

С. А. ТУМАНЯН

ПАРЕНХИМА В ДРЕВЕСИНЕ ЛИСТВЕННЫХ ПОРОД

Работ о строении, свойствах и использовании древесины много, однако в них уделяется мало внимания паренхиме—единственной живой ткани в древесине. В этой статье мы попытаемся вкратце изложить вопрос о состоянии изученности паренхимы в древесине, дать краткие диагнозы типов древесной и лучевой паренхимы, отмечая при этом некоторые функции, выполняемые клетками лучевой паренхимы.

На основании изучения коллекции препаратов древесины Ботанического института АН АрмССР нами составлена таблица основных признаков древесной и лучевой паренхимы. Изучено 52 вида, однако в таблице приводятся данные лишь о 40.

Основным критерием для отнесения тех или иных клеток древесины к паренхиме является функциональная характеристика клеток, а именно, способность ее в течение ряда лет накапливать или передвигать запасные (пластические) вещества—в первую очередь углеводы.

Как мы увидим из дальнейшего, чисто морфологические признаки не могут быть положены в основу определения паренхимы, за одним лишь исключением: клетки паренхимы в древесине никогда не несут окаймленных пор.

Типы древесной паренхимы. Паренхима в древесине лиственных пород представлена двумя типами клеток: тяжелой и веретеновидной паренхимы.

Клетки тяжелой паренхимы, как показывает само их название, всегда собраны в тяжи из двух и более клеток, причем краевые клетки этих тяжей имеют несколько заостренную форму. Каждый тяж происходит из одной инициальной клетки камбия. Каждая клетка тяжа является самостоятельной, и в отличие от перегородчатого либриформа, перегородки клеток тяжа аналогичны клеточным оболочкам.

Веретеновидная паренхима по своим контурам является прозенхимным клеточным элементом. Морфологически она почти не отличается от клеток либриформа, хотя и значительно короче их. В словаре терминов А. А. Яценко-Хмелевский [12] этот тип клеток относит к паренхиме.

Выявление клеток тяжелой паренхимы не представляет особых затруднений на продольных срезах, но в некоторых древесинах на тангентальных срезах однорядные лучи, состоящие из одних стоячих клеток, могут быть ошибочно приняты за клетки веретеновидной паренхимы.

Характерным признаком паренхимных клеток, как мы уже говорили, является наличие простых пор. Однако в ряде случаев разграничение «первичных» простых пор веретеновидных паренхимных клеток от «вторичных» простых пор волокон либриформа удастся с трудом. Наиболее надежным признаком является наличие в клетках зерен крахмала, но следует учитывать, что крахмал накапливается в древесине в определенные периоды года, и отсутствие крахмальных зерен в волокнообразных клетках еще не говорит об отсутствии в этой древесине веретеновидной паренхимы.

Распределению древесной паренхимы в толще годичного слоя придается большое значение для установления степени эволюционной продвинутой той или иной древесины. Все типы распределения паренхимы в древесине сведены к двум основным группам: апотрахеальной паренхиме, когда она в своем распределении в толще годичного слоя не связана с сосудами, и паратрахеальной—скопление древесной паренхимы вокруг сосудов или сосудистых трахейд.

В вышедшем относительно недавно «Международном словаре терминов, используемых в анатомии древесины» внесены некоторые изменения в терминологию и значительно расширены категории апотрахеальной и паратрахеальной паренхимы. Однако мы придерживаемся «Словаря терминов» А. А. Яценко-Хмелевского.

Апотрахеальная паренхима может быть диффузной, или рассеянной, когда клетки древесной паренхимы разбросаны между волокнистыми элементами древесины; терминальной, или приграничной, когда древесная паренхима образует более или менее неправильный слой различной толщины в конце слоя прироста; метатрахеальной, или внесосудистой, когда клетки древесной паренхимы образуют тангентальные полосы, не связанные с сосудами или сосудистыми трахеидами. Каждый из названных типов можно подразделить на ряд более мелких категорий в зависимости от характера образования тангентальных полос, числа встречаемости паренхимных клеток и т. д., встречающихся в разных комбинациях [15].

Паратрахеальная паренхима в свою очередь делится на вазицентрическую, или околососудистую, образующую вокруг сосудов обкладку разной толщины; крыловидную—околососудистая паренхима с крыловидными боковыми выступами; сомкнутокрыловидную, где соединение смежных групп крыловидной паренхимы образует тангентальные или диагональные полосы разной толщины и конфигурации. В рассмотренном нами материале—древесин отечественной флоры сомкнутокрыловидная паренхима не была обнаружена.

Диффузная паренхима очень часто встречается в древесинах умеренной зоны (ольха, береза, лещина и др.). Нами в образцах древесины диффузная паренхима наряду с другими типами паренхимы была отмечена у 32 видов, в то время как терминальная паренхима, являющаяся наиболее примитивным типом среди покрытосеменных растений, оказалась более редким признаком. Она была отмечена лишь у пяти видов

представителей семейства Aceraceae, Salicaceae, Rhamnaceae, представляющих тяжелую (тополь) и веретенovidную (клен) паренхиму. Надо сказать, что веретенovidные паренхимные клетки не являются исключением для наших древесных пород. Они были обнаружены у 10 видов, относящихся к семействам Aceraceae, Leguminosae, Oleaceae и Anacardiaceae. У одного вида (*Berberis orientalis*) древесная паренхима вообще отсутствует.

Вопрос филогенетического значения различных типов распределения паренхимы подробно освещен в работах Тахтаджяна и Яценко-Хмелевского [4, 11].

При описании различных типов паренхимы, как правило, очень редко обращается внимание на тип паренхимных клеток, а различия клеток имеют определенное систематическое значение. Так, исследования Яценко-Хмелевского [10] показали, что для многих древесных растений характерна приграничная паренхима, состоящая из веретенovidной, наряду с диффузной и метатрахеальной тяжелой паренхимой, встречающимися в других частях годичного слоя. Гзырян [1] отмечала у ясеней диффузную веретенovidную паренхиму, распределенную в начале кольца прироста, ассоциированную с околососудистой, крыловидной и сомкнутокрыловидной тяжелой паренхимой. В зависимости от того, в какой части годичного прироста расположена древесная паренхима, происходят изменения в числе и размерах клеток тяжелой паренхимы. В поздней древесине наблюдается увеличение числа клеток тяжелой паренхимы, но за счет укорачивания клеток тяжа [2].

Типы и особенности лучевой паренхимы. Лучи в древесине лиственных пород отличаются значительным разнообразием величины, формы и функции составляющих их клеток. Яценко-Хмелевский [12] различает в древесине двудольных три типа клеточных элементов: «стоячие» клетки, с высотой (вертикальная ось), превышающей длину (горизонтальная ось), причем с наибольшим превышением, составляющим 5 : 1; «лежачие» — с длиной, превышающей высоту (наибольшее превышение 40 : 1), и так называемые «черепичатые», встречающиеся в древесине некоторых тропических мальвовых, очень коротких, по высоте не превышающих лежачие, с которыми они перемежаются в одном и том же ряду. Выделенные в словаре «кроющие» клетки представляют собой те же стоячие, но расположенные по периферии луча, центральная часть которого составлена из лежачих клеток.

В зависимости от состава типа клеток лучи подразделяются на гетерогенные и гомогенные. Гетерогенные лучи составлены из морфологически различных клеток, а гомогенные лучи — из морфологически одинаковых радиально-вытянутых. Подобное подразделение имеет вполне реальное эволюционное значение и соответствует определенным этапам филогенеза древесины [11].

Детальную классификацию типов распределения лучей в древесине дал Тахтаджян [4], в которой наиболее примитивным типом являются «смешанно-гетерогенные» лучи с длинными окончаниями. Конечной

Таблица
Паренхима в древесине некоторых лиственных пород СССР

Наименование древесины	Древесная паренхима								Л у ч и						
	тип клеток			расположение па- ренхимы					распреде- ление (по А. Л. Тахтаджяну)	наличие агрегатных	поры с сосудами толь- ко у краевых клеток	поры с сосудами у краевых и средних кл.	Наличие тилл		
	тяжевая	веретеновидная	среднее количе- ство клеток в тяже	паратра- хеальная		апотра- хеальная									
				вазичентри- ческая	крыловид- ная	метатрахе- альная	терминаль- ная	диффузная							
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
Acer campestre L.	—	+	—				+			II			+		
A. ibericum M. B.		+						+		I					
Alnus glutinosa (L.) Gartn.	+		8			+		+		III	+		+		
Amygdalus communis L.	+	+	3						II B				+	+	
A. fenzliana (Fr.) Lipsky	+	+	4	+				+	II B				+	+	
Betula alba L.	+	+	7					+	II B			+	+		
B. litwinovii A. Dol.	+		5					+	II B				+		
B. medwedewii Rgl.	+		5			+			II B				+		
Berberis orientalis Schneid.									IV					+	
Buxus sempervirens L.	+		4			+		+	II A	—	—	—	—	—	
Carpinus betulus L.	+		5			+			II B			+	—	—	
Caragana arborescens Prain.		+		+		+			II B				+	+	
Celtis caucasica Willd.	+		4	+	+			+	IV				+	+	
Cerasus mahaleb (L.) Mill.	+		3					+	II B			+	+	+	
C. incana (Pali.) Spach.	+		3					+	II B				+	+	
Clematis vitalba L.	+		2					+	IV				+	+	
Cornus mas L.	+		4			+		+	I				+	+	
Coryllus avellana L.	+		7			+		+	II B		+		+	+	
Cotinus coggygria Scop.		+		+		+			II B				+	+	
Cotoneaster multiflora Bge.	+		3					+	II B				+	+	
Crataegus caucasica C. Koch	+		5					+	II B				+	+	
Fraxinus excelsior L.	+	+	3	+	+		+	+		I			+	+	
F. mandschurica Rupr.	+	+	4	+	+	+		+		I			+	+	
Gleditschia caspia Desf.	+	+	3		+					I		+		+	
Juglans regia L.	+		4			+		+	II B				+	+	
Laurocerasus officinalis Roem.	+		3			+		+	I				+	+	
Ostrya carpinifolia Scop.	+		4					+	II B				+	+	
Pistacia mutica F. et M.	+		4	+				+	II A			+		+	
Platanus orientalis L.	+		4			+				I		+		+	
Populus nigra L.	+		5				+	+		III		+		+	
P. tremula L.	+		5				+	+		III		+		+	
Quercus castanaefolia C. A. M.	+		4			+				I	+		+	+	
Q. ilex L.	+		4			+				I	+		+	+	
Q. longipes Stev.	+		5			+				I	+		+	+	
Q. macranthera Fisch.	+		5			+				I	+		+	+	
Rhamnus pallasii Fisch.	+		3					+	II B				+	+	
Sorbus torminalis (L.) Cr.	+		4			+		+	II B			+			
Tilia cordata Mill.	+		3			+				I			+		

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Ulmus foliacea</i> Gilib. <i>Zelcova carpinifolia</i> (Pall.) Dipp.	+		3	+		+				I			+	
	+		3	+				+	IIA			+	+	

Примечание: В распределении лучей приняты следующие обозначения: гетерогенные лучи—I—смешанно-гетерогенные лучи с длинными окончаниями; IIA—смешанно-гетерогенные лучи с короткими окончаниями, а однорядные лучи состоят только из стоячих клеток; IIB—смешанно-гетерогенные лучи с короткими окончаниями, однорядные лучи состоят из лежащих и стоячих клеток; III—однорядно-гетерогенные лучи. Гомогенные лучи: I—смешанно-гомогенные лучи; II—многорядно-гомогенные лучи; III—однорядно-гомогенные лучи.

эволюцией гетерогенных лучей являются два типа—«многорядно-гетерогенные лучи» и «однорядно-гетерогенные лучи». Древесные растения с гетерогенными лучами в процессе эволюции дали начало формам с гомогенными лучами следующих трех типов: «смешанно-гомогенные лучи», «однорядно-гомогенные лучи» и «многорядно-гомогенные лучи».

Классификация лучей на гетерогенные и гомогенные, сыгравшая большую роль в установлении основных направлений эволюции древесины, имеет некоторые недостатки, затрудняющие иногда ее использование. Согласно этой классификации, гомогенными называются только лучи, составленные из одинаковых лежащих клеток. Однако лучи, составленные из одинаковых стоячих клеток, должны относиться к категории гетерогенных, что, на наш взгляд, не представляется логичным.

Большинство исследованных нами видов обладают лучами гетерогенного IIB типа, у которых, как известно, многорядные лучи с короткими окончаниями, а однорядные—состоят из лежащих и стоячих клеток. Интересно отметить, что этот тип луча встречается преимущественно у видов только с диффузной паренхимой или диффузной в сочетании с метатрахеальной, в то время как у видов с терминальной паренхимой (наиболее примитивный тип) встречается наиболее высокоорганизованный тип луча, именно гомогенный I и II; правда, подобное сочетание встречается относительно редко. В наших исследованиях было выявлено у видов клена и тополя.

Если при определении элементов древесной паренхимы в основу положена физиологическая специализация клеток, то этот признак большей частью не учитывается при классификации лучей. Однако нельзя не отметить обстоятельные исследования физиологии клеток лучей, принадлежащих болгарскому ученому Николу [18].

В результате обширных микроскопических и микрохимических исследований Николов установил, что в лучах следует различать три физиологических типа клеток. 1. Клетки лучей, находящиеся в соприкосновении с сосудами и сообщаящиеся с ними порами, служат местом энергичных превращений веществ, накопленных в лучах, и передачи их сосудам. Однако не все клетки луча, топографически прилегающие к сосудам, связаны с ними порами и, следовательно, находятся с ними в фи-

физиологической связи. В гетерогенных лучах связь с сосудами осуществляется прилегающими к ним стоячими клетками, в то время, как лежащие клетки могут иметь или не иметь пор с сосудами. В гомогенных лучах, составленных из лежащих клеток, при помощи пор с сосудами общаются или только краевые клетки или же и краевые и некоторая часть периферийных и средних клеток (в более редких случаях все клетки луча, прилегающие к сосудам, связаны с ними порами). Эти клетки, которые мы считаем возможным назвать «передаточными», учитывая их функцию передачи пластических веществ из паренхимной системы в сосуды, или сосудистые трахеиды, не накапливают крахмала или содержат относительно небольшое количество, даже в момент крахмального максимума. 2. Стоячие клетки, прилегающие к волокнистым элементам. Это в основном функционально запасающие клетки, во многом аналогичные клеткам древесной паренхимы. Исчезновение крахмала из этих клеток во время ранневесеннего растворения его происходит позднее исчезновения крахмала из лежащих клеток древесной паренхимы. Следовательно, эти клетки можно назвать «запасающими». 3. Лежащие клетки, физиологически не связанные с сосудами, или прилегают к волокнам, или соприкасаются с сосудами, но не связаны с ними порами. Эти клетки могут находиться и в центральных участках многорядных лучей и прилегать к другим клеткам луча. Функция их, по Николу, в основном проводящая, именно они передвигают поток веществ, идущих от луба в глубь древесины. Разумеется, эти клетки выполняют также функцию отложения веществ, но это только вторая, дополнительная функция, т. к. крахмал накапливается в них позднее, чем в древесной паренхиме и в «запасающих» клетках, а растворяется раньше. Эти клетки желательно обозначать термином «передвигающие», чтобы избежать термина «проводящие», обычно ассоциирующегося с проводящими элементами луба и древесины. Кроме того, имеется еще отличие в функции лучей, обычно мало учитываемое в литературе,—именно в функции аэрации. Считается установленным, что подача в древесину воздуха, необходимого для дыхания ее живых элементов, происходит через межклетники в клетках лучей [16]. При этом давно уже установлено, что лежащие клетки развивают гораздо более отчетливые межклетники, чем стоячие, и в связи с этим к их функции продвижения запасных веществ можно также отнести и функцию проведения воздуха, так называемую вентиляционную функцию. К сожалению, обстоятельная работа Николова осталась неизвестной большинству исследователей, работавших по изучению лучей.

Наличие пор между клетками лучей и сосудами или сосудистыми трахеидами древесины, бесспорно, имеет важное значение в установлении гистологического различия и функционального разделения клеток лучей. Однако признак этот может быть не менее важным диагностическим для классификации лучей. Мы обратили внимание на этот признак—наличие пор между сосудами и краевыми и средними клетками лучей. Оказалось, что у большинства видов, т. е. у 37 из 52 исследован-

ных нами видов, краевые и средние клетки лучей связаны с сосудами порами, у 12 видов поры не были обнаружены.

Условия произрастания, как известно, определенным образом влияют на рост и развитие растений, что в свою очередь отражается на строении древесины и объеме ее тканей. Сзалаи и Варга [22] в своих исследованиях показали существенное влияние климатических и почвенных условий на процентное соотношение объемов тканей древесины. Количество древесных лучей в любых условиях произрастания меняется почти одинаково в зависимости от возраста растения: количество лучей у ясеня с возрастом увеличивается от сердцевины к периферии, но за счет уменьшения числа однорядных и увеличения трехрядных лучей. Функциональные различия между клетками лучей однорядных и многорядных, прилегающих к различным элементам древесины, к сожалению, остались вне внимания этих авторов.

О тиллообразовании. В специальной литературе на русском языке не имеется значительной сводки, посвященной тиллам. Литература, посвященная этим образованиям, насчитывает всего несколько десятков названий. Наличие в древесине тилл уже давно привлекает к себе внимание исследователей.

Тимофеев [6] установил, что у *Pistacia mutica* F. et M. и *Cotinus coggygria* Sc. уже в 2—3-летних ветках происходит закупорка сосудов тиллами. Закупорка же узких сосудов и трахеид происходит только перед образованием ядровой древесины. Таким образом, все водоносные элементы ядровой древесины оказываются заполненными тиллами. Для других древесных пород, не образующих ядра нормально, напротив, наличие тилл является более или менее случайным, свидетельствующим о некоторых патологических процессах, происходящих в древесине. Однако некоторые заболонные древесные растения (клёны) ни в каких случаях тилл не образуют, даже в процессе «раневой реакции». Функции тилл выполняются различного рода «раневыми веществами» типа камедей, гумми и т. д., различных по химическому составу и по внешней конфигурации на микроскопических срезах.

Некоторые древесные растения (*Prunus* и *Amygdalus*) образуют нормальное ядро без тилл. Закупорка сосудов происходит различного рода ядовыми веществами, относящимися к тому же типу веществ, что и «раневые вещества», образующиеся при патологических процессах.

В силу того, что образование тилл происходит или только в зрелых стволах (в его центральных частях) или в участках древесины, охваченных теми или иными патологическими процессами, регистрация наличия их представляет значительные трудности. Впервые Молиш [17] исследовал около 700 древесных и травянистых растений, из которых тиллы были отмечены у 90 родов, в том числе у 45 видов древесных растений, относящихся к 34 родам. Последующие специальные исследования мало что прибавили к описаниям Молиша. В книге Рикорда [19] о северо-американских древесинах приводится список древесных растений,

в котором отмечены тиллы и накопления камедей*. Любопытно отметить, что *Betula*, *Ostria*, *Diospyros* у Рикорда приводятся как не имеющие тилл, в то время как Молиш отмечает у этих пород наличие их.

Для установления способности древесины данного вида к образованию тилл необходимы специальные экспериментальные исследования, а также изучение патологических участков ствола и ветвей.

Тиллы являются очень характерным признаком для многих семейств, присутствуя у всех или у большинства родов и видов. Так, у *Mogaseae* тиллы были отмечены у 77 или 100 видов; у *Fagaceae*—из 6 родов тиллы не были отмечены только у одного рода; у *Juglandaceae*, по Хемшу и Уотмору [14], они присутствуют во всех 6 родах семейства, а по Типпо [23], тиллы есть у 16 видов из 18. Способность к образованию тилл нередко имеет более широкое систематическое значение, чем способность к образованию ядра. Например, в сем. *Fagaceae* ядро имеется у дубов и каштанов, отсутствует у бука и нотофагуса, а тиллы характерны для всех этих родов. Из исследованных нами 37 видов дуба тиллы не были обнаружены у 5 видов [8].

Для других групп растений, напротив, характерно почти полное отсутствие способности к образованию тилл. Например, Типпо [23] обнаружил тиллы только у 3 видов сем. *Rosaceae* из числа изученных им 68 видов. У исследованных нами 33 видов *Pomoideae* ни у одного вида мы не обнаружили тилл [7]. В сем. *Leguminosae*, по наблюдениям Сена [20], тиллы встречаются у трех тесно связанных между собой родов—*Robinia*, *Gliricidia* и *Olneya*, а также у лианы (*Maicheria*) с аномальной структурой. У других представителей этого обширного семейства, они, как правило, отсутствуют.

Из 52 древесных растений, исследованных нами, тиллы были обнаружены лишь у 15 видов, относящихся к 7 семействам.

Тиллы значительно отличаются по характеру утолщения своих оболочек: могут быть тонкостенными (наиболее частый случай), более или менее утолщенными и очень сильно утолщенными. Последние, так называемые «склерированные тиллы», характеризуют собой многие древесные породы, они придают ядровой древесине высокий удельный вес и необычайную прочность.

Рассмотренные нами некоторые признаки паренхимы в древесине лиственных пород показывают, что ткань эта еще не полно изучена и далеко не у всех древесных пород. При описании какой-либо группы растений, к сожалению, не все важные признаки, безусловно, имеющие значение в процессе эволюции, бывают охвачены.

Некоторые результаты своих исследований мы приводим в таблице. Это—данные о встречаемости элементов паренхимы в древесине лиственных пород и некоторые признаки, до сих пор не привлекавшие внимания исследователей (наличие пор между сосудами и различными лучевыми

* По-видимому, не только северо-американских пород, так как упоминается и эвкалипт.

клетками). Наши данные, относящиеся к небольшой группе семейств, не могут быть положены в основу широких обобщений, но они в некоторой степени отражают бесспорное диагностическое и систематическое значение этой категории признаков.

Главный ботанический сад
АН СССР, Москва

Поступило 18.XII 1967 г.

Ս. Ա. ԹՈՒՄԱՆՅԱՆ

ՊԱՐԵՆԻՄԱՅԻՆ ՀՅՈՒՄԱԾՔԸ ՍԱՀԱՐԹԱՎՈՐ ՏԵՍԱԿՆԵՐԻ ԲՆԱՓԱՅՏՈՒՄ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Ներկա աշխատությունը նվիրված է 40 տեսակ սաղարթավորների պարենքիմային հյուսվածքին վերաբերող տվյալների ուսումնասիրությանը: Ցույց է տրված, որ այդ հյուսվածքի մասին եղած տեղեկությունների մեջ գոյություն ունեն մի շարք բացեր, որոնք պայմանավորված են բնափայտի պարենքիմայի էլեմենտների միակողմանի նկարագրությամբ: Որևէ բուսական խմբի բնափայտի նկարագրության ժամանակ կառուցվածքային տիպերի գնահատումն ընդգրկում է ոչ բոլոր կարևոր հատկանիշները, որոնք էական նշանակություն ունեն էվոլյուցիոն պրոցեսում: Բնափայտն ուսումնասիրող ամերիկյան անատոմների հիմնական սխալն այն է, որ նրանք, ցեղը դիտելով որպես որոշ ստատիկ միավոր, կառուցվածքային հատկանիշներում անտեսում են ֆիզիոլոգիական նշանակություն ունեցող տարբերությունները:

Սաղարթավոր տեսակների բնափայտում պարենքիմայի էլեմենտների առկայության վերաբերյալ մեր տվյալները, որոնք ամփոփված են աղյուսակում, ցույց են տալիս մինչև այժմ հետազոտողների ուշադրությունից վրիպած հատկանիշներ:

Քանի որ մեր տվյալներն ընդգրկում են սակավաթիվ բուսական ընտանիքներ, ուստի չեն կարող բավարար հիմք ծառայել մեծ ընդհանրացումների սակայն այդ տվյալները որոշակի նշանակություն ունեն սխեմատիկայի դիագնոստիկայի համար:

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Гзырян М. С. Тр. Ботанич. ин-та АН АрмССР, т. 7, 1950.
2. Москалева В. Е. ДАН АрмССР, т. 9, 5. 1948.
3. Паланджян В. А. Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР, т. 9, стр. 121—178, 1953.
4. Татишвили Е. М. Тр. Института леса АН ГССР, т. IV, 1950.
5. Тахтаджян А. Л. Морфологическая эволюция покрытосеменных. М., 1948.
6. Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.—Л., 1964.
7. Тимофеев А. С. Журн. русск. бот. общ-ва, т. 12, 3, 1927.
8. Туманян С. А. Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР, т. 7, 1950.
9. Туманян С. А. Тр. Ин-та леса АН СССР, т. 9, 1953.

10. Яценко-Хмелевский А. А. Тр. Тбилисского лесотехнического ин-та, т. 2, 1936.
11. Яценко-Хмелевский А. А. Тр. Тбилисского лесотехнического ин-та, т. 2, 1936.
12. Яценко-Хмелевский А. А. ДАН СССР, т. 14, 1, 1937.
13. Яценко-Хмелевский А. А. Заметки по систематике и географии раст. Ботанич. ин-та, Тбилиси, 7, 1939.
14. Яценко-Хмелевский А. А. Тр. Ботан. ин-та АН АрмССР, т. 5, 1948.
15. Яценко-Хмелевский А. А. Основы и методы анатомического исследования древесины, М.—Л., 1954.
16. Glossario internacional determinos usados en anatomia de madaras. Rev. Fac. agron. y veterin., 16, 1, 33—79, 1964 (1965).
17. Heimsch Ch. and Wetmore. Am. Journ. Bot., 26, 1939.
18. Hess R. W. Trop. Woods, 96, 1—20, 1950.
19. Mac Dougal D. T. Carnegie Inst. publ., 397, 1929.
20. Molisch H. Sitz. Akad. Wiss., Wien., 97 (1), 1888.
21. Nicoloff F. Rev. gen. Bot., 23, 1911.
22. Record S. L. Identification of the timbers of temperate North America, New York, 1934.
23. Senn H. A. Chron. Bot., 7 (7), 1945.
24. Swamy B. G. L. Am. Journ. Bot., 36 (9), 1949.
25. Szalai I., Varge M. Acta Biol., Szeged, 1, 1—4, 1955.
26. Tippe O. Bot. Gaz., 100, 1938.
27. Varge M., Szalai I. Acta biol., Szeged, 2, 1—4, 1956.