кроющие клетки. Высота лежачих клеток несколько раз превышает высоту стоячих клеток, причем высота стоячих клеток 30—100 μ , а лежачих—14—30 μ (до 14 μ у *T. amboinensis* и *T. virgata* и около 30 μ у *T. orientalis*). Длина стоячих клеток 35—75 μ , лежачих—60—125 μ . Клетки лучей тонкостенные, стенки одревесневшие. Поры лучей простые, мелкие, часто эллиптические, на тангентальных стенках они обильнее, чем на радиальных. Часто в клетках лучей встречаются зернышки крахмала—простые и сложные. Диаметр простых зернышек до 10 μ . Встречается также желтая или красно-коричневая масса, которая у различных видов в различной степени развита.

Имеется тенденция к ярусному расположению элементов.

Параспония—*Parasponia* Blume*

Небольшие деревья до 14 м высотой и 35 см диаметром. Древесина серовато-коричневая.

Древесина состоит из сосудов, волокон либриформа, тяжелой и лучевой паренхимы.

Сосуды различной величины (130—225 μ радиальный и 100—180 μ тангентальный диаметры). Членики сосудов 150—400 μ длиной, в среднем 225 μ . Сосуды толстостенные. Перфорации сосудов простые, округлые или овальные. Края перфорации гладкие или слабоокаймленные. Межсосудистая поровость очередная, поры многочисленные. Окаймление пор шестиугольное, внутренние отверстия щелевидные, обычно узкие, несколько косо расположенные и не выходящие за границу окаймления. Спиральные утолщения отсутствуют.

Волокна либриформа составляют основную массу древесины. Волокна от длинных до довольно длинных, с тонкими и толстыми стенками. Поры волокон довольно мелкие, щелевидные, простые. Окончания волокон тонкие.

Древесина рассеяннососудистого типа, в древесине отсутствуют зоны прироста. Сосуды расположены равномерно, но в различных образцах они в различном количестве. Так, например, в одном образце на 1 кв. мм поперечного сечения сосудов от 7 до 10, в другом—12—15, в третьем—10. Просветы сосудов одиночные и местами в группах; сосуды всегда окружены клетками древесной паренхимы. Очертание просветов сосудов округлое или эллиптическое и сплюснутое, когда просветы собраны в группы. У многих одиночных сосудов встречаются тиллы с тонкими стенками.

* При составлении описания нами использованы данные Ясониуса (1934).

Древесная паренхима скудная, паратрахеальная и метатрахеальная. Паратрахеальная паренхима окружает сосуды 1—2-мя, или 4-мя слоями клеток. Около радиальных стенок сосудов паренхимы больше, чем у тангентальных стенок. Метатрахеальная паренхима вытянута в тангентальном направлении, толщиной до 10 клеток. Диаметр тяжей 12—30 μ , длина их 50—120 μ , в каждом тяже 4—7 клеток. Часто у поперечных стенок клеток паренхимы собрана желто-красно-коричневая масса и иногда крахмальные зерна.

Лучи многочисленные, гетерогенные, обычно веретеновидные. На поперечном срезе лучи большей частью уже сосудов или же групп очень мелких просветов. При встрече с сосудами лучи изгибаются.

На радиальном срезе клетки дифференцированы на лежащие и стоячие. Лежащие клетки высотой 8—25 μ , длиной 30—60 μ , стоячие—высотой 25—30 μ , длиной 18—40 μ . Клетки лучей 4—8-гранные призмы, тангентальные стенки которых тоньше радиальных. Поры лучей простые, эллиптические, на тангентальных стенках они многочисленные и мелкие, а на радиальных почти крупные. Поры расположены в двух и более вертикальных рядах.

Афанантэ—*Aphananthe* Planch.*

Древесина рассеяннососудистая, диаметр просветов сосудов 100—200 μ , 5—12, иногда меньше, просветов на 1 кв. мм. Перфорации сосудов простые, округлые или овальные. Межсосудистая поровость очередная, поры средние или умеренно крупные. Членики сосудов в среднем 0,2—0,55 μ . Древесная паренхима паратрахеальная.

Хэтахмэ—*Chaetachme* Planch. et Harvey*

Древесина рассеяннососудистая. Сосуды в диаметре 100—200 μ . Членики сосудов 0,2—0,55 μ длиной. Перфорации сосудов простые. Межсосудистая поровость очередная, поры средние или умеренно крупные.

Лучи гетерогенные, многочисленные, умеренно высокие, однорядные встречаются редко. Древесная паренхима паратрахеальная.

Жиронниера—*Gironniera* Gaudich.**

Крупные деревья. Древесина ядровая (напр., *G. cuspidata* Kurz.) или лишена ядра (напр., *G. subaequalis* Planch.). Цвет ядра у одних видов светлокоричневый или серо-коричневый, заболонь серая, у

* При составлении описания родов афанантэ и хэтахмэ нами использованы данные Рикорда и Хесса (1943), Меткафа и Чока (1950).

** При составлении описания рода жиронниера нами использованы работы Яксониуса (1932, 1934).

других (безядровых) древесины имеет желтый цвет. На радиальных распилах древесины заметны лучи.

Древесина состоит из сосудов, волокон либриформа, тяжелой и лучевой паренхимы.

Сосуды одного типа; диаметр члеников средний, длина члеников сосудов от довольно короткой (*G. cuspidata*) до довольно длинной (*G. subaequalis*). Перфорации сосудов обычно овальные или округлые, расположены горизонтально, т. е. на поперечных стенках. Края перфорации гладкие. Сосуды обычно толстостенные. Межсосудистая поровость очередная, поры многочисленные, мелкие, расположены скорее сомкнуто. Окаймление пор шестиугольное, внутреннее отверстие узко-щелевидное и не выходящее за границу окаймления.

Основную массу древесины составляют 4—8-гранные волокна либриформа, обычно с толстыми или с тонкими стенками. Длина волокон средняя, окончания более или менее штыкообразные и они накладываются друг на друга так, что создают впечатление яркости.

Поры волокон редкие, мелкие, простые и щелевидные.

Древесина рассеяннососудистая. Слои прироста выражены очень плохо или они отсутствуют. Во внутренней части слоя прироста наблюдаются тангентальные полосы из толстостенных волокон. Эти полосы могут быть спутаны со слоями прироста. Толщина этих полос колеблется в пределах от 2 до 10 рядов клеток волокон, обычно уже, чем тангентальные полосы из тонкостенных волокон, но здесь довольно часто среди тонкостенных встречаются толстостенные волокна. Просветы сосудов, волокон либриформа и древесной паренхимы к границе слоя часто становятся мельче, стенки волокон несколько утолщаются. Переход между толстостенными и тонкостенными волокнами обычно постепенный.

Сосуды расположены равномерно, количество их умеренно малое (5—10 просветов на 1 кв. мм), расположены одиночно и в группах, причем у разных видов могут преобладать или одиночные (*G. subaequalis*) или групповые (*G. cuspidata*) формы. Группы обычно состоят из 2—4 просветов. Сосуды иногда одной или двумя сторонами примыкают к лучам, они обычно окружены скудной (*G. subaequalis*) или обильной (*G. cuspidata*) вазикентричной паренхимой. Очертание просветов сосудов округлое, овальное или сплюснутое.

Древесная паренхима от скудной до обильной. У вида *G. subaequalis* паренхима довольно обильная, паратрахеальная—сомкнутокрыловидного типа, апотрахеальная — метатрахеального типа. Метатрахеальная паренхима образует слои, прерывающиеся только лучами. У вида *G. cuspidata* паренхима очень скудная, паратрахеально-вазикентричного типа, она окружает сосуды 1—3, часто одним слоем. Пары пор между сосудами и клетками паренхимы односторонние, окаймленные, мелкие.

Лучи одно-пятирядные, наиболее часто встречаются трех или четырехрядные, гетерогенные. Лучи на поперечном срезе уже сосудов, при встрече с сосудами они изгибаются. На тангентальном срезе лучи веретеновидные, на периферии лучей иногда встречаются кроющие клетки.

На радиальном срезе клетки лучей дифференцированы на лежащие и стоячие. Высота лежащих клеток обычно 7—30μ, длина 40—80μ, стоячих—длина 10—35μ и высота 15—40μ.

Утолщения стенок клеток лучей значительные, клетки содержат кристаллы и зернышки крахмала.

В сосудах обычно встречаются тиллы с довольно толстыми (у *G. cuspidata*) стенками и содержащие коричневые зерна или же с тонкими (у *G. subaequalis*), но одревесневшими стенками.

Янсониус отмечает, что *G. subaequalis* и *G. cuspidata* показывают более отчетливое различие, чем это бывает обычно в пределах одного рода. Первый вид с его исключительно паратрахеальной паренхимой, как он думает, напоминает *Parasponia* и *Trema*. Второй сильно отличается от первого, наличием обильной метатрахеальной паренхимы и некоторыми другими признаками (окаймленные поры межсосудистой поровости с маленькими окаймлениями). Он заключает, что эти два вида не могут быть включены в один род; к этому заключению Янсониуса можно добавить, что *G. nervosa* Pl. как будто напоминает первый вид, а *G. reticulata* Thunb. второй.

Заключение

Анатомия древесины может дать много ценных указаний для суждения об эволюции растений. Целым рядом исследований было показано, что признаки анатомического строения весьма консервативны и изменяются относительно медленно. Вихров (1952) недавно выдвинул объяснение этой повышенной консервативности признаков строения древесины, объясняя ее отсутствием у древесины активных физиологических связей с внешней средой и получением продуктов питания в уже переработанном виде.

Вопрос о методике филогенетических исследований в анатомии древесины был предметом специальной работы А. А. Яценко-Хмельевского (1948). Автор дал подробный перечень („кодекс“) тех признаков, которые могут рассматриваться как признаки примитивности. Приведем здесь основные положения этого кодекса.

1. В процессе эволюции древесины длина камбиальных клеток уменьшается. Соответственно этому уменьшается и длина всех клеточных отделностей, слагающих древесину.

2. Наиболее примитивным элементом древесины покрытосеменных является трахеида. В процессе эволюции из трахеид возникают, с одной стороны, сосуды, с другой стороны, волокнистые трахеиды и, наконец, волокна либриформа. Этот последний ряд харак-

теризуется постепенной потерей окаймления поры, приводящей к появлению форм с простыми щелевидно-вытянутыми порами (вторичные простые поры волокон либриформа).

3. Сосуды покритосеменных возникли из лестничных трахеид, примером которых могут служить лестничные трахеиды некоторых из гомоксиларных двудольных (напр., *Tetracentron*), путем растворения пленки лестничной поры.

4. Наиболее примитивным типом перфорации сосуда является лестничная перфорация с большим числом перекладин и более или менее отчетливым окаймлением каждой перфорации. Эволюция сосудов шла в направлении постепенного исчезновения окаймления и уменьшения числа перекладин. Простая перфорация сосудов является завершением этого процесса. Дальнейшая эволюция сосудов шла по направлению перемещения перфорации с боковой стенки сосуда на поперечную и наиболее высший тип сосуда двудольных имеет вид полой трубки с отверстием, перпендикулярным его боковым стенкам (из древесных, напр., у многих *Leguminosae*).

5. В соответствии с пунктом первым чем длиннее членик сосуда, тем менее специализирована древесина. Диаметр сосудов, напротив, в процессе эволюции увеличивается. Сосуды с тонкими стенками и угловатыми очертаниями на поперечном срезе являются признаком примитивности. В распределении сосудов в толще годовичного слоя также имеется определенная эволюционная направленность, а именно, наиболее примитивной формой распределения является одновочное, наиболее специализированной—в кольце просветов.

6. Эволюция поровости на стенках сосудов идет от лестничной к супротивной и, затем, к очередной. Появление спиралей является боковой ветвью специализации, возникающей на разных уровнях.

7. Помимо основного ряда: трахеида—волокнистая трахеида—волокна либриформа, имеются боковые линии специализации—наличие вазицентрических и сосудистых трахеид, появляющихся на различных уровнях специализации. Появление перегородчатых волокон является признаком специализации.

8. Ярусное расположение элементов древесины является признаком высокой специализации.

9. Развитие лучей шло от гетерогенного типа к гомогенному.

10. Развитие древесной паренхимы шло от диффузного типа через различные формы апотрахеальной (не связанной с сосудами) и паратрахеальной (связанной с сосудами) древесной паренхимы, причем наивысший тип древесной паренхимы—это обильная паратрахеальная паренхима.

Подсемейство *Ulmoideae* в целом довольно хорошо отличается от подсемейства *Celtoideae*. Как правило, роды подсемейства *Ulmoideae* имеют гомогенные лучи со слабой гетерогенностью—с наличием квадратных или низко стоячих клеток, расположенных преимущественно в краевых слоях. Подсемейство *Celtoideae*, напротив, характеризуется большей или меньшей гетерогенностью лучей (у боль-

шинства родов), заключающейся в наличии типических стоячих клеток, часто образующих несколько слоев многорядных лучей или отдельные лучи.

Однако в каждом подсемействе уровень специализации древесины далеко не одинаков. В подсемействе *Ulmoideae* наиболее примитивным типом строения древесины отличаются американские роды *Phyllostylon* и особенно *Planera*. У рода *Phyllostylon* мы имеем некоторую гетерогенность лучей, выражающуюся в наличии, наряду с нормальными лежащими клетками, коротко лежащих и квадратных клеток, а также более примитивное вазикентричное (а не крыловидное и сомкнуто-крыловидное, как у других родов) распределение паратрахеальной паренхимы. Еще более примитивен род *Planera*, у которого в лучах встречаются иногда и настоящие стоячие клетки, а волокнистые элементы представлены не волокнами либриформа, как у остальных *Ulmoideae*, а волокнистыми трахеидами с более или менее отчетливо выраженными окаймлениями у многочисленных щелевидных пор.

Более продвинуты в подсемействе индийский род *Holoptelea* и, особенно, обширный род *Ulmus*, характеризующийся кольцесосудистостью и гомогенностью лучей. Тропические виды рода *Ulmus*, иногда выделяемые в особые роды *Chaetoptela* и *Microptelea*, отличаются от всех остальных видов рода *Ulmus* рядом признаков строения древесины, причем признаками более высокой специализации.

В подсемействе *Celtoideae* наиболее примитивную структуру мы находим в родах *Pteroceltis* и *Gironniera*. У обоих родов резко выделяется гетерогенность лучей, особенно отчетливо у *Pteroceltis*, который по строению древесины представляется повидимому наиболее примитивным в пределах всего семейства в целом. Наиболее продвинутыми в подсемействе *Celtoideae* являются обширный род *Celtis* и тропический американский род *Ampelocera*—единственный род в подсемействе с гомогенными лучами. В роде *Celtis* мы имеем две резко отличные по строению древесины группы—с одной стороны, тропические виды, объединяемые в подроды *Momisia*, *Solenostigma* и *Sponioceltis*, с другой стороны, виды умеренных широт, объединяемые в подрод *Euceltis*. Первая группа отличается более примитивными признаками строения—резкой гетерогенностью лучей, рассеянососудистостью и т. д., в то время как подрод *Euceltis* характеризуется более слабой гетерогенностью лучей и кольцесосудистостью.

В свете всех этих данных можно заключить, что в настоящее время, в современной нам флоре мы не имеем таких растений, относящихся к семейству ильмовых, которые могли бы быть бесспорно признанными за исходный тип для всего семейства в целом. Это понятно, если учесть, что все известные нам сейчас ильмовые, имеют очень длительную историю и в какой-то мере отделились от своих примитивных предков. При этом, в зависимости от тех или иных условий внешней среды, эволюция у них шла более или ме-

нее быстрым темпом, причем эволюировали в различных условиях различные признаки.

Учитывая и данные внешней морфологии все же можно с некоторой долей вероятности предположить, что наиболее примитивным типом для всего семейства является род *Pteroceltis*, который также и по строению своих плодов является промежуточным между обоими подсемействами. Следовательно, можно думать, что семейство ильмовых возникло где-то в глубине северо-китайских и монгольских лесов и уже оттуда распространилось по всему земному шару. Это предположение поддерживается тем, что, как по данным внешней морфологии, так и по данным анатомии древесины, семейство ильмовых имеет очень тесную генетическую связь с семейством *Eucosmiaceae*, единственный ныне живущий представитель которого *Eucosmia ulmoides* тоже распространен в Северном Китае. Однако сопоставление у этих двух растений признаков древесины показывает, что *Pteroceltis* отличается более примитивной структурой, в частности большей гетерогенностью лучей. Поэтому, надо думать, что семейство *Eucosmiaceae* возникло на более высоком уровне структурной эволюции, чем тот, на котором находились предполагаемые предки семейства *Ulmaceae*. Однако *Pteroceltis*, несмотря на всю примитивность строения его древесины, не может быть признан исходным типом для всего семейства, так как в его пределах в роде *Planera* мы имеем такой бесспорный признак примитивности, как наличие волокнистых трахеид. Трудно предположить, чтобы в истории рода *Planera* эволюция пошла вспять и от волокон либриформа снова бы создала волокнистые трахеиды. Нет никаких оснований допустить такое предположение, которое противоречило бы дарвиновскому закону необратимости эволюции. Следовательно, нужно думать, что существовали какие-то ныне исчезнувшие (или еще не обнаруженные систематиками) растения, относящиеся к семейству ильмовых, характеризовавшиеся не только резкой гетерогенностью лучей (как современный *Pteroceltis*), но и наличием волокнистых трахеид. Эти растения дали начало не только *Pteroceltis*, но и предкам современной *Planera*.

От исходного гипотетического центра происхождения семейства (как мы говорили, вероятнее всего в Северном Китае), распространились остальные ильмовые. Часть родов видимо сразу проникла в тропики и уже оттуда перешла в умеренные широты. Так, надо думать, обстояло дело с родом *Celtis*, у которого тропические виды явным образом более примитивны, чем виды умеренных широт.

Другая группа родов распространилась в относительно умеренном поясе и уже оттуда впоследствии перешла в тропики. Это имело место в роде *Ulmus*, где, наоборот, виды умеренных широт более примитивны, чем тропические северо-американские и центрально-американские виды.

Ряд авторов (напр., Типпо) высказывали предположения, что ильмовые, так же как и сем. Moraceae, Urticaceae и Eucommiaceae, произошли от порядка Hamamelidales. Порядок Hamamelidales кроме порядка Urticales, повидимому, дал начало многим из семейств двудольных. Так есть основание полагать, что именно из порядка гаммелидоцветных возникло большинство семейств, относящихся к группе сережкоцветных.

Данные наших исследований если и не показывают связи между Hamamelidaceae и Ulmaceae, то во всяком случае не дают материала для опровержения этой точки зрения.

Большинство представителей гаммелидовых отличаются более примитивной структурой, чем любой из исследованных нами ильмовых и происхождение этих последних от Hamamelidaceae может быть представлено только через какие-то промежуточные по структуре формы.

Между представителями сем. Ulmaceae и Moraceae имеется очень близкое сходство и поэтому древесина некоторых видов рода *Mascula* и *Morus* очень напоминает древесину некоторых видов *Celtis*. Это сходство безусловно не является случайным и хотя нет основания предполагать прямые родственные связи между такими, относительно высокоспециализированными родами как *Morus* и *Celtis*, все же очевидно, что эволюция этих двух семейств шла параллельными путями из одного корня.

ЛИТЕРАТУРА

- Александров В. Г., 1925. О генезисе утолщений на стенках сосудов. Журн. Русс. Бот. общ., т. 10, № 3—4.
- Александров В. Г. и Абесадзе К. Ю., 1927. О развитии окаймленной поры в трахеиде сосны. Журн. Русс. Бот. общ., 12.
- Будкевич Е. В., 1934. Анатомия некоторых видов рода *Juniperus*. Сов. бот., 6.
- Будкевич Е. В., 1936. О некоторых особенностях скульптуры стенок трахей у рода *Callitris*. Сов. бот., 4.
- Будкевич Е. В., 1950. Ключ к определению видов рода *Pinus* по анатомическим признакам вторичной древесины. Труды БИН АН Арм. ССР, т. 7.
- Вихров В. Е., 1952. Микроскопическое строение и физико-механические свойства древесины дуба в связи с условиями роста.
- Вихров В. Е., 1952. Физико-механические свойства древесины ильма (*U. scabra* Mill.).
- Гзырян М. С., 1950. Древесина ясеней. Труды БИН АН Арм. ССР, т. 7.
- Гзырян М. С., 1952. Строение древесины и коры абрикоса. Известия АН Арм. ССР, биол. и сельхоз. наук., т. 5, № 8.
- Гзырян М. С., 1953. Семейство Salicaceae и его положение в системе покрытосеменных по данным анатомии древесины. Автореферат.
- Давтян А. Г., 1950. Сравнительно-анатомическое исследование древесины ди-корастущих и культивируемых на Кавказе видов рода *Elaeagnus*. Труды БИН АН Арм. ССР, биол. и сельхоз. науки, 7.
- Кузнецов Н. Н., 1934. Введение в систематику цветковых растений, М—Л.
- Никитин А. А., 1934. Анатомия древесины *Phellodendron amurense*, Сов. бот., 4.

Никитин А. А., 1938. Сравнительно-анатомическое исследование вторичной древесины сем. Rhamnaceae флоры СССР. Труды БИН АН СССР, сер. 5, 1. 232—12.

Тахтаджян А. Л., 1952. Филогения покрытосеменных.

Тер-Абрамян Буринз. 1951. Строение древесины видов рода *Carpinus* L. Известия АН Арм. ССР, биол. и сельхоз. науки, т. 4, № 4.

Тумзян С. А., 1947. К анатомической характеристике армянских представителей родов *Rugus* и *Malus*. ДАН Арм. ССР, 6.

Тумян С. А., 1949. К анатомической характеристике рода *Sorbus* L. Труды Ин-та леса АН СССР, 4.

Тумян С. А., 1950. Анатомическое строение древесины кавказских представителей подсемейства *Pomoideae* сем. *Rosaceae*. Труды БИН АН Арм. ССР, т. 7.

Ярмоленко А. В., 1933. Опыт применения вторичной древесины ствола к объяснению филогении хвойных. Сов. бот., 6.

Ярмоленко А. В., 1934. Значение ископаемых древесин для стратиграфии осадочных пород. Сов. бот., 2.

Ярмоленко А. В., 1941. Ископаемые древесины Майкопской свиты юго-восточного Закавказья. Флора и сист. высших растений, 5.

Яценко-Хмелевский А. А., 1939. Строение древесины как систематический признак. Природа, № 10.

Яценко-Хмелевский А. А., 1939 а. Стандартизация терминов размеров, употребляемых при описании древесины, Труды БИН АН Гр. ССР, т. 7.

Яценко-Хмелевский А. А., 1948. Принципы систематики древесины. Труды БИН АН Арм. ССР, т. 5.

Goh M. J., 1941. The comparative anatomy of the secondary xylem of five american species of *Celtis*. Amer. Midl. Nat., vol. 25.

Janssonius H. H., 1932. Note on the wood of the genus *Gironniera*. Trop. Woods 29, 28—9.

Janssonius H. H., 1906—1936. Mikrographie des Holzes der auf Java vorkommenden Baumarten, 6 vols. Leiden.

Metkalf C. R. and Chalk L., 1950. Anatomy of the dicotyledons. Oxford.

Record S. J., 1930. Note on the wood of *Celtis hottelii*. Trop. Woods. 20, 21—2.

Record S. J. and Hess R. W., 1943. Timbers of the New World. New Haven, pp. 640.

Record S. J. and Garratt G. A., 1925. Boxwoods. New Haven: Yale University.

Tippo O., 1938. Comparative anatomy of the *Moraceae* and their presumed allies. Botanical gazette, vol. 100.

