

А. А. Яценко-Хмелевский

ПРИНЦИПЫ СИСТЕМАТИКИ ДРЕВЕСИН

Предисловие

Вопросы филогении растений в последнее время все более привлекают внимание ботаников как у нас в Советском Союзе, так и за рубежом. Большинство исследователей, при этом, единодушно в стремлении положить в основу своих построений наибольшее число признаков организации растения и, тем самым, выйти из круга морфологии репродуктивных органов, интерпретация которой до сих пор являлась, по сути дела, единственным аргументом в пользу тех или иных взглядов на путь эволюции как наземных растений в целом, так и, особенно, покрытосеменных. При разрешении этих вопросов указывается на необходимость привлечения данных сравнительной анатомии, цитологии, даже физиологии и биохимии и, наконец, ценологии. В синтезе всех этих дисциплин видят создание новой—интегральной—филогении, призванной преодолеть все те затруднения, которые до настоящего времени стоят перед фитофилогенетиками (Тахтаджян 1947). Все это, разумеется, совершенно бесспорно. Однако, и на сегодняшний день в литературе почти нет попыток рассмотреть в целом возможность применения в филогенетических исследованиях новых категорий признаков, помимо тех, которыми ботаническая теоретическая мысль оперирует уже более двух столетий. Целый ряд статей, опубликованных за последние годы, посвящен филогенетическому значению морфологии хромозом или пыльцы, основных черт архитектуры стебля, строения древесины, особенностей устьичного аппарата, биохимических свойств отдельных групп растений и т. д., но все эти работы обычно охватывают лишь отдельные стороны вопроса.

Настоящее исследование ставит себе целью дать более или менее полный обзор наших сведений о применении признаков строения древесины для разрешения вопросов таксономии и филогении некоторых классов высших растений, главным образом хвойных и покрытосеменных. Ряд причин, о которых нам уже приходилось говорить (см. Яценко-Хмелевский 1946) сделали анатомию древесины одним из наиболее разработанных разделов морфологии растений (за исключением, естественно, морфологии цветка). Поэтому, как нам представляется, для этого комплекса признаков в настоящее время возможно разработать некоторые общие положения («принципы»), определяющие его значение в «высшей ботанике»—филогении растений.

При выполнении этой работы перед нами стояли многие трудности. Из них—основная—это необычайное обилие литературного материала, подлежащего обобщению. Представлялось очень опасным опыт исследователя заменить впечатлением читателя, превратить книгу в сводку разноречивых суждений различных авторов. Наш личный опыт в области ботанического древесиноведения, относящийся к сравнительно узкому кругу кавказских и акклиматизировавшихся на Кавказе древесных пород, и зафиксированный не более чем в пятидесяти публикациях, разумеется, представляется совершенно ничтожным по сравнению со всей громадной—почти необозримой—литературой по систематической анатомии древесины, издававшейся и издающейся во всех частях света. Между тем, необходимо было уловить именно основные линии, определяющие возможность построения «филогенеза древесины» как будущей составной части «интегральной филогении растений».

Нам представлялось целесообразным все исследования разбить на три части.

В первой части нам надлежит исследовать вопрос о влияниях на строение древесины различного рода внешних условий, влияниях, значение которых иногда очень переоценивается, в других случаях, напротив, игнорируется вовсе.

Вторая часть посвящена изложению «систематического значения» анатомии древесины. В обеих этих главах, мы, по возможности, привлекали оригинальный материал наших исследований или исследований наших сотрудников.

В первых параграфах третьей части, естественно, значительно более компилятивных, мы попытались дать критическую сводку всех установленных до сих пор закономерностей «филогенеза древесины», которым мы обязаны, по преимуществу, американским исследователям из «нео-гарвардской» школы профессора Эрвинга У. Бэйли.

Наконец, в заключительном разделе этой последней главы нами сделана попытка дать изложение основных выводов эволюционной анатомии древесины и показать значение этих выводов для филогении растений и, особенно для филогении покрытосеменных.

Заглавие работы—«Принципы систематики древесин» возможно, вызовет резонные возражения. Представляется что можно говорить о систематике растений (или животных), но употребление этого термина для отдельной ткани (какой бы важной она ни была) является злоупотреблением терминологией. Нам все же кажется, что это не так. В свое время, нами (Яценко-Хмелевский 1942) указывалось на различие между классификацией и систематикой. Эти же мысли (по совсем иному поводу—по вопросу систематики ценозов) развивал несколько позднее Сочава (1943). Действительно, мыслыми любые классификации—любых явлений и по любому признаку—от таких классификаций требуются лишь соображения простоты и удобства. Но систематика требует установления более глубоких черт общности, наличия закономерных связей между явлениями, подлежащими систематизации. Загла-

вием этой работы нам хочется подчеркнуть, что здесь речь идет не о классификации древесин (да вряд ли бы такая тема потребовала бы специальной монографии), но именно о систематике, т. е. установлении закономерных связей между отдельными структурами, генетически связанными между собой. Как можно будет увидеть из дальнейшего изложения, эти связи (иногда устанавливаемые еще только гипотетически, в других случаях более или менее очевидные), между отдельными типами строения древесины действительно существуют. Доказательство этого—основная задача всей нашей работы.

Отнюдь не противопоставляя «систематику древесин» «систематике цветка» (каковой в значительной мере является современная систематика растений), мы пытаемся на нижеследующих страницах показать большой теоретический интерес строения древесины в раскрытии сложного пути становления всего многообразия современных растительных форм. Насколько поставленная нами задача успешно решена—путь об этом судит читатель.

ГЛАВА I

ВЛИЯНИЕ ВОЗРАСТА И ВНЕШНИХ УСЛОВИЙ НА СТРОЕНИЕ ДРЕВЕСИНЫ

(Основы диагностической анатомии древесины)

Введение. Изменения в строении древесины с возрастом. Количественные изменения в строении зрелой древесины в различных участках ствола. «Норма реакции» древесины на изменение внешних условий. Некоторые специальные типы реакции древесины на условия обитания: а) пустынный и полупустынный тип; б) мангрове; в) альпийский тип. Методы диагностики. Заключение.

Введение

Уже давно, вероятно, с самых истоков истории человечества, было известно, что древесины различных древесных пород отличаются друг от друга не только цветом, но и признаками текстуры. Многочисленные описания древесин, находимые и в трудах римских архитекторов и инженеров и в средневековых рукописях, трактующих о тех или иных применениях древесины, показывают насколько тонко описывались древесины, иногда габитуально очень схожие.

Значительно позднее, с развитием точных знаний о строении растений, признаки текстуры были поставлены в связь с микроскопическим строением древесины. Огромное разнообразие структур, описанных уже в прошлом столетии, привело к убеждению, что многие, если не все древесные породы могут быть различаемы по этому признаку.

Не менее очевидным, вместе с тем, являлось и то обстоятельство, что условия произрастания дерева оказывают значительное влияние как на внешний облик древесины, так и на ее механические свойства. Поэтому, уже давно различные исследователи пытались установить амплитуду изменений, вносимых в строение древесины условиями произрастания дерева и тем самым уточнить те признаки, которые могут быть положены в основу определителей по анатомическим (или микроскопическим — как иногда говорят) признакам. Однако большинство ботаников и лесоводов, посвятивших свое время изучению анатомии древесины, обходило молчанием или придавало преуменьшенное значение тем колебаниям в структуре древесины, которые наблюдаются как

в отдельном дереве, в различных участках его ствола, так и в деревьях, выросших в различных условиях местообитания. Игнорирование этих различий и убежденность в постоянстве структуры и числовых соотношений в каждом отдельном, взятом наугад куске древесины, в некоторых случаях приводило к тому, что описание древесин определенной систематической группы или из определенного географического района, превращалось скорее в описание коллекции образцов или даже препаратов, лишенное сколько-нибудь общего интереса.

С другой стороны, некоторые авторы, придававшие особое значение изменениям в структуре древесины в результате воздействия окружающих условий, склонны были значительно обесценивать или даже вовсе отрицать систематическое и диагностическое значение ее анатомии. Эти взгляды особенно энергично и настойчиво развивались в конце прошлого столетия французским анатомом-систематиком Веском (*Vesque* 1882, 1889). Веск предполагал, повидимому, что древесины древесных растений, произрастающих в определенных условиях климата и почвы, имеют больше общих черт между собой, чем с древесиной близких родов или даже видов, произрастающих в иных, более или менее резко отличающихся условиях. Ниже, нам предстоит показать, что это не имеет места. Вероятно, Веск находился под впечатлением классических опытов Гастона Боннье и его школы, в ряде работ показавших сколь велика пластичность многих растений, культивируемых в различных условиях местообитания (напр. Альпы и окрестности Парижа). Однако опыты школы Фонтенебло показали только как широка может быть «норма реакции» некоторых растений на окружающую среду, отнюдь не разрушив основного тезиса сравнительной анатомии о специфических различиях в этой норме у различных растений.

Работы Веска имели некоторое влияние на континентальную, особенно французскую, науку (в США его не знали совсем или знали очень мало), обусловив у многих ботаников, не работавших специально в области систематической анатомии древесины, недоверчивое отношение к этой науке, отношение, исчезнувшее только относительно недавно, в связи с блестящими успехами северо-американской школы анатомов-филогенетиков.

Настоящая глава, по сути дела, должна явиться опровержением этих взглядов, давно высказанных, основательно забытых, но до сих пор еще ни разу не рассмотренных с должной полнотой. Ниже, мы рассмотрим те изменения, которые могут быть наблюдаемы в строении древесины отдельных древесных пород, как в одном дереве, в течение его долгой, многовековой жизни и у различных деревьев одного и того же вида в различных условиях местообитания и в различных участках его ареала.

Привлеченный нами материал, частью на основе наших личных наблюдений над некоторыми кавказскими древесными породами, частью заимствованный из работ других исследователей покажет те пределы

в которых изменяется структура, а также ту «норму реакции» на внешнюю среду, которая характеризует древесину.

Изменения в строении древесины с возрастом

Оставляя без внимания важный, но не имеющий непосредственного отношения к нашей теме, вопрос о порядке образования в точках роста древесных растений первичной меристематической ткани—прокамбия и образования в них первичной древесины—прото- и метаксилемы, мы рассмотрим более поздние стадии онтогенеза древесины, начинающиеся с момента появления непрерывно-функционирующего кольца утолщения—камбия. Самое поверхностное ознакомление с микроскопической картиной одно-, двух-, или трехлетней ветки или проростка указывает на наличие значительных отличий, как количественных, так и качественных, в строении молодой древесины по сравнению со зрелыми участками того же растения. Отличия эти, однако, не одинаковы у различных растений, имеют разный характер и направленность и должны быть рассмотрены с некоторой детальностью. Исследования этих различий, к сожалению, довольно редки в литературе; пригодимые ниже факты заимствованы, главным образом, из работ Ульбера (*Houbert* 1899), Сен-Лорана (*Saint-Laurent* 1934) и некоторых наших неопубликованных наблюдений, проведенных в 1931—33 г.г.

Наиболее полно процесс становления древесины описан для рода *Ulmus*. В очень молодой вторичной древесине *U. campestris*^{*)}, еще не образовавшей непрерывного кольца, массивы сосудов и волокон собраны в три тяжа, разделенных широкими полосами паренхимной ткани. На поперечном разрезе каждый из тяжей представлен островком, заключающим группу сосудов, количественно преобладающих над волокнами, волокна и узкие лучи. Сосуды не отличаются друг от друга размером, сгруппированы в радиальные цепочки, оболочки их тонки и бесцветны, а сечение слегка многогранно. Расположение волокон также отчетливо радиально и оболочки их слабо утолщены. Лучи почти все однорядны, высотой в 8—10 клеток. В этой структуре очень мало черт, которые будут впоследствии характеризовать древесину *Ulmus campestris* и стебель молодого вяза напоминает травянистые растения, среди которых структуры, подобные вышеописанной, встречаются очень часто.

На несколько большем расстоянии от верхушки, камбий уже образовал непрерывное кольцо древесины. В этих участках стебля, волокна преобладают над сосудами, которые расположены одиночно; оболочки их еще тонки, а сечение полигонально. Волокна в основном сохраняют радиальное расположение, хотя у границы слоя, около камбия, правильность в расположении начинает нарушаться, оболочки волокон

^{*)} Оставляем без изменения это устаревшее в настоящее время название, так как трудно установить, что именно автор имел в виду.

утолщены; но окраска их на необработанных препаратах слабее, чем в зрелой древесине. Лучи все еще однослойны.

На второй год образовывается древесина с несколько измененными уже чертами. Граница годичного кольца, обычно, в отличие от зрелой древесины, выражена крайне неясно двумя или тремя рядами несколько сплюснутых клеток. Сосуды более не одиночны, но собраны в группы, разбросанные более или менее равномерно по всему срезу, сечение их всегда многогранно. Волокна все еще сохраняют тенденцию к радиальному расположению, хотя менее заметному чем в первом годичном слое. Среди лучей встречаются двух- и трехрядные, хотя в большинстве они продолжают оставаться однорядными.

Третье и четвертое годичные кольца характеризуются отчетливым преобладанием волокон либриформа, которые составляют основную массу годичного кольца. Волокна более не имеют радиального расположения, стенки их значительно утолщены. Сосуды, широкие в ранней древесине, становятся все более и более мелкими по направлению к поздней границе годичного слоя; большинство этих мелких сосудов собрано в небольшие группы—островки. Лучи становятся значительно шире—в 5—6 рядов клеток и тем самым напоминают строение лучей зрелой древесины.

В пятом и шестом годичном слое мы впервые замечаем на попечном разрезе появление характернейшего признака зрелой древесины вязов—именно анастомозирующие полоски узких сосудов. Однако, полоски эти представляются на этом этапе развития еще исключением, большинство сосудов собрано в отдельные островки-группы. Остальные признаки—расположение волокон, ширина и высота лучей, как будто уже достигли своего окончательного выражения.

На седьмом и восьмом году жизни растения, структура почти достигла зрелости. Почти все мелкие сосуды собраны в полосы, островки сосудов или не встречаются вовсе, или же встречаются в виде исключения. Наконец, на девятом и десятом году, мы видим уже окончательно оформленное строение годичного кольца, установление определенного облика древесины, того что французы очень удачно называют *«plan ligneux»* и который уже будет повторяться почти без изменений в течении тех долгих десятилетий, которыми измеряется срок жизни большинства лесных деревьев.

Мы столь подробно остановились на онтогенезе вторичной древесины вяза, так как хотели дать читателю отчетливое представление о том, как формируется вторичная древесина. Естественно, что *Ulmus* не составляет какого либо исключения из других древесных растений, однако путь и скорость онтогенеза древесины могут быть совершенно различны у различных древесных пород.

У многих древесин онтогенез осуществляется очень быстро и в течении двух—трех лет древесина приобретает все основные признаки, определяющие ее облик. К таким растениям относятся, например, наши виды рода *Salix*, отчасти виды рода *Pyrus*, *Clematis vitalba* и многие дру-

гие. У других, напротив, мы видим довольно отчетливые различия в строении первых годичных колец. У очень многих древесин, характерное уменьшение размера сосудов на протяжении годичного слоя, по направлению от ранней (весенней) границы слоя к поздней (осенней), достигается не сразу. Это уменьшение более резко выражено в молодых побегах многих видов *Populus*, *Sorbus torminalis*, *S. domestica*, *Eryngium latifolia*, *Olea europea*, *Osyris lanceolata*, *Ziziphus lotus*, *Encalyptus globulus*, *Fraxinus dimorpha*, *Nerium oleander*, *Withania frutescens*, *Viburnum tinus* и некоторых других и, впоследствии, смягчается с возрастом. Напротив, у других древесных пород, в зрелой древесине различия между сосудами ранней и поздней древесины становятся более четкими. Это наблюдается, например, у *Elaeagnus angustifolia*, *Fraxinus excelsior*, *Lonicera arborea*.

Меняются также размер, форма и состав лучей. У многих видов *Rosa*, у *Vitis vinifera*, у некоторых видов рода *Quercus* широкие лучи, характерные для зрелой древесины этих растений, образуются только на 3—4 году или даже позже. У *Castanea sativa*, напротив, во внешних годичных слоях широкие лучи отсутствуют, что для этой породы является основным диагностическим признаком, в то время, как в молодых побегах мы наблюдаем широкие лучи, придающие сходство молодой древесине каштана с древесиной дубов.

У *Arbutus Unedo*, *Erica arborea*, *Cerasus avium*, лучи, узкие в молодой древесине, становятся значительно более широкими в зрелых частях ствола, у *Ficus carica* наблюдается обратное явление—уменьшение ширины лучей. Не так давно, Бергорн (E. Barghoorn 1940) дал довольно подробное цитологическое описание этих явлений слияния и разделения лучей в онтогенезе древесины некоторых американских древесных растений. В другой статье (Barghoorn 1941), этот же автор специально рассмотрел вопрос о редукции и полном исчезновении лучей у некоторых двудольных древесин. Им установлено, что у таких видов как *Alsenosmia macrophylla*, *Besleria sp.* и некоторых других, потеря лучей происходит на очень ранних стадиях онтогенеза, путем превращения инициальных клеток лучей камбия в веретеновидные инициальные клетки. Этим же процессом объясняется и редукция (но не полное исчезновение), лучей у таких растений как *Ardisia Brackenridgei*, *Staavia glutinosa* и *Corema Conradii*.

У *Castanopsis argentea* Типпо (Tippo 1938) установлено, что в молодой древесине зрелых ветвей, прилегающей к сердцевине, лучи отчетливо гетерогенные, в то время как в зрелых участках они становятся вполне гомогенными.

Древесная паренхима, чрезвычайно скучная в молодых побегах у многих видов (*Elaeagnus angustifolia*, *Genista tricuspis*, *Spartium junceum*, *Ficus carica*), с возрастом начинает увеличиваться в количестве; в некоторых других случаях, напротив ее больше в раннем возрасте, и, по мере формирования древесины она исчезает или становится менее заметной (*Cytisus biflorus*, *Ceratonia siliqua*). Последний пример особенно интересен тем обстоятельством, что в молодой древесине *Ceratonia*

явственно различаются значительные скопления групп древесной паренхимы и радиальное расположение сосудов, что является одним из характерных признаков для сем. *Leguminosae*. Эти признаки в дальнейшем затушевываются и взрослая древесина *Ceratonia siliqua* менее напоминает близкие ей роды, чем молодые побеги.

Кристаллы оксалата кальция, которые, как постоянный признак характеризуют многие древесины, также обнаруживают тенденцию у одних видов появляться с возрастом (*Morus alba*, *Cerasus avium*), а у других, напротив, быть свойственными только молодым побегам (*Spartium junceum*, *Nitraria tridentata*, *Populus alba*, *P. euphratica*, *P. tremula*).

Выше мы указали, что скорость становления древесины различна у отдельных древесных пород. Во многих случаях, темп индивидуального развития, повидимому, является характерным для вида или даже для рода, и, в известных пределах, может служить как диагностический признак. Так, Чхубианишвили (1936) было установлено, что древесина *Corylus colchica* достигает своего окончательного типичного вида уже к 3—4 годам. Молодые ветви этого возраста и по характеру распределения сосудов на поперечном срезе («рисунок») и, главным образом по наличию агрегатных («ложношироких» по автору) лучей не отличаются от зрелой древесины, в то время как *C. avellana* и *C. colurna* приобретают эти черты строения, только к десяти годам.

Автор высказывает предположение, что столь раннее формирование древесины этого вида связано с климатическими особенностями субальпийской зоны, в условиях которой эта древесина оформляется. Предположение это, как нами будет показано ниже, в разделе этой главы, посвященной влиянию альпийского климата на строение древесины, находится в некотором противоречии с данными других исследователей.

По наблюдениям Сен-Лорена (*Saint-Laurent* 1934), изученные им представители рода *Clematis*, произрастающие в Алжире (*C. cirrhosa*, *C. flammula*, *C. davidiana*) все характеризуются крайне быстрым темпом онтогенеза, так как молодые побеги возрастом всего в несколько месяцев уже несут все основные признаки взрослых растений.

Примеры, которые мы привели выше, можно было бы с легкостью умножить. Представляется, однако, что изложенные факты достаточны для доказательства того, что древесина не сразу приобретает определенные черты структуры, но в течении времени, которое колеблется от 2 до 10 лет*), проходит ряд ювенильных стадий, более или менее значительно отличающихся от стадий зрелой древесины. Здесь мы не будем останавливаться на тех филогенетических заключениях,

*) Крайний предел 7—10 лет—нами устанавливается более или менее условно. Во всяком случае, ни наши наблюдения, ни литературные данные не указывают на более длительные сроки становления древесины. Те изменения, которые будут в дальнейшем наблюдаваться в строении древесины и которые сопутствуют всей жизни дерева, носят уже иной характер и будут разобраны в следующем параграфе.

которые могут быть сделаны (и делались большинством вышецитированных авторов) по поводу приведенных нами особенностей ранних стадий онтогенеза древесины, так как вернемся к этому вопросу в одной из следующих глав, специально посвященной вопросам филогенеза. В заключение хотелось бы только указать, что этот раздел в анатомии древесины представляется чрезвычайно мало разработанным. Действительно, хотя многие описания древесины и выполнены на не зрелом материале веток (или даже веточек), в литературе чрезвычайно мало указаний на сравнительную анатомию молодой и зрелой древесины. Между тем, эта область—онтогенеза древесины—представляется крайне благодарной для исследователя, так как здесь можно ожидать и новых фактов и новых обобщений.

Количественные изменения в строении зрелой древесины в различных участках ствола

В предыдущем параграфе мы указывали, что примерно к пятому—шестому году древесина каждого вида приобретает в основном те признаки, которые будут характеризовать ее в дальнейшем. Каждый год камбий откладывает новый слой древесины и этот слой представляет, в общем, удивительное сходство как со слоями, отложенными в предыдущие годы, так и с теми, которые будут отложены в дальнейшем. Не случайно, однако, мы оговариваем это сходство выражением «в общем». Дело в том, что в онтогенезе зрелой древесины наблюдаются некоторые вполне закономерные изменения в размере и, отчасти, количестве клеточных отдельностей, которые, как можно судить по имеющимся многочисленным данным, характеризуют собой все высшие древесные растения—голосеменные и двудольные. Вопрос о размере клеточных элементов древесины, главным образом длине их, сначала поставленный ботаниками и представлявший исключительно научный интерес, впоследствии приобрел практическое, производственное значение, в связи с развитием бумажной промышленности на основе древесного сырья. Поэтому, в этом вопросе мы располагаем большим количеством данных—измерений, сделанных на очень большом и тщательно отобранном материале, которые позволяют вопрос в целом считать достаточно изученным.

В небольшой заметке, специально посвященной вопросам вариаций в структуре древесины, два крупных английских ксиолога Рендл и Клэрк (*Rendle and Clarke 1934*) указывали, что в древесине можно различать четыре типа вариаций в размерах элементов: а) местные вариации в каждом отдельном образце (примерно размером в один кубический сантиметр), вызванные различными условиями образования отдельных элементов из инициальных камбимальных клеток; б) вариации от центра к периферии (от сердцевины к коре) в последовательных годичных кольцах на одном определенном уровне; в) вариации от основания ствола и кроне в одном и том же годичном кольце, и, наконец,

г) вариации в образцах древесины одного возраста и взятых на одном уровне от почвы, но из разных деревьев, вызванные различиями в условиях обитания.

В настоящем параграфе мы рассмотрим вариации в размерах и количестве элементов, связанные с первыми тремя типами, установленными английскими анатомами, так как повидимому, эти вариации в значительной мере независимы от внешних условий, наличествуют в каждом дереве и связаны с закономерностями его роста и работы ассимилирующего аппарата.

Вариации четвертого типа, вызванные различными условиями существования отдельных деревьев одного вида, будут рассмотрены нами в следующем параграфе, вместе с другими относящимися сюда данными.

Тот факт, что размер клеточных элементов древесины не остается постоянным в различных участках ствола, а варириует с возрастом и высотой над почвой был, повидимому, впервые установлен Молем (*Hugo von Möhl* 1845). Санио в 1872 г. (*Sanio* 1872) исследовал с этой точки зрения древесину обыкновенной сосны (*Pinus silvestris*) и вывел ряд заключений об изменении длины ее элементов. Санио установил несколько «правил», которым, согласно его исследованиям, следуют размеры волокон в стволах многолетних древесных растений. В общем виде, эти правила могут быть сформулированы следующим образом:

1) Как в стволах, так и в ветках, длина трахеид увеличивается в направлении от центра к периферии в течении ряда десятилетий. После достижения определенного максимума, длина эта остается постоянной в последующих годичных кольцах.

2) В направлении снизу вверх, длина трахеид увеличивается до определенной высоты, после чего начинает вновь уменьшаться.

3) Максимальные размеры трахеид в ветвях меньше чем эти же размеры в стебле. Однако, между длиной трахеид ствола и длиной трахеид ветвей имеется определенная зависимость—именно те ветви, которые отходят от ствола на том уровне, где трахеиды длиннее, имеют более длинные трахеиды, чем ветви, отходящие от тех участков ствола, в котором трахеиды короче.

4) Нет зависимости между шириной годичного кольца и длиной трахеид.

Через несколько лет после работы Санио, Шульце в своей диссертации (*Schulze* 1882) подверг критическому разбору эти «правила» и пришел к выводу, что законы Санио с известной поправкой могут быть распространены на все хвойные и лиственные породы.

После работ Санио и Шульце, многочисленные исследования, проведенные различными авторами, главным образом в Германии (напр. Гартиг—*Hartig* 1882, Зауффер—*Sauffer* 1892) над длиной элементов древесины различных древесных пород, подтвердили в целом резуль-

ты этих наблюдений, вскрыли некоторые отклонения в получающихся кривых длины элементов.

Поэтому во втором десятилетии нашего века Бэйли с сотрудниками провел новые и обширные исследования этого вопроса на очень значительном материале (*Bailey and Shepard 1915; Prichard and Bailey 1916; Bailey and Tupper 1918*).

Эти работы позволили внести некоторые, довольно существенные уточнения в закономерности Санио—Шульце. Было установлено, что, действительно, общим биологическим правилом является увеличение длины элементов как от центра к периферии (с возрастом), так и в каждом годичном кольце снизу вверх. Однако, это увеличение не является постоянным и после достижения определенного максимума, который различен у различных пород, начинаются флюктуации длины элементов, подчиняющиеся определенной периодичности. Скорость темпа увеличения длины различна у различных древесных пород и для различных элементов древесины—волокон либриформа, трахеид и сосудов.

С этими поправками Бэйли, правила Санио—Шульце выдержали проверку целого ряда исследователей, по преимуществу работавших в США и отчасти Англии и пользовавшихся современными вариационно-статистическими методами (*Gerry 1916; Lee and Smith 1916; Mell 1910; Mac Millan 1925; Kribs 1928; Chalk 1930; Desch 1932* и некоторые другие).

Некоторые наблюдения, сделанные этими авторами, представляют известный интерес и заслуживают быть отмеченными. Так, например, Ли и Смит (1916) и Крибс (1928) показали, что длина волокна в ранней и поздней древесине различна, также как иногда различны и кривые наростания длины у этих элементов. Наконец, Мелл, Мак Миллан и Джерри не подтвердили данных Санио об отсутствии связи между длиной волокна и степенью развития (шириной) годичного кольца. Этот последний факт представляется довольно важным и нам необходимо будет к нему вернуться на нескольких страницами ниже, при обсуждении общего вопроса о влиянии внешней среды на строение древесины.

В наших исследованиях над древесиной восточного бука (Яценко-Хмелевский 1946) эти же закономерности были установлены и для этой древесной породы.

Диаметр волокон (как трахеид, так и волокон либриформа) и сосудов в общем следует тем же закономерностям, что и их длина, однако, ввиду значительно больших колебаний этих величин в каждом отдельном куске древесины, общие закономерности здесь устанавливаются с гораздо большим трудом. Было отмечено (*Desch 1932*), что радиальный диаметр сосудов более подвержен этим закономерным колебаниям, чем тангенциальный, который остается обычно почти без изменений в онтогенезе зрелой древесины и на различных уровнях

ствола. Поэтому, обычно рекомендуют в целях диагностики регистрацию именно тангенциального диаметра.

Количество сосудов и характер их группировок по двум осям ствола также подвержены определенным колебаниям, хотя эти колебания выражены менее отчетливо, чем колебания размеров элементов.

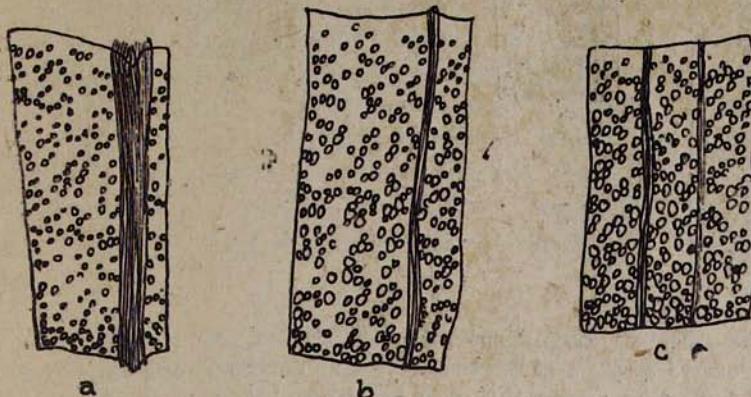


Рис. 1. Схематическое изображение поперечных срезов трех годичных колец восточного бука: а) пятилетнего, б) сорокалетнего, в) шестидесятилетнего возраста, на одном уровне от почвы (по Яценко-Хмелевскому 1932 in MS)

Литературных материалов по этому вопросу значительно меньше, чем об изменении длины элементов. Приведем некоторые данные об этих изменениях у восточного бука (Яценко-Хмелевский 1932 in MS). На рис. 1-м схематически изображены поперечные разрезы трех годичных колец—5, 40 и 60-летнего возраста. Увеличение количества сосудов здесь заметно совершенно отчетливо. Такое же увеличение числа сосудов на единицу площади наблюдается по направлению снизу вверх, по высоте ствола (рис. 2). Естественно, что эти наблюдения справедливы или для одного и того же годичного кольца (на разных уровнях), или же только для колец одинакового размера, так как увеличение или уменьшение ширины годичного кольца сильнейшим образом отражается на количестве сосудов и их группировке.

В характере «рисунка» поперечного среза, т. е. в специфическом для многих древесных пород расположении сосудов на протяжении годичного слоя, с возрастом и с высотой, как будто, существенных изменений не происходит. Из собранных нами многочисленных наблюдений над древесиной кавказских пород (Яценко-Хмелевский 1931 in MS), приведем таблицу, иллюстрирующую число одиночных сосудов и сосудов, соединенных в цепочки различной длины, характеризующие древесину клена величественного *Acer velutinum* в годичных кольцах различного возраста (таблица 1).

Соотношение некоторых элементов, напротив, может меняться по обоим направлениям осей дерева. Так, у восточного бука (Яценко-Хмелевский 1932 in MS) число трахеид (хорошо отличимых на маце-

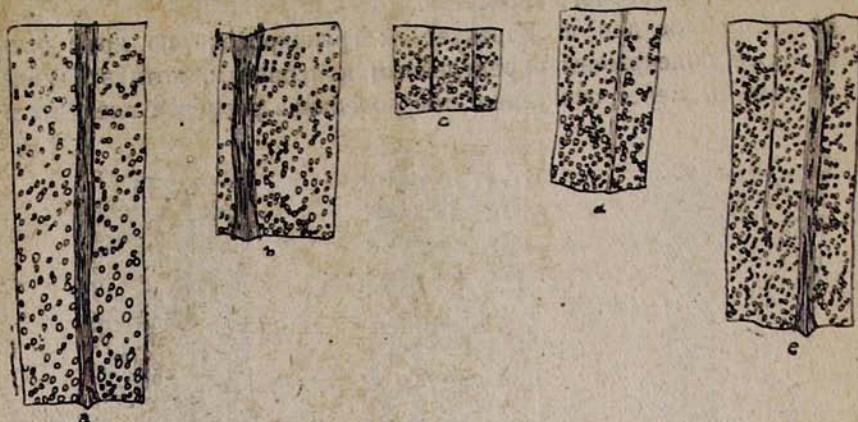


Рис. 2. Схематическое изображение поперечных срезов пяти годичных колец восточного бука одного возраста на различных уровнях ствола: *a*) у шейки пня, *b*) на высоте 5,6 м, *c*) на высоте 13,6 м, *d*) на высоте 19,6 м, *e*) на высоте 21,6 м,
(по Яценко-Хмелевскому 1932 *in MS*)

рированном материале от волокон либриформа, составляющих основу древесины у этой породы) в молодой древесине довольно значительно, с возрастом же количество их уменьшается, представляя таким образом, пример, обратный тому, который мы наблюдали с сосудами. По высоте ствола число трахеид, начиная с шейки пня, уменьшается, достигает минимума на высоте 16—20 метров, после чего количество их снова увеличивается.

Таблица 1

Число одиночных сосудов и сосудов, собранных в цепочки различной длины (в % к общему числу сосудов) у *Acer velutinum* Boiss. (по Яценко-Хмелевскому 1931 *in MS*)

	Одиночные сосуды	Сосуды в цепочках		
		По два сосуда	По три сосуда	Четыре сосуда и больше
5 лет	44,7	26,1	14,8	14,4
15 лет	39,5	27,4	14,1	0,0
20 лет	37,4	27,3	20,2	14,9
30 лет	39,7	25,5	19,1	1,6
50 лет	38,5	31,2	14,1	16,7

Величина и количество лучей также подвержены определенным колебаниям, хотя колебания эти обнаруживают значительно меньшую закономерность. Исследования в этом направлении проводились неоднократно (Essner 1882; Zache 1886; Geiger 1915; Myer 1922; Shimakura 1936; Stamm 1931; Brem 1936 и многие другие), но получить отчетливых «пра-

вил», подобно изложенным выше «правилам» Санио—Шульце исследователям не удалось. По данным Цахе (Zache 1886) у многих пород наблюдается уменьшение абсолютного числа лучей (на единицу длины линейки установленной перпендикулярно лучам) по направлению от центра к периферии (*Prunus avium*, некоторые виды кленов), у других (*Prunus padus*, *Castanea sativa*), напротив, максимум лучей отмечен во внешних кольцах. По этому же автору, отношение однорядных лучей к многорядным у некоторых пород (*Prunus avium*, *Carpinus betulus*, *Gymnocladus canadense*) остается одинаковым во всех годичных кольцах, у других (*Acer campestre*, *Sorbus intermedia*, *Acacia melanoxylon*) однорядные лучи относительно уменьшаются в числе с возрастом, наконец, у третьих (*Acer platanoides*, *Betula sp. div.*, *Acer tataricum*), относительное количество однорядных лучей возрастает от центра к периферии.

Таблица 2

Число лучей на 5 мм в центральных и периферийных слоях древесины стволов бука восточного из различных районов Закавказья (по Яценко-Хмелевскому 1932, *in MS*)

Район	Место образца	Всего лучей	Из них			
			Одно- рядных	Двух-трех- рядных	Четыре- пятирядных	Большой рядности
Кировакан	Центр	37	15	8	13	1
	Периферия	41	19	18	3	1
Кировакан	Центр	41	20	15	3	3
	Периферия	40	16	17	5	2
Колхиды	Центр	32	14	11	3	4
	Периферия	39	10	12	14	3
Сванетия	Центр	36	16	11	8	1
	Периферия	47	18	22	5	2
Бакуриани	Центр	38	19	9	7	3
	Периферия	46	20	16	9	1
Бакуриани	Центр	42	23	5	12	2
	Периферия	40	16	8	12	4

Наши наблюдения, приведенные как на т. н. «ценных породах» Закавказья (Яценко-Хмелевский 1931 *in MS*), так и над древесиной восточного бука (Яценко-Хмелевский 1932 *in MS*) также показали отсутствие строгой закономерности в этом отношении и относительно небольшой размах вариации. Приведенная здесь таблица 2-я показывает число лучей различной рядности на 5 мм у восточного бука

(число лучей на 5 мм линейки является своего рода стандартом в немецком древесиноведении еще со временем Нердлингера, 1868. Для сравнения наших данных с многочисленными данными немецких исследователей прошлого столетия, мы сохраняем здесь этот размер линейки).

Как усматривается из таблицы, получающиеся цифровые данные показывают столь значительный разнобой, что даже нет возможности утверждать, что общее число лучей у бука увеличивается с возрастом, хотя это представляется более частым случаем у шести исследованных деревьев. Абсолютный размах вариирования также не велик и, вероятно, не выходит за пределы отклонений от средних.

Таблица 3

Число лучей на 5 мм в центральных и периферийных слоях древесины стволов некоторых кавказских древесных пород (по Яценко-Хмелевскому 1932, *in MS*)

Порода	Место образца	Всего лучей	Из них			
			Одно- рядных	Двух и трех- рядных	Четырех и пяти- рядных	Большей рядности
<i>Acer velutinum</i>	5 лет	37	21	7	6	3
	15 "	35	23	4	6	2
	20 "	36	17	6	9	4
	30 "	35	21	4	4	6
	50 "	31	17	3	1	11
<i>Parrotia persica</i>	Центр	56	15	41	—	—
	Периферия	58	6	52	—	—
<i>Pyrus communis</i>	Центр	56	12	44	—	—
	Периферия	55	17	38	—	—
<i>Malus orientalis</i>	Центр	63	4	59	—	—
	Периферия	61	10	51	—	—
<i>Prunus avium</i>	Центр	35	11	4*)	20**) —	—
	Периферия	36	12	—	24**) —	—
<i>Crataegus</i> sp.	Центр	48	17	31	—	—
	Периферия	57	21	36	—	—

*) Только двурядные.

**) 3—4 рядные.

К аналогичным результатам можно притти рассматривая и таблицу 3-ю, в которой приведены аналогичные данные для шести различных древесных пород, исследованных нами в свое время.

Таким образом, в распределении и количестве лучей не наблюдается тех отчетливо выраженных закономерностей, которые выявляются при исследовании длины волокон и сосудов и, в несколько меньшей степени, в диаметре этих элементов.

Как показывают приведенные выше данные, число лучей и соотношения лучей различной рядности остаются по двум осям дерева более или менее постоянными, варируя в некоторых, относительно небольших пределах.

Все изложенное выше относилось к вариациям в величине и количестве элементов древесины по двум осям ствола, т. е. ко второму и третьему типу вариаций, установленных Рендлем и Клэрком.

Рассмотрим теперь с некоторой подробностью имеющиеся в нашем распоряжении данные о вариациях в размерах первого типа, отмечаемых в отдельном небольшом куске древесины и связанных не с онтогенезом дерева, а с онтогенезом его отдельных клеток.

В последнее время, в Имперском Лесном Институте (Англия Оксфорд), Чок и Чаттуэй (*Chalk and Chattoeay 1934*) довольно подробно разработали вопрос о порядке измерений длины членников сосудов. Данные полученные ими на основе изучения богатых коллекций Института, представляют безусловный, интерес. В практике научно-иссле-

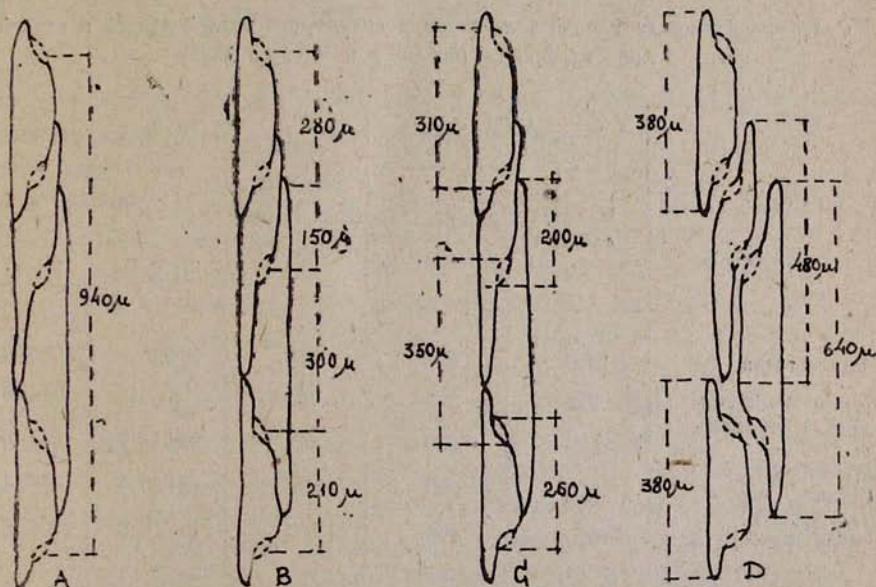


Рис. 3. Различные способы измерения длины членников сосудов (по Чоку и Чаттуэй 1934). Объяснение в тексте

довательских лабораторий, изучающих древесину, установлено три способа измерений членников сосудов: 1. Измерение средней длины тела

членика сосуда, при котором измерения производятся от середины верхней перфорации до середины нижней перфорации этого же членика сосуда или второго, третьего и т. д. членика того же вертикального ряда (см. рис. 3-ий А и В). В этом последнем случае, полученное число соответственно делится на общее число члеников;

2. Измерение полной длины тела членика сосуда, при котором, измерение производится от верхнего конца верхней перфорации до нижнего конца нижней перфорации (рис. 3С) и, наконец;

3. Измерение полной длины всего сосуда, включая окончание так называемого «клюва» или «клювика» (рис. 3D)*).

Преимущество первого способа заключается в том, что с его помощью можно производить измерения на тангенциальном срезе, избегая сложной и кропотливой возни с мацерацией древесины, при чем измерять можно сразу несколько (иногда до 10) сосудов. Это обстоятельство значительно способствовало популярности этого способа измерений и многие цифровые данные, имеющиеся в литературе по систематической анатомии древесины получены именно так. Измерения вторым способом на срезах производить гораздо сложнее и обычно эти измерения осуществляются на мацерированном материале. Третий способ может быть применен только при наличии препаратов мацерированной древесины. Естественно, что абсолютное значение цифр при этом будет различно, меньше всего при первом способе и больше всего при послед-

Таблица 4

Соотношение между длиной тела членика сосуда, его полной длиной и длиной тяжа паренхимы (по Чоку и Чаттуей 1934)

Породы	Членики сосудов		Тяж па- ренхимы Общ. длина в микр. (с)	Разность средних и их стандартные ошибки**)	
	Полная длина в микр. (а)	Длина тела в микр. (в)		(а) и (с)	(в) и (с)
Cassine crocea	1006	828	1016	10±36,9	188±36,5
Cocculus laurifolius	333	294	328	5±8,3	34±8,5
Faurea Maenaught- onii	499	390	473	26±17,7	83±19,3
Platalophus trilo- biatus	974	799	934	40±38,1	136±31,6
Pterocelastrus tricuspidatus	605	475	595	10±16,6	120±16,0

*) Следует здесь отметить, что приведенные выше наши измерения сделаны именно по этому способу.

**) Имеет значение та разность, которая не менее чем в три раза превышает стандартную ошибку: так $188\pm36,5$ указывает на значительную разность, а $10\pm36,9$ показывает, что разность является случайной.

нем. Однако, при сравнительных исследованиях, абсолютное значение цифр представляет второстепенный интерес и главное внимание обращается на получение сравнительных данных. Специальное сравнение результатов измерений по всем трем способам привело указанных выше авторов, к несколько неожиданному выводу, что измерения только одного тела членика сосуда, без его окончаний («клюзов») подвержены в одном и том же образце значительно большим колебаниям, чем измерения всего членика сосуда, как это усматривается из рис. 4-го. Это объясняется, повидимому, тем обстоятельством, что полная длина членика сосуда соответствует длине инициальной камбиональной клетки и клювики сосуда обязаны своим происхождением давлению со стороны

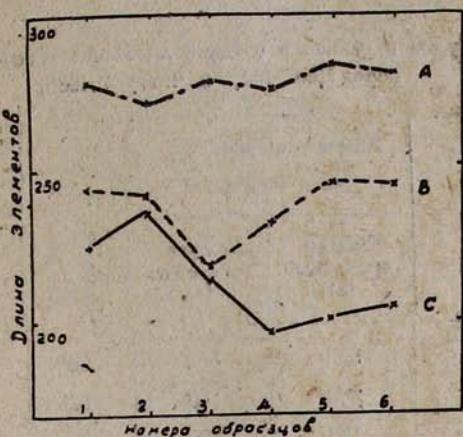


Рис. 4. Колебания в длине члеников сосудов при различных способах измерения: А—полная длина всего членика, В—полная длина тела членика, С—средняя длина тела членика (по Чоку и Чаттуэй 1934)

ны прилегающих волокон, но не скользящему росту, как это можно было бы предполагать. Параллельные измерения члеников сосудов и тяжей паренхимных клеток, которые, как можно думать, почти не увеличиваются в длине после их вычленения камбиальным слоем, подтвердили это предположение. В таблице 4-ой приведены данные, показывающие что существует довольно строгая зависимость между длиной тяжа паренхимных клеток и общей длиной членика сосуда. Таким образом выясняется, что значительные вариации в длине члеников сосудов, установленные многими измерениями (в одном образце) являются лишь кажущимися, зависят от случайностей в онтогенезе данных члеников сосудов и при применении более точных методов исследования, оказываются не соответствующими действительности.

Эти данные, естественно, относятся к рассеяно-сосудистым древесинам, у которых, как мы видели, длина сосудов почти не меняется на протяжении годичного слоя. Иначе дело обстоит у кольцесосудистых растений, у которых имеется резкая разница в длине члеников сосудов

в ранней древесине (в кольце просветов) и в поздней древесине. Величина этих различий показана в таблице 5-ой, заимствованной из другой работы Чока и Чаттуэй (*Chalk and Chattoaway 1935*), в которой изученные древесины расположены в порядке убывающих различий в длине между ранними сосудами и поздними. Наблюдения этих двух авторов привели их к заключению, что уменьшение длины сосудов ранней древесины связано с укорочением сосудов этого типа на первых стадиях их онтогенеза.

Если размеры членников сосудов в рассеяно-сосудистых древесинах тесно связаны с размерами инициальных клеток, то колебания в длине членников сосудов в одном образце должны быть связаны с колеба-

Таблица 5

{Длина членников сосудов в ранней и поздней древесине некоторых кольцесосудистых пород (по Чоку и Чаттуэй 1935)}

Породы	Длина членника сосуда в микронах		Разность средних (a—b) (c)	Стандартная ошибка разности средних (d)	Средний диаметр сосудов в кольце просветов (e)
	Ранняя древесина (a)	Поздняя древесина (b)			
<i>Castanea sativa</i>	356	582	-226	19,1	280
<i>Quercus robur</i>	389	560	-141	11,4	297
<i>Pawlownia tomentosa</i>	173	329	-156	9,4	235
<i>Quercus robur</i>	466	592	-126	14,3	310
<i>Ailanthus altissima</i>	227	352	-125	9,0	236
<i>Ulmus campestris</i>	243	344	-101	7,7	270
<i>Morus alba</i>	281	374	-93	10,3	202
<i>Fraxinus americana</i>	278	346	-68	8,1	289
<i>Gleditschia japonica</i>	159	218	-59	15,1	179
<i>Ulmus procera</i>	226	276	-50	6,6	219
<i>Fraxinus excelsior</i>	280	271	-41	6,8	174
<i>Zelkova keaki</i>	205	244	-39	8,3	293
<i>Maackia amurensis</i>	154	178	-24	9,3	175

ниями в размере инициальных клеток. Так как для определенного участка ствола размеры веретеновидных инициальных клеток более или менее постоянны, а деление их осуществляется, как это показал, для неярусных древесин, Нэф (*Neef 1920*), путем появления поперечных перегородок, то логично предположить, что самые короткие членники сосудов не могут быть короче чем половина длины самых длинных членников (подчеркнем еще раз, если это необходимо, что здесь, и вы-

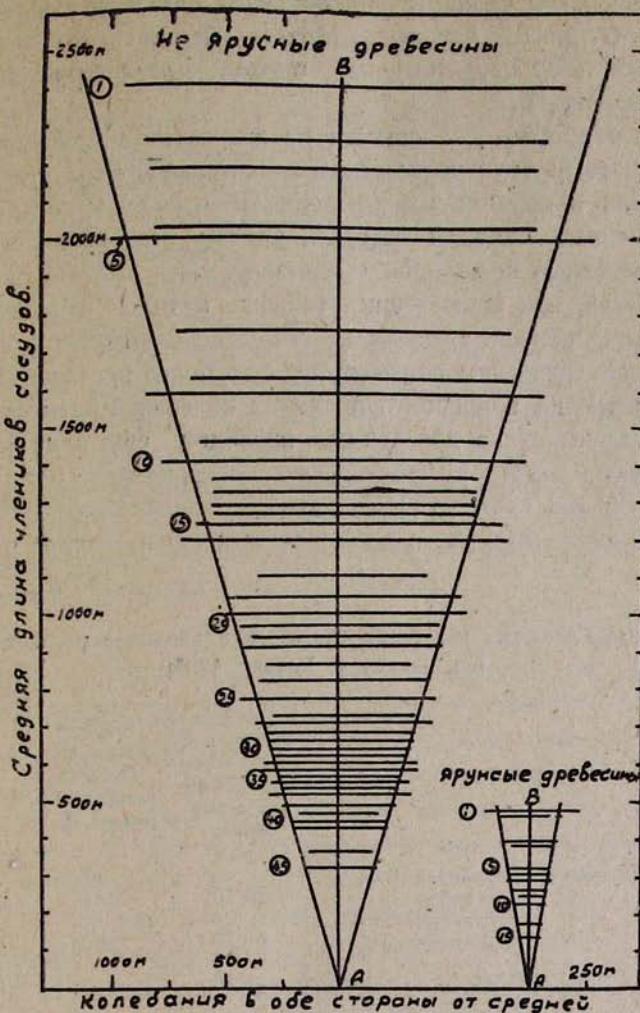


Рис. 5. Ожидаемый и наблюденный предел колебаний в длине членников сосудов у различных древесных пород (по Чоку и Чаттуэй 1935)

ше речь идет о длине членников сосудов в одном образце древесины, не в дереве в целом). В ярусных древесинах, размах вариирования должен быть еще меньше, так как образование клеток из камбия здесь происходит путем радиальных продольных делений (Bailey 1920). Эти соображения, развитые Чоком и Чаттуэй, нашли себе полное подтверждение в произведенных ими измерениях. На рис. 5-ом изображено соотношение между средней длиной членников сосудов и размахом колебаний этой величины для 43 неярусных и 12 ярусных древесин. Коэффициент вариации, на основании изложенных выше соображений, был подсчитан для каждого из образцов и найден примерно равным: для всех ярусных (0,111) и неярусных (1,88) древесин. Подсчитанный

на основании этого коэффициента, ожидаемый предел колебаний для каждой древесины, обозначен на рисунке двумя расходящимися из одной точки (A или B) линиями. Можно убедиться, что за немногими исключениями, этот теоретический предел удовлетворительно совпадает с наблюденным.

Мы так подробно остановились на результатах исследований Чока и Чаттуэй, потому что эти работы в значительной мере уточняют наши представления о порядке вариирования в отдельном куске древесины размеров членников сосудов, которые, вообще говоря, показывают наиболее значительные колебания в величине. Как известует из изложенного материала, при применении точных методов измерений, размах этих колебаний относительно не велик. Длина волокон в каждом отдельном куске древесины оказывается еще более постоянной. В заключение рассмотрения вопроса о пределах колебаний размеров клеток в одном небольшом куске древесины, приведем еще одну таблицу, заимствованную из другой работы уже цитированных нами Рэндла и Клэрка (*Rendle and Clarke 1934a*), дающую вариационно-статистические показатели для колебаний в размерах волокон и сосудов в некоторых

Таблица 6

Пределы вариирования некоторых признаков в древесине различных пород
(по Рэндлу и Клэрку 1934а)

Породы	Признаки		Количество образцов и количество измерений в каждом образце	Стандарт. отклонен. (S.D.) в каждом образце (S)	$\frac{S}{\sqrt{n}}$	S_d	Средний S_m	$\frac{S_m}{S}$
<i>Fraxinus excelsior</i>	Сосуды	Радиальный диаметр	20/100	44,5	4,5	17,6	3,9	
		Тангентальн. диаметр	20/100	36,0	3,6	17,0	4,7	
	Волокна	Длина	18/100	0,12	0,012	0,06	5,0	
<i>Khaya anthotheca</i>	Сосуды	Радиальный диаметр	28/100	40,0	4,0	32,0	8,0	
		Тангентальн. диаметр	23/100	28,0	2,8	24,0	8,6	
	Волокна	Длина	14/100	0,20	0,02	0,09	4,5	
<i>Mora excelsa</i>	Сосуды	Радиальный диаметр	12/25	34,0	6,8	25,0	3,7	
		Тангентальн. диаметр	12/25	26,0	5,2	23,0	4,4	
	Волокна	Длина	12/25	0,14	0,028	0,055	5,1	
<i>Virola merendonis</i>	Сосуды	Радиальный диаметр	8/50	30,0	4,2	4,8	1,0	
		Тангентальн. диаметр	8/05	24,5	3,5	6,8	1,9	

древесинах (таблица 6). В таблице обратим внимание на меньший размах колебаний тангенциального диаметра сосудов по сравнению с радиальным диаметром, который был отмечен Дэшем (*Desch* 1932) и о котором мы говорили выше.

Варирирование в одном куске древесины других количественных признаков строения древесины—числа и соотношений лучей, количества сосудов и т. д. оказывается также небольшим и пределы этого варирирования легко фиксируются просмотром (и, в случае необходимости, промерами) этих признаков на нескольких срезах.

Приведенный в настоящем параграфе обильный цифровой материал, нам кажется с достаточной убедительностью показывает, что хотя размер клеточных отдельностей слагающих древесину, в каждом отдельном дереве подвержен значительным колебаниям, эти колебания подчинены определенным закономерностям. Безусловно, установленные закономерности вносят известные ограничения в наши возможности идентифицировать ту или иную древесину на основе количественных признаков. Однако, они позволяют также, как мы увидим ниже, строить определенные заключения, имеющие первостепенное систематическое и даже филогенетическое значение.

«Норма реакции» древесины на изменение внешних условий

Все вариации в размерах элементов древесины, описанные в предыдущем параграфе, относятся, как это неоднократно нами подчеркивалось, к вариациям, встречающимся в одном и том же дереве, на различных участках его ствола. Конечно, дерево, в течение тех десятилетий или даже столетий, которыми измеряется его жизнь, не находится всегда в одинаковых условиях. Развиваясь сначала в виде подлеска, затемненного окружающими взрослыми деревьями, с неизначительной корневой системой, древесное растение, постепенно, в жестокой борьбе за существование, пролагает себе путь к свету, выходит сначала во второй ярус и, наконец, завоевывает себе право на полноценное существование, если только не погибает в борьбе с более удачливыми соседями. Эта история дерева, отражение которой мы находим записанным в его годичных кольцах, также в известной степени накладывает свой отпечаток на строение его древесины. Но дерево может расти с самого начала своей жизни и до ее конца в различных условиях—на богатых и бедных почвах, в сомкнутом лесном насаждении и на опушке леса, наконец, в центре области распространения своего вида, где все физико-географические факторы благоприятствуют его произрастанию и на границе ареала, где неподходящие климатические условия жестко ограничивают его способность к росту и развитию. Кроме того, многие древесные породы обладают чрезвычайно широкой областью распространения, растут на территориях отделенных друг от друга сотнями, а иногда и тысячами километров. Все эти различия во внешних условиях существования, должны найти свое отражение в структуре древесины в виде отклонений от основного норм-

мального типа, свойственного дереву выросшему в максимально благоприятных физико-географических, почвенных и иных условиях. Размах, амплитуда этих колебаний обозначается нами как «норма реакции» древесины на окружающие условия. Задачей является установление пределов этой нормы и выяснение тех корректив, которые необходимо внести в наши представления о типичной структуре, характеризующей собой определенную древесную породу.

Вопрос о влиянии внешних условий на структуру древесины имеет длительную историю и обширную литературу. Выводы различных авторов часто противоречивы, иногда мало обоснованы и поэтому требуют критического отношения к себе.

Наиболее подробно исследован вопрос о влиянии факторов среды на внешний облик древесины, то, что англосаксы называют *gross anatomy*, а в литературе на русском языке принято обозначать термином «макроскопическая анатомия». Под этим термином объединяют те многочисленные признаки структуры древесины, видимые простым глазом, которые, в основном, слагаются из очертаний годичных колец, соотношения поздней и ранней древесины, характера лучей, рисунка сосудов и, в более редких случаях, рисунка паренхимы. Впрочем, большинство исследователей, с работами которых нам придется познакомиться ниже, уделяли преимущественное или даже исключительное внимание одному признаку — ширине годичного кольца, с которым, однако, коррелятивно связаны и некоторые другие черты строения древесины.

Поэтому, мы, в нашем изложении будем придерживаться следующего порядка — сначала рассмотрим влияние факторов среды на внешний облик древесины, затем изложим те данные, которые указывают уже на связь внешнего облика с микроскопическим строением и, наконец, приведем те материалы, которые относятся к влиянию внешних факторов непосредственно на микроскопическую анатомию. Как и выше, наряду с материалами почерпнутыми из литературы нами приводятся здесь и результаты некоторых наших собственных наблюдений над древесиной кавказских пород.

Связь между шириной годичного кольца и климатическими условиями года его образования настолько очевидна, что эта зависимость была отмечена еще очень давно. Во всяком случае, в дошедших до нас работах Леонардо-да-Винчи (XVI век) имеются определенные указания на соответствие между шириной годичного кольца и сухостью года (Мак Мэррик, *Mak Murick* 1937). Это же утверждение находится и в *Voyage en Italie* Монтеня, где, кроме того, как будто впервые высказано убеждение, что количество колец в стволе дерева указывает на число прожитых растением лет.

Впоследствии, аналогичные наблюдения были сделаны Линнеем, который объяснял узость годичных колец дуба, произраставшего в Северной Швеции, суровым климатом (*Linné* 1745). Один из сотрудников Линнея, Брукман (*Brookman* 1736) еще ранее установил, что бла-

гоприятная погода летом приводит к образованию широких годичных колец. В это же время, Руденшельд (*Rudenschöld* 1746) отметил различия в ширине годичных колец у древесных растений северной и южной Финляндии и подчеркнул значение климата, почвы и сомкнутости насаждения на прирост деревьев.

Таким образом, к началу прошлого столетия представлялось твердо установленным, что, в зависимости от климатических условий года и местности, годичные кольца могут быть уже или шире. Эти наблюдения, проведенные в середине XVIII-го столетия вышеперечисленными шведскими учеными, были в XIX-ом веке расширены и углублены трудами ряда немецких ботаников и лесоводов. Конечное обобщение эти работы получили у Роберта Гартига, который в ряде статей, опубликованных во второй половине XIX-го века (*R. Hartig* 1871, 1882, 1883, 1898) развил так называемую «теорию питания» (*Ehrnungstheorie*). Согласно этой теории, устанавливается, что удельный вес древесины находится в связи с плодородием почвы, испарением воды кроной и асимиляцией.

Гартиг утверждает, что анатомическая структура древесины обуславливается внешними условиями, что количество прироста зависит от общего количества листвы и от асимиляционной энергии листьев, которые в свою очередь зависят от качества почвы и температуры, в то время как удельный вес древесины зависит от отношения количества проводящей ткани к механической. Наибольшая транспирация в сравнении с образованием «вещества древесины» дает наибольшее количество пористой ткани и наиболее легкую древесину. Следовательно, самая тяжелая древесина образуется тогда, когда имеет место наибольшая асимиляция и нормальная транспирация.

Этой теории нельзя отказать в убедительности, однако, значительное количество факторов, которыми оперирует Гартиг и вызванная этим некоторая неопределенность конечных выводов, заставили многих исследователей более детально рассмотреть этот вопрос.

Количество работ в этой области достигает нескольких десятков и, вероятно, нет необходимости излагать их здесь более или менее подробно. Поэтому, мы коснемся только немногих исследований, проведенных за последние 5—10 лет, главным образом в СССР и США.

Отметим в первую очередь, что целая группа американских исследователей, возглавляемая мастером Мак Дугаллом из Института Карнеги, в вопросе влияния факторов внешней среды на строение древесины, преимущественное внимание уделяет роли воды (*Mac Dougall* 1936), главным образом в засушливых и полупустынных районах. Другие исследователи, напротив, подчеркивают значение иных факторов, влияющих на характер годичного прироста древесины.

Так, Савина (1939), Адамс (*Adams* 1935), Фритц (*Fritz* 1938), Лайон (*Lyon* 1938) установили, что расчистка насаждений от естественной гибели деревьев в процессе борьбы за существование или при правильном ведущихся рубках, способствует образованию широких годичных

колец. К этим же выводам пришел в свое время и Жилкин (1936), работавший в брянских сосновых лесах. Аналогичное ускорение роста и образование широких колец наблюдал Кин (Keen 1937) на площадях, где сокнутость насаждения уменьшалась вследствие прошедшего пожара. Влияние лесных пожаров на структуру древесины сосны было предметом детальных исследований Мелехова (1940). Он также наблюдал увеличение ширины годичных колец, при чем отметил в послепожарных кольцах изменения в структуре колец, характере трахеид и размещении смоляных ходов. Шатерникова (1929) исследовала вопрос о влиянии почвенной влаги на строение древесины. Коссович (1935) исследовала специальный вопрос об изменении анатомического строения на северной и южной стороне ствола, в свое время изучавшийся рядом авторов (напр. Kraus 1899). Задерживающее влияние на рост оказывают урожайные годы (Antevs 1925), сбрасывание листвы, как вызванное искусственно, с экспериментальными целями (Craighead 1940; Mac Dougal 1936, 1938), так и связанные с какимилибо внешними обстоятельствами, главным образом нападением насекомых (Andrews and Gill 1939 и ряд других). Этот последний фактор, может привести или к полной остановке роста или же к образованию т. н. «ложного кольца», т. е. появлению после нового образования листвы, второго в текущем году, годичного кольца. Впрочем, как установил еще в начале этого столетия Петерсен (Petersen 1904) тщательный анализ всегда устанавливает имеем ли мы дело с ложным годичным кольцом или с настоящим.

Естественно, что ширина годичного кольца для различных пород будет выражена в различных абсолютных цифрах, так как характер роста для большинства древесных растений является вполне специфическим признаком. Так, например, тополя, ивы, ольха и многие другие (особенно тропические и субтропические) породы в благоприятных условиях образуют годичные кольца в 2—3 и более сантиметров, в то время как самшит, кизил и некоторые другие древесные породы, в любых условиях образуют узкие кольца, шириной всего в несколько мм. В этих случаях, об увеличении или уменьшении годичного кольца можно говорить только исходя из «нормальной» для данной породы ширины годичного кольца. Именно с этой шириной кольца связана типичная для данного вида структура древесины.

Количество отдельных факторов (температура, ветер и т. д.) изученных в их влиянии на рост дерева и образование древесины, достаточно велико. Все эти исследования дополняют и уточняют высказанные Гартигом положения, не внося в них, по сути дела, ничего нового.

Основной особенностью всех этих факторов в их влиянии на древесину является отсутствие специфичности, т. е., например, реакция дерева на засушливый год ничем не отличается от реакции его, скажем, на поражение насекомыми (Glock 1941) (кроме, разумеется, тех крайних случаев, о которых мы говорили и которые приводят на некоторое время к полной остановке роста). Таким образом и по сегодняшний

день в силе остается достаточно неопределенное утверждение, что «благоприятные условия» благоприятствуют росту, а «неблагоприятные» его задерживают, что, в конце концов представляет собой довольно плоскую тавтологию.

В последние годы вопрос о реакции древесины на внешние условия вызвал обширную литературу и возбудил оживленные дискуссии в связи с применением анализа годичных колец к вопросам геохронологии и установлению климатических циклов. В чередовании узких и широких колец многолетних деревьев, многие авторы хотели видеть отражение изменений в климате тех или иных областей, иногда очень обширных. Особенно распространение эти работы получили в США и в Швеции. Не вдаваясь в детали этого вопроса, целиком выходящего за пределы интересующей нас темы, отметим, что, повидимому, делаемые заключения обладают достаточной достоверностью, так как многочисленные анализы многих десятков деревьев, растущих на значительных расстояниях друг от друга, обычно показывают удивительное совпадение в чередовании широких и узких слоев, которое не может быть объяснено действием большинства из частных учитываемых факторов, имеющих, как правило, узколокальное значение, но должно быть приписано именно климатическим влияниям. Естественно, что этот метод особенно показателен для засушливых и полупустынных районов, где реакция растения на изменения климата особенно отчетлива. (*Glock* 1941). Во всяком случае, интересу, который был проявлен к вопросам «биохронологии» мы обязаны появлением значительного количества работ, небольшая часть которых упомянута нами выше и которые уточнили понятие «благоприятствующих факторов».

Все изложенное нами на предыдущих страницах относится к влиянию внешней среды, главным образом на один признак древесины — ширину годичного ее кольца.

Вопрос о связи между шириной годичного кольца (степенью угнетения, как обычно говорят в лесоводстве) и его анатомическим строением, также был предметом многочисленных исследований. Уже в прошлом столетии, работы немецких и австрийских лесоводов показали, что существует вполне определенная реакция древесины на угнетение (каким бы фактором это угнетение не вызывалось). Было установлено, что древесина хвойных резко отличается в этом отношении от древесины лиственных. У хвойных (*Cieslar* 1881) широкое годичное кольцо, как правило, показывает значительное преобладание ранней древесины над летней, в то время как угнетенные кольца состоят преимущественно из поздней древесины и, тем самым, отличаются более высоким удельным весом. В последнее время, вопрос о зависимости ширины поздней древесины от общей ширины годичного кольца у ряда хвойных пород обстоятельно изучался Мелеховым и его сотрудниками (Мелехов 1932, 1934, 1934а, Мелехов и Стрекаловский 1934, Стрекаловский 1939). Установленные им закономерности оказались довольно сложными, при чем

выяснилось, что абсолютная ширина поздней древесины может увеличиваться с увеличением ширины годичного слоя. У лиственных, напротив, узкие кольца характеризуются значительно большим относительным количеством сосудов и, следовательно, меньшим удельным весом, чем древесина с широкими кольцами.

Эти выводы, постоянно подтверждаемые практикой, были сравнительно недавно проверены на большом материале Паулом (Paul 1930), в США, в известной Мэдисонской лаборатории исследования лесных продуктов. Целью этой работы являлась выработка тех правил лесокультуры и ухода за искусственными лесными насаждениями, которые обеспечили бы требуемые качества древесины, в значительной мере зависящие именно от соотношения площади занимаемой сосудами к площасти сечения механических элементов.

В результате своих наблюдений Паул пришел к выводу, что для лиственных пород ширина годичного кольца является мерилом удельного веса, причем, чем больше ширина, тем больше удельный вес и зависимость эта ярче у кольцесосудистых и менее резка, но тем че менее вполне определена у рассеяннососудистых. При этом, у кольцесосудистых древесных пород, в узком годичном кольце образуется только кольцо просветов, при почти полном отсутствии поздней древесины. Для хвойных закономерность эта выражена значительно менее отчетливо. Все же, у этих растений, в противоположность лиственным породам, как правило, узкие годичные кольца дают древесину с большим удельным весом и, следовательно, с большим количеством поздней древесины.

Некоторые данные имеются также и об изменении в длине элементов в результате угнетения. Так, Джерри (Gerry, 1915) и Ли и Смит (Lee and Smith 1916) пришли к выводу, что широкие годичные кольца хвойных связаны с более короткими трахеидами. Мак Миллан (Mac Millan 1925) работавший с красной елью (*Picea rubra*) и Мелл (Mell 1910), исследовавший древесину черного ореха (*Juglans nigra*) утверждают, напротив, что угнетение связано с укорочением элементов. То, что ранение ствола вызывает резкое уменьшение длины элементов, было установлено Бэйли и Таппером (1918) для целого ряда лиственных и хвойных пород. Коссович в уже цитированной работе (1935) показала, что на южной стороне ствола сосны, первые тридцать лет трахеиды шире, чем на северной стороне. Она вполне справедливо связывает это с наличием на молодых стволах тонкой коры, недостаточно защищающей дерево от неблагоприятных метеорологических влияний.

Что же касается всех остальных признаков строения древесины, как например, характера перфораций и поровости сосудов, состава лубей и т. д., то повидимому никаких изменений в них в связи с угнетением дерева никем отмечено не было.

Наши исследования по «экологической анатомии» древесины имели в качестве объекта древесину восточного бука (Яценко-Хмелевский, 1932 *in MS*, 1946). Нами были исследованы образцы древесины *Fagus*

orientalis из различных районов Закавказья: Ленкорани, Кировакана, Ахмети, Колхиды, Сванетии, Чаквы и, кроме того, 62 дерева срубленых в одном насаждении в Бакуриани.

Хотя районы, из которых были получены образцы, значительно отличаются друг от друга высотой над уровнем моря, условиями климата и почвы, тем не менее, нам, в полном согласии со всеми ранее (и позднее) работавшими авторами, не удалось найти каких-либо специфических отличий в строении древесины для определенного типа местообитания. Все широкие годичные кольца были схожи друг с другом.

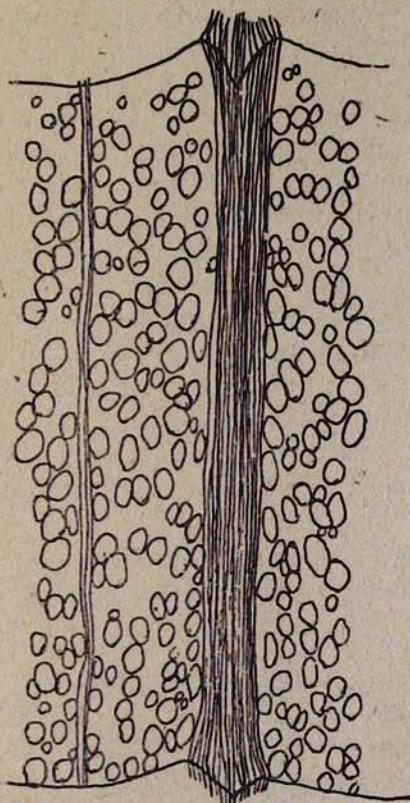


Рис. 6. «Среднее» по ширине годичное кольцо восточного бука с типичным соотношением сосудов к остальным элементам древесины
(по Яценко-Хмелевскому 1932 *in MS*)

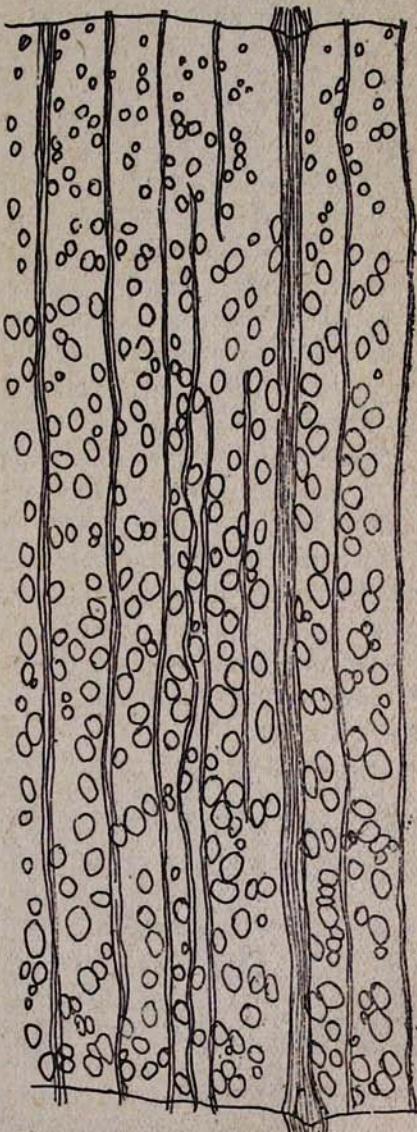


Рис. 7. Широкое годичное кольцо восточного бука. Относительное уменьшение площади, занимаемой сосудами (по Яценко-Хмелевскому 1932 *in MS*)

гом, также как и большинство узких годичных колец, вне зависимости от того, какому фактору следовало приписать угнетение.

На рис. 6 схематически изображен разрез «среднего» по ширине годичного кольца восточного бука. Этот тип кольца наличествует во всех образцах, где имеются средние для бука годичные кольца (ширина 0,5—0,8 см). Рис. 7 изображает при том же увеличении широкое годичное кольцо, образовавшееся при особо благоприятном сочетании факторов роста. Рисунок вполне отчетливо показывает относительное уменьшение площади занимаемой сосудами и, следовательно, вполне согласуется с теми положениями, которые существуют в литературе и которые были приведены выше.

Строение узкого (угнетенного) годичного кольца, однако, показывает меньшее однообразие. Действительно, в соответствии с утверждением большинства авторов значительное большинство узких годичных колец характеризуется преобладанием ранней древесины.

В этих кольцах, сосуды составляют 70—80% площади всего кольца, участки механической ткани между ними сведены к минимуму, а поздняя древесина ограничивается терминальной древесиной, занимающей не более одной десятой площади кольца. Это, так сказать, нормальный тип реагирования древесины на угнетение, независимо от того, чем оно вызывается. Подобный тип узкого кольца (рис. 8) встречен нами во всех исследованных районах, почти во всех деревьях, как в тех случаях, когда ствол в целом характеризовался хорошим ростом и узкие кольца встречались крайне редко, сигнализируя о случайных бедствиях постигших дерево на определенном периоде его жизни (болезни, особо неблагоприятные в метеорологическом отношении годы и т. д.) и затем успешно преодоленных, так и в тех стволовах, росших в исключительно неблагоприятных условиях, где встречались исключительно узкие кольца или последние преобладали.

Однако, в некоторых случаях, узкие кольца не показывали обычной структуры, но имели довольно мощную механическую ткань и

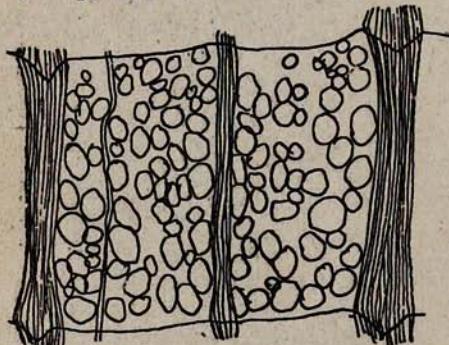
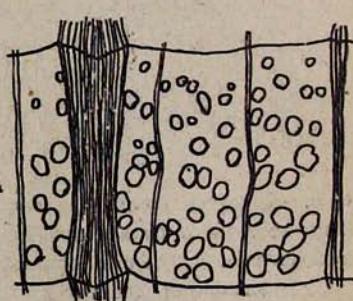


Рис. 8. Узкое годичное кольцо восточного бука. Относительное увеличение площади сосудов (по Яценко-Хмелевскому 1932 *in MS*)

Рис. 9. Узкое годичное кольцо восточного бука. «Аномальный» тип реагирования. Отсутствие относительного увеличения площади сосудов (по Яценко-Хмелевскому 1932 *in MS*)



сильно развитую позднюю древесину, занимавшую до половины площади годичного кольца (рис. 9).

Безусловно, такой «аномальный» тип реагирования годичного кольца встречался нами крайне редко, при чем он не был связан с каким либо определенным фактором угнетения. Кольца этого типа были отмечены нами в некоторых образцах из Бакуриани, исследованных особенно подробно (были изучены образцы из 62 деревьев), при чем, что особенно любопытно, «аномальный» тип реагирования был связан с некоторыми определенными деревьями, в которых узкие кольца, отделенные друг от друга десятилетиями, всегда показывали одну и ту же схему строения, изображенную на рис. 9. Другие деревья из этого же района, росшие в аналогичных условиях, имели всегда иной, обычный тип узкого годичного кольца. Нам не удалось в нашей работе дать объяснение этому явлению. Следует отметить, что характер реагирования годичных колец на угнетение зависит в значительной мере от их возраста. «Классические» угнетенные годичные кольца, с выпавшей поздней древесиной, свойственны только взрослым (50—100 лет) деревьям, развившим (как мы об этом говорили выше, в предыдущем параграфе) мощную сосудистую систему. Для годичных колец молодого дерева или центральных колец взрослого ствола, характерен как раз «аномальный» тип реагирования; так во всех молодых угнетенных годичных кольцах образцов из Ленкорани, Сванетии, Кировакана и Колхида (различные условия произрастания) поздняя древесина составляла от половины до трети кольца.

Все же представляется, что отмеченные факты не противоречат высказанным в литературе положениям. «Нормальный» тип реагирования годичного кольца на угнетение оказывается наиболее часто встречающимся и все выводы лесоводственного и технического характера должны строиться именно на реакции этого типа. Однако, сечение водопроводящих путей в стволе древесного растения, столь тесно связано с его основными физиологическими отправлениями—транспирацией и поступлением минеральных веществ, что не представляется неожиданным существование в жизни дерева комбинаций, при которых обычный тип реакции оказывается бесполезным. В наиболее часто встречающихся типах угнетенного кольца, сочетанных с увеличением относительной площади сосудов, очевидна физиологическая целесообразность реакции, приводящая к сохранению общего сечения водопроводящих путей, необходимого для снабжения кроны водой, при уменьшении прироста. Возможны, однако, комбинации физиологических требований кроны и корневой системы, в которых это сохранение «нормальной» площади сосудов, при «ненормальном» приросте, оказывается излишним. В этих случаях камбий откладывает обычное количество сосудов и мы имеем «аномальный» тип реакции. В чем заключаются эти комбинации, представляется в значительной мере неясным, также как неясным является и тот механизм, при помощи которого устанавливаются столь чуткие связи между деятельностью камбия и

потребностями кроны в водопроводящей системе. Вопросы эти остаются открытыми для будущих исследований. Отметим, однако, наиболее важный для нас вывод, что изменения в строении древесины под влиянием факторов среды, разыгрываются только в области количественных соотношений между водопроводящей тканью—сосудами и механическими элементами. Во всяком случае, нами в нашем исследовании, также как и другими авторами, о чем мы уже говорили, ни разу никаких отличий между образцами из разных районов в характере перфораций и поровости сосудов, составе и рядности лучей, расположении паренхимы и т. д. отмечено не было. Как бы глубок не был отпечаток, который накладывает на рисунок древесины на поперечном срезе изменение в количестве сосудов, все же, при неизменности всех остальных признаков строения, в целом он почти не влияет на общую характеристику определенной породы.

При этом нужно указать, что характер расположения сосудов (сосуды одиночные, в кольце просветов, в цепочках, в группах и т. д.) почти не меняется от угнетения. Приведем здесь из нашей другой работы (Яценко-Хмелевский, 1931 *in MS*) цифровые данные, характеризующие распределение сосудов в широком и узком годичном кольце клена величественного (*Acer velutinum*) отличающегося, как мы уже видели в одном из предыдущих параграфов, расположением сосудов в длинных цепочках (таблица 7).

Таблица 7

Число одиночных сосудов и сосудов, собранных в цепочки различной длины (в % к общему числу сосудов) *Acer velutinum* (по Яценко-Хмелевскому, 1931 *in MS*)

	Одиночные сосуды	Сосуды в цепочках		
		По два сосуда	По три сосуда	Четыре со- суда и больше
Широкое годичное кольцо . . .	43,3	28,3	15,3	12,8
Узкое годичное кольцо . . .	29,0	29,0	17,4	24,6

Что же касается влияния угнетения на длину элементов, то в этом отношении наши данные, расходясь с данными цитированных выше американских исследователей, скорее подтверждают данные Санио об отсутствии влияния ширины годичного кольца на длину волокна (см. предыдущий параграф). В наших измерениях двух участков одного и того же годичного кольца (40-летнего возраста), одного, вследствие эксцентричного развития, узкослойного, другого, широкослойного, показали, что в обоих участках длина волокон либриформа и трахеид одинакова, хотя длина членников сосудов резко уменьшается в угнетенном участке. Возможно, впрочем, что здесь мы имеем дело также с различными типами реагирования камбия на угнетение и общее правило может быть высказано только после исследования очень обширного материала.

До сих пор мы рассматривали норму реакции древесины на изменения внешних условий в пределах относительно узких ареалов определенной древесной породы. Для нашей темы важно также установить наличие изменений в древесине одной древесной породы в различных отдаленных друг от друга географических районах. В этом отношении, мы имеем интересное исследование калифорнийского анатома Ирмы Уеббер (*Irma Webber* 1934). Ею была исследована древесина *Hibiscus tiliaceus* (*Paritum tiliaceum*), небольшого дерева, растущего на морских берегах и реках, по которым подымается прилив (*tidal rivers*) по всей тропической области земного шара—Америки, Азии, Африки и Австралии. Ознакомление с описаниями этой древесины из различных областей (тропической Америки—Рикорд и Мелл, *Record and Mell* 1924; Самоа—Бургерштейн, *Bürgerstein* 1909; Формозы—Канехира, *Kanekira* 1921; Индо-Малакки, Фоксворси, *Foxworth* 1909; Индо-Китая—Шевалье, *Chevalier*, 1918; Индии—Гэмбл, *Gamble* 1922; Африки—Сим *Sim*, 1907 и некоторые другие) показало, что в этих описаниях существует некоторая несогласованность, которую вероятнее всего можно было приписать именно широкому географическому распространению этой породы. Для выяснения этого вопроса, Уеббер было исследовано 17 образцов древесины из Кубы, Порто-Рико, Британского Гондураса, Панамы, Перу, Новой Кaledонии, Филиппин и Формозы и дано ее детальное анатомическое описание. Из работы Уеббер следует, что древесина *Hibiscus tiliaceus* из всех изученных районов характеризуется следующей амплитудой признаков: просветы от очень редких до очень многочисленных*) (от 1 до 45 на кв. мм), одиночные—округлые или эллиптические, в группах—более или менее угловатые, от очень мелких до довольно больших, обычно свободные, иногда заполненные камедью. Членики сосудов от цилиндрических до неправильных, очень короткие или короткие, боковые стенки с густой поровостью, без спиралей. Межсосудистые пары пор с включенными отверстиями, от щелевидных до узко-эллиптических и округлыми или эллиптическими окаймлениями. Перфорации простые, пластиинки косые или прямые.

Лучи гетерогенные, от редких до многочисленных, однорядные лучи не ярусные, высотой в 1—5 клеток, клетки большей частью стоячие, иногда часть их лежачая. Многорядные лучи от отчетливо ярусных до неярусных, с или без однорядных окончаний, иногда вертикально-соединенные, шириной в 2—6 и высотой в 3—96 клеток.

Волокна либриформа (составляющие основную массу древесины) отчетливо ярусные или вовсе неярусные, от очень коротких до очень длинных, слабо пористые.

Древесная паренхима нормально умеренно обильная, паратрахеальная и в узких неправильных метатрахеальных и иногда терминал-

*) Размер и встречаемость элементов даны по шкале Чаттуэй (1932), несколько отличающейся от позднее установленной международной шкалы (Яценко-Хмелевский 1939).

ных полосках. Паратрахеальная паренхима главным образом вазицентрическая, обкладка обычно шириной в 2—6 клеток, варируя в ширину в различных образцах. Метатрахеальная паренхима в полосах толщиной в 2—4 клетки. Обычны травматические камедные ходы, различного размера.

Мы привели столь большие выписки из описания Уеббер, так как хотели дать по возможности полное представление о размахе вариирования древесины этой интересной древесной породы, в своем распространении опоясывающей весь земной шар. В заключении своей заметки, Уеббер указывает, что амплитуда признаков у *Hibiscus tiliaceus* превышает обычные рамки вариирования признаков у большинства древесин и связывает это с исключительно широким ареалом распространения вида. С этим заключением можно согласиться только с некоторыми оговорками. Внимательно прослеживая пределы колебаний, отмеченных у *Hibiscus tiliaceus* легко убедиться, что целый ряд важнейших признаков строения древесины — ее состав, тип перфораций и поровости сосудов, очертание и расположение просветов в годичном кольце, отсутствие способности к образованию тилл, состав и рядность лучей, характер расположения древесной паренхимы и некоторые другие признаки, наличествуют во всех исследованных образцах. Изменяются глазным образом количественные признаки — количество сосудов, длина элементов, количество лучей и ширина паренхимных полосок и обкладок. Из признаков качественных главным образом выделяется иногда отсутствующая ярусность многорядных лучей и волокон. Однако следует заметить, что этот признак, имеющий первостепенное значение, все же подвержен значительным флюктуациям и в различных образцах древесины одного вида, взятых в весьма сходных условиях.

Что касается размаха вариирования количественных признаков, то он не на много превышает те колебания в размерах, которые были нами подробно описаны в этом и предыдущих параграфах. Поэтому, из описания Уеббер вряд ли можно заключить о значительном влиянии географической среды на строение древесины изученного ею вида. Скорее напротив, можно ожидать, что при очень детальном исследовании многих десятков образцов древесины *Hibiscus tiliaceus* из его насаждений в каком либо одном районе можно будет установить почти тот же размах вариирования, который был установлен цитируемым автором в образцах из четырех частей света.

Некоторым дополнением к данным Уеббер (с поправкой на нашу интерпретацию ее выводов, которая, как нам думается, является достаточно обоснованной) могут служить сравнения древесины пород, акклиматизировавшихся у нас в Закавказье, как с образцами из мест естественного произрастания этих пород, так и с литературными данными.

Нами было проведено исследование относительно немногих акклиматизированных древесных пород: *Eucalyptus amygdalina*, *E. cinerea*, *E. coccifera*, *E. globulus*, *E. pulvurulenta*, *E. urnigera*, *E. viminalis*, (Яценко-Хмелевский).

ский 1937 *in MS*), *Broussonetia papyrifera*, *Maclura aurantiaca*, *Quercus ilex*, *Thea assamica* (Яценко-Хмелевский 1938 *in MS*), *Diospyros kaki*, *Pistacia vera*, *Ailanthus altissima* (Яценко-Хмелевский 1939а *in MS*) и некоторых других.

Сравнение полученных описаний с литературными данными—северо-американскими микрографиями Брауна и Пэншина (*Brown and Panshin* 1934), Рикорда (*Record* 1934), итальянским определителем Пиччиоли (*Piccioli*, 1906), работами австралийского анатома Дадсвилла и его учеников (*Dadswill and Burnell* 1932; *Dadswill, Burnell and Eckersley* 1934) и некоторых других, показало что древесина акклиматизированных растений и на своей новой родине сохраняет все те признаки—характер поровости и перфораций сосудов, состав лучей и т. д., которые свойственны ей и в ее естественных местообитаниях, кроме тех случаев, разумеется, где акклиматизируемое растение, плохо приспособляясь к новым для нее физико-географическим условиям, образует, как правило, узкие кольца. Таково, например, бумажное дерево *Broussonetia papyrifera*, которое в климатических условиях Кавказа обычно образует узкие кольца с почти выпавшей поздней древесиной, благодаря чему кольцо просветов становится плохо различимыми или даже вовсе не различимым. В этих случаях, строение годичного кольца, отклоняясь от нормы, повидимому, целиком следует правилам, общим для всех древесных пород своего типа и изложенным в подробностях выше.

Укажем, однако, на наблюдение Бэйли (*Bailey* 1917) относительно древесины *Prosopis juliflora*. Образцы из ствола этой породы из Аризоны показывают вполне отчетливое метатрахеальное расположение паренхимы, в то время, как в стволах из Гавайских островов, он установил тенденцию к апотрахеальному (вазицентричному) расположению. Впрочем, нет оснований утверждать, что эти различия не являются случайными различиями двух образцов, а именно характеризуют собой климатические типы.

Для полноты, отмечим здесь еще одно интересное наблюдение, сделанное давно, но проверенное и подчеркнутое сравнительно недавно Гилбертом, в работе об эволюционном значении характера расположения сосудов у древесных покрытосемянных (*Gilbert* 1940). Оказывается, что такой чрезвычайно отчетливый признак, как наличие кольца просветов на поперечном разрезе, до сих пор служащий во многих микрографиях и определителях древесин наших умеренных широт (напр. Ванин 1940) основанием для разделения всех древесных пород на два класса—кольцесосудистых (кольцепоровых) и рассеяно-сосудистых (рассеяннопоровых), в своей встречаемости ограничен определенной географической областью—северной умеренной зоной. Этот признак встречается в немногих родах 61 семейства, при чём виды одного рода, в северных умеренных областях, часто бывают кольцесосудистыми, в то время как другие виды этого рода в тропической зоне или в умеренных районах южного полушария, всегда рассеяно-сосудисты.

Например, сем. бобовых имеет в Северной Америке около 60 родов

древесных растений и все они кольцесосудисты. В тропической Африке это семейство имеет более 125 родов древесных и все они обладают рассеяннососудистой древесиной. Для южного полушария, даже в умеренной его зоне, не отмечено ни одно растение с кольцесосудистой древесиной. Нам представляется, однако, что эти чрезвычайно интересные факты вряд ли могут быть интерпретированы как результат определенных климатических влияний на строение древесины. Северная умеренная зона включает в себе такое разнообразие климатических типов (от пустынь Северной Африки и южных штатов США до сибирских лесов), что едва ли можно в этом случае говорить об одном климатическом режиме, характерном для всей зоны в целом. Скорее объяснение этим фактам нужно искать в истории тех родов, которым свойственна кольцесосудистость древесины. К этому вопросу, также как и во всей работе Гилберта, мы вернемся в одной из следующих глав, специально посвященной проблемам филогении древесины.

Заканчивая наш обзор данных о влиянии внешней среды на строение древесины, отметим еще те материалы, которые имеются в литературе о вариировании в признаках строения древесины, встречающемся в одном и том же стволе определенной древесной породы или же в различных стволах, растущих в одинаковых условиях в одном районе, без того, чтобы это вариирование могло быть связано с какимлибо учитываемым фактором. По этому вопросу, чрезвычайно обширные и детальные исследования были произведены Бэйли и Фаулл (*Bailey and Faull 1934*) над древесиной *Sequoia sempervirens*. Среди многих изученных этими авторами образцов, ими были отмечены значительные вариации как в размере годичных колец, соотношениях ранней и поздней древесины, числе лучей так и, что особенно важно, в таких признаках, как характер поровости между трахеидами и трахеидами и лучами, очертаниях окаймления пор и т. д. В результате своей работы, авторы приходят к выводу, что размах вариирования обычно более значителен в различных частях зрелого ствола, чем в гомологичных участках стволов различных деревьев. Следует признать, однако, что эти отклонения от нормы сравнительно очень редки. Связь их с влиянием внешних условий совершенно не ясна и сами авторы никаких предположений по этому поводу не делают, ограничиваясь констатацией отмеченных фактов и их значения для вопросов диагностики.

К этим же наблюдениям некоторых редких структур в древесине, можно отнести и отмеченные Тужоном (*Tujon 1912*) у европейского букса спиральных утолщений в оболочках клеток лучей. Несмотря на громадное количество просмотренных нами срезов (в количестве нескольких тысяч) из более чем сотни деревьев, нами эта структура у восточного бука ни разу отмечена не была. (Яценко-Хмелевский 1932 *in MS*). Эти утолщения также не были замечены и Гартигом (*Hartig 1888*) в его детальном исследовании древесины европейского букса.

Подведем некоторые итоги. Приведенными материалами, как нам

представляется, достаточно четко установлены те границы, в пределах которых варирует структура древесины деревьев, растущих в различных условиях. В условиях, благоприятствующих росту, образуются годичные кольца, определённой для каждой породы ширины. Такое годичное кольцо, как правило, характеризуется определенной структурой, повторяющейся не только из года в год в одном и том же дереве (при неизменном условии одинаковой ширины кольца), но и в различных деревьях, растущих в любых условиях, достаточно благоприятных для того, чтобы данная древесная порода могла бы образовывать свой нормальный прирост. При этом, колебания в отдельных признаках строения в различных годичных кольцах или даже в одном и том же годичном кольце, как правило, оказываются не велики, хотя для некоторых древесных пород (напр. для секвойи), детальным исследованием установлены в различных участках ствола возможные значительные отклонения от нормы, без того чтобы эти отклонения могли бы быть связаны, как с определенными внешними воздействиями, так и некоторым внутренним ритмом.

В целом, однако, эти отклонения являются, повидимому, чрезвычайно редкими и были наблюдаемы в очень немногих случаях.

В тех же, очень обычных, случаях, когда, под влиянием ряда внешних неблагоприятных метеорологических географических или иных факторов, дерево, постоянно или единовременно образует узкие годичные кольца, структура древесины испытывает определенные закономерные изменения, заключающиеся в увеличении относительного количества сосудов для лиственных пород и уменьшении процента летней древесины для хвойных. Эти изменения не связаны с какимилибо качественными изменениями в составе древесины или слагающих ее тканей, а также со скульптурой оболочек клеточных отдельностей. Эти изменения наличествуют в огромном большинстве угнетенных (т. е. более узких, по сравнению с нормой) годичных колец и могут рассматриваться как общее правило. Исключения из этого правила, приводящие или к образованию узких колец с нормальной структурой или же к какимнибудь иным комбинациям, отмеченные некоторыми авторами, являются крайне редкими. Однако, и при этих исключительных случаях, основные качественные признаки строения остаются без изменения.

Таким образом, внешние условия произрастания, влияя в определенном направлении на количественную характеристику древесины (в основном, на соотношение между площадью сосудов и площадью механической ткани) оставляют без изменения ее основные качественные признаки—состав ее из различных клеточных элементов, тип разделения этих элементов, характер утолщений оболочек и т. д. Следовательно, все заключения различных авторов (напр. Веска, о котором мы говорили в введении к этой главе) о глубоком влиянии условий внешней среды на строение древесины или оказываются основанными на малом знакомстве с материалом, или же вызваны преимущественным

вниманием обращаемым на второстепенные, количественные признаки (например, количество сосудов и т. д.).

Некоторые специальные типы реакции древесины на условия обитания. Пустынный и полупустынный тип обитания

Высшие растения, заселяя некоторые области, характеризующиеся определенными, строго специфическими условиями среды, образуют в этих районах особые виды, более или менее отчетливо отличающиеся от видов, произрастающих в других, более обычных, условиях существования. Так, мы имеем специальные группы альпийских, пустынных и иных видов и даже родов, в процессе эволюции обособившихся от близких им групп и образовавших комплексы новых признаков, прямо или коррелятивно связанных с требованиями их новых местообитаний. Изучение влияния этих специфических местообитаний на строение древесины, в известной степени выходит за рамки этой главы, в которой мы пытались установить норму реакции древесины на внешние условия в пределах одного вида. Однако, изучение пластичности древесины в этих специфических условиях является чрезвычайно важной для поставленной нами задачи. В этом и двух следующих небольших параграфах, мы опишем материалы, на этот раз почти исключительно заимствованные из литературных источников, о строении древесины из некоторых строго специализированных местообитаний — именно пустынных, полупустынных, альпийских и мангровых.

В литературе имеется довольно значительное количество данных, посвященных особенностям структуры древесины пустынных и полупустынных древесных растений. Кэннон (*Cannon* 1905), Стэрр (*Starr* 1912), Штокер (*Stockér* 1928), Сен-Лоран (*Saint-Laurent* 1928, 1932, 1932a), Флора Скотт (*F. Scott* 1935), Уеббер (*Webber* 1936), Уоткинс (*Watkins*, 1939) и некоторые другие за рубежом и Радкевич (1926, 1928, 1932), Радкевич и Василевская (1933), Василевская (1933) у нас в СССР собрали обширный материал о строении древесины пустынных и полупустынных растений Советской Средней Азии, южных штатов Северной Америки и Средиземноморского побережья Африки и Азии. Из этих исследований усматривается, что древесина полупустынных и пустынных древесных кустарниковых растений обладает некоторыми специфическими общими для всех этих растений, признаками. Так по Уеббер*), растений пустынных и полупустынных районов, характеризу-

*). Работа Уеббера о древесине калифорнийских полупустынных и пустынных растений (*J. c.*) выгодно отличается от других зарубежных работ в области экологической анатомии пустынных растений, широким знакомством автора с основными принципами систематической анатомии древесины, большим количеством исследованных растений и точной регистрацией признаков изученных древесин. В работе Уоткинса, например, употреблена архаическая терминология, а целый ряд важнейших признаков оставлен без внимания. Многочисленные исследования Радкевич и ее учеников, главным образом, имели объектом травянистые многолетники и полукустарники. Древесине в ее работах удалено относительно мало внимания и описание признаков строения не всегда дано с желательной полнотой.

ются узкими, обычно рассеянососудистыми годичными кольцами с относительно малым количеством поздней древесины, обильно снабженными сосудами и паренхимой. Членики сосудов обычно короткие и с малыми диаметрами, а лучи, как правило, малы и многочисленны.

Древесина полупустынных (склерофильных) кустарников, по сравнению с древесиной пустынных растений показывает тенденцию к несколько более широким годичным кольцам, образует несколько больше сосудов обычно меньших диаметром; членики сосудов имеют здесь несколько большую длину, обычно несут спиральные утолщения и часто снабжены лестничными перфорациями; механические элементы у полупустынных растений несколько менее развиты и лучи иногда более многочисленны и меньших размеров.

Эта характеристика, данная в несколько обобщенном виде, указывает в основном на те признаки, которые, как мы видели выше, вообще характеризуют угнетенные годичные кольца лиственных пород: уменьшение ширины годичного кольца, сочетанное с относительным увеличением процента ранней древесины, с увеличением количества со-

Таблица 8

Характеристика древесины полупустынных и пустынных растений. По Уеббер (Webber 1936) (с сокращениями). Классы размерности по Чаттуэй (Chattaway 1932).

Признак	Характеристика	Количество видов	
		Полупустынных всего 35 видов	Пустынных всего 35 видов
Годичные кольца	Ширина не превышает 1 мм Рассеянососудистые Кольцесосудистые	21 24 11	23 27 8
Сосуды	Редкие или многочисленные (от 2—5 до 20—40 на 1 кв. мм) Многочисленные или очень многочисленные (от 20—40 до более 40 на 1 кв. мм) Очень многочисленные (более 40 на 1 кв. мм) Членики очень короткие (менее 300 микр.) Членики очень короткие или короткие (менее 300 микр. и 300—500 микр.) Членики очень короткие и длинные (от менее 300 микр. до 500—750 микр.) Перфорации простые Перфорации лестничные Спиральные утолщения	1 1 33 17 17 1 33 2 32	0 4 31 33 2 0 35 0 18
Лучи	Редкие (2—4 на 1 мм) Довольно многочисленные (4—7) Многочисленные (7—10) Очень многочисленные (более 10)	1 1 1 32	1 7 10 17

судов и с укорочением длины члеников сосудов, как раз является тем основным признаком, который наблюдается при воздействии неблагоприятных условий внешней среды на древесину. В работе Уеббер, данные об анатомической структуре исследованных ею пород сведены в таблицу. Приведем здесь (таблица 8) некоторые выдержки из ее материалов.

В этой таблице, некоторые данные заслуживают особого внимания. Количество сосудов и длина их члеников, как мы уже отмечали, вообще являются непостоянными признаками, коррелятивно связанными с шириной годичного кольца и в этом отношении данные Уеббер только подтверждают; то заключение, к которому мы пришли рассматривая материалы, изложенные в предыдущем параграфе.

Интересными являются данные о количестве лучей у исследованных пород—увеличение их количества вряд ли может ассоциироваться с угнетением, вне зависимости от того, какой фактор это угнетение вызывает. Вполне возможно, что здесь мы имеем именно специфическую реакцию древесины на засушливые местообитания—увеличение количества паренхимы было отмечено Бьюсом (*Bews* 1927, р. 219) в качестве общего признака характеризующего «экологическую эволюцию» покрытосеменных растений, заселяющих полупустынные и пустынные местообитания. Однако, трудно решить из-за отсутствия соответствующих данных, насколько преобладание древесин с большим количеством лучей у видов этих местообитаний обязано именно увеличению этой ткани, а не преимущественному заселению полупустынных и пустынных районов видами тех родов, для которых большое количество лучей вообще является родовым признаком, вне зависимости от того, какие местообитания они занимают.

Это последнее предположение может считаться совершенно точно обоснованным в части преобладания среди пустынных и полупустынных растений древесин с простыми перфорациями. Характер перфораций имеет первостепенное диагностическое значение и было бы чрезвычайно важно установить, что этот признак изменяется в зависимости от условий местообитания. К сожалению, этот вопрос не рассматривался Уеббер в ее работе. Однако, произведенные нами сопоставления, позволяют получить, как нам представляется, вполне убедительное решение. Всего Уеббер были исследованы представители 26 семейств. У двух представителей двух семейств—*Betulaceae*—*Corylus rostrata* и *Cornaceae*—*Garrya elliptica* были отмечены лестничные перфорации, а остальные 68 представителей 24 семейств имели простые перфорации. Для обоих семейств, представители которых имели лестничные перфорации, согласно Рикорду (*Record* 1936), Типпо (*Tippo* 1938) и некоторых других, характерно решительное преобладание лестничных перфораций во всех родах семейства, при чем оба рода, и *Corylus* и *Garrya* по Рикорду (*Record* 1943) имеют лестничные перфорации у всех видов, растущих на американском континенте.

Среди других 24 семейств, одно семейство (*Ericaceae*), т. е. 4% от

общего числа, характеризуется в целом лестничными перфорациями, с тенденцией, однако, к образованию простых перфораций (*Record* 1936), при чем, изученные Уеббер 5 видов этого семейства относятся к роду *Arctostaphylos*, для которого вообще характерны простые перфорации (Яценко-Хмелевский 1941). Далее, 6 семейств (25%) характеризуются простыми перфорациями у большинства своих членов, с некоторой тенденцией к образованию у отдельных видов лестничных перфораций (*Record*, 1936), при чем все виды родов, отдельные представители которых были исследованы Уеббер, никогда (по крайней мере на американском континенте—*Record* 1943) не имеют лестничных перфораций. Наконец, 17 семейств, т. е. 70%; характеризуются наличием простых перфораций у всех видов семейства (*Record* 1936).

Таким образом, вполне обоснованным представляется утверждение, что преобладание в древесине пустынных и полупустынных кустарников Калифорнии простых перфораций связано не с развитием этого признака в результате воздействия факторов среды, но с преимущественным заселением пустынных и полупустынных областей теми растениями, для которых вообще характерна более совершенная физиологическая организация водопроводящих путей.

Последний признак, констатированный Уеббер у изученных им растений—спиральные утолщения, отмеченные у значительного % видов (около 70%) труднее поддается расшифровке, так как, во-первых, это значительно менее константный признак, чем характер перфораций, и, во-вторых, о его распространении в древесине имеется гораздо меньше сведений. Тем не менее, необходимо отметить, что из 58 видов, относящихся к 35 родам, для которых Уеббер отметила спиральные утолщения, для 18 родов (включающих 27 видов) в литературе считается прочно установленным (*Record* 1936) наличие спиральных утолщений у всех или большинства видов. Для остальных 17 родов эти данные отсутствуют, хотя для большинства родов известны спиральные утолщения и у некоторых других видов, растущих в обычных, не аридных, условиях.

Таблица 9

Размер и количество просветов в ксерофитных древесинах и сравнительная проводимость воды (по Уеббер и Штоккеру)

	Калифорния		Aравия
	Полу-пустыня	Пустыня	Пустыня
Среднее количество просветов на 1 кв. мм	214	162	160
Средняя площадь просветов	521	610	500
Индекс Губера (<i>Huber</i> 1928)	94,02	97,23	64,72

К сожалению, в других работах по анатомии древесины пустынных и полупустынных растений, приведенных выше, нет столь полной

и тщательной регистрации признаков строения, как в работе Уеббер^{*)} и поэтому, не представляется возможным провести аналогичный анализ полученных данных. Однако, повидимому строение древесины в других полупустынных и пустынных районах не отличается от строения этих растений из Калифорнии. Приведем в таблице 9-ой некоторые сравнительные данные, характеризующие калифорнийские и арабские пустынные и полупустынные растения.

Из этой таблицы усматривается, что аравийская пустынная растительность по своим показателям более близка к калифорнийской склерофильной растительности, чем к калифорнийской пустынной растительности, что, вероятно находится в зависимости от того обстоятельства, установленного в свое время Кэннисом (*J. C.*), что степень транспирации у пустынных растений юго-западных штатов Северной Америки более высока, чем в Аравийской пустыне.

Некоторые специальные типы реакции древесины на условия обитания. Растительность мангрове

Столь своеобразные условия обитания, как мангровые заросли, с их глубоко специфическим водным режимом, приводящим к созданию особых структур листа, близких к структурам ксероморфных растений, должны были бы привести и к созданию определенного типа строения древесины. Произведенное еще в 1932 году Пэншином (*Panshin* 1932), исследование древесины ряда древесных растений мангровых болот Филиппинских островов, в этом отношении является чрезвычайно любопытным. К сожалению, работа Пэншина была опубликована до появления основных работ, внесших единообразие в терминологию и учет признаков строения древесины и поэтому данные Пэншина требуют некоторой переработки для приведения их в вид, сравнимый с результатами других исследователей. Кроме того, Пэншин, не только не дал сравнения строения изученных им растений с близкими видами, растущими в более обычных местообитаниях, но даже не привел какой-либо сводной таблицы, из которой можно было бы получить общее представление о типе структуры растений мангрове.

Всего Пэншином было изучено 24 вида растений мангрове, относящихся к 15 родам 13 семейств. В резюме своей работы автор утверждает, что анатомическое строение растений вообще может рассматриваться как результат воздействия двух факторов—приспособления к окружающей среде и наследственности. При этом, изучение древесины растений мангрове показывает, по мнению Пэншина, что влияние наследственности на анатомическую структуру является преобладающим, так как даже чрезвычайно специализированные условия мангровых болот не смогли создать одного общего типа строения древесины у

^{*)} Однака и у Уеббера, некоторые, весьма важные признаки, например, состав луба (гетерогенность их) оставлены без внимания.

населяющих их растений. Это объясняется, думает автор, тем, что, как в свое время указывал еще Золередер (*Solereder* 1893) одинаковые условия вызывают у различных растений различную реакцию.

Все исследованные Пэншином древесины оказались рассеянососудистыми (что и следовало ожидать, так как, как мы видели выше, в тропиках вообще кольцесосудистые древесины отсутствуют). Большинство исследованных древесин характеризуется многочисленными или чрезвычайно многочисленными сосудами^{*)}). В тех случаях, когда древесина характеризуется малым количеством сосудов, она имеет тонкостенные волокна с малым просветом. Большинство изученных видов обладает простыми перфорациями. Древесная паренхима обычно очень обильна, но в одном случае (виды рода *Sonneratia*) вообще отсутствует. Лучи наблюдаются различной рядности, размера и состава. Характерным является наличие аномальных структур—внутриксилемной флоэмы у *Avicennia*, *Lumnitzera* и *Sonneratia*, смоловместилища *Aegiceras* и своеобразные сетчатые перфорации у *Dolichodendron*. Таким образом, дать сколько нибудь отчетливую характеристику древесины мангровых растений не представляется возможным.

Пользуясь литературными данными (напр. *Record* 1936) можно произвести сравнение (не сделанное самим автором) строения древесины мангровых растений со строением других представителей этих же семейств. В свете таких сопоставлений, даже эта незначительная специфичность мангровых растений, которая отмечена у Пэншина, совершенно исчезает. Так, взяв, как и выше, один из наиболее важных признаков—характер перфораций, можно установить, что лестничные перфорации встречаются в растениях мангровых болот у 8 видов, относящихся к 3 родам одного семейства—*Rhizophoraceae*, для которого вообще характерно преобладание лестничных перфораций (*Marco* 1935). Простые перфорации были наблюдены у 16 видов, относящихся к 12 родам 12 семейств, при чем из этого числа 8 семействам свойственны исключительно простые перфорации, а для остальных 4 семейств, простые перфорации являются преобладающими и лестничные перфорации встречаются скорее как исключение. Подобно этому, и отмеченные аномальные структуры вовсе не характерны именно для мангровых растений, но встречаются и у других представителей этих родов и семейств (*Chalk and Chattaway* 1937).

Следоательно, и исследование мангровых растений приводит к такому же выводу, как и исследование растений аридных местообитаний, т. е. к выводу об отсутствии определенного типа строения древесины, выработавшегося под непосредственным влиянием воздействия внешней среды, даже тогда, когда эта внешняя среда оказывается чрезвычайно специфической.

^{*)} Классы величин даются Пэншиним, главным образом, по очень мало употребительной шкале Риса (*Reyes* 1923).

Некоторые специальные типы реакции древесины на условия обитания. Альпийская растительность

Несмотря на значительное распространение альпийской растительности во всех областях земного шара и огромное количество работ, посвященных экологической анатомии альпийских растений, исследований, рассматривающих влияние климата высокогорий на строение древесины, чрезвычайно мало. Всего можно назвать несколько авторов, специально занимавшихся этим вопросом и, в первую очередь Форсайта (*Forsait 1920*), работа которого, выполненная четверть века тому назад, получила довольно широкую известность. Кроме Форсайта, нам известна работа Пауля Шопа (*P. Shope 1927*) о *Populus tremuloides* в горах Колорадо, выполненная крайне поверхностно и не обнаруживающая большого знакомства ее автора с основными понятиями анатомии древесины, а также несколько других исследований, в которых анатомия древесины альпийских растений освещается более или менее попутно. Среди этих работ можно назвать исследования Чхубинишвили по анатомии *Corylus* (Чхубинишвили 1934, 1936), о первой из которых мы имели случай упоминать в начале настоящей главы и работу Будкевич и Тихомирова (1939) о кедровом сланце *Pinus pumila*. Наконец, в этом же контексте уместно упомянуть и о работе Чильмана (*Chiltan, 1889*) о строении арктических растений, где дано известное описание полярной ивы*).

Оставляя в стороне те изменения в строении древесины, которые обусловлены угнетением роста и которые не имеют в себе ничего специфического (несмотря на стремление некоторых авторов, напр. Шопа или Чильмана, видеть в них влияние именно альпийского—или арктического—климатов), трудно установить признаки строения древесины, общие всем изученным до настоящего времени в этом отношении альпийским растениям.

Наиболее детальной, как мы уже говорили, является работа Форсайта, на которой мы и остановимся несколько подробнее. Исследованный им материал был получен из Нью Гемпшира, с вершин Мэдисон, Адамс и Уошингтон, на высоте, примерно, 1.600—1.800 м над уровнем моря. Изучены были четыре вида, относящиеся к трем родам—*Betula glandulosa*, *Betula alba* var. *cordifolia*, *Alnus crispa* и *Rhododendron lapponicum*.

Для всех четырех видов, по сравнению с близкими видами, расту-

*). Арктическая растительность многими своими чертами схожа с растительностью высокогорий. На этом сходстве особенно настаивает в своей работе Форсайт. Однако, как вполне справедливо отмечает редакция «Ecology» (где была напечатана работа Форсайта) в примечании к его работе (*I. c., p. 126*) в физиологическом отношении существуют значительные различия между альпийской и арктической растительностью, обусловленные различной длиной дня и тем, что находящие аналогии между этими двумя типами местообитания, которые проводит Форсайт, в настоящее время, после открытия явления фотопериодизма (в том же 1920 году, когда вышла работа Форсайта) вряд ли оказываются возможными.

щими на меньших высотах над уровнем моря, отмечается одна определенная тенденция в структуре древесины—именно уменьшение объема запасающей ткани—лучей. Так, у альпийских видов *Betula* по преимуществу встречаются однорядные лучи, у *Alnus crispa* агрегатные лучи не были отмечены вовсе в нормальных (не подвергшихся поранениям) стволах, и, наконец у *Rhododendron lapponicum* была отмечена значительная редукция широких лучей («сложных» по автору, придерживающемуся номенклатуры ранних работ Бэйли—*Bailey* 1912).

Наблюдения эти, бесспорно, чрезвычайно любопытны. Форсайт находился под влиянием работ школы Джейфри, придававшей исключительное значение процессам развития лучевой ткани и паренхиматизации древесного цилиндра. Как мы указывали в другом месте (Яценко-Хмелевский 1946), эти процессы, повидимому, не имеют того общего значения, которое им приписывала школа. К сожалению, эта некоторая односторонность не позволила Форсайту отметить другие, не менее (если не более) важные признаки—тип перфорации членников сосудов, состав лучей и т. д. Вполне вероятно, впрочем, что эти признаки не отмечены именно потому, что в них не наблюдается никаких отличий между альпийскими древесными и кустарниковыми растениями и их родичами с низин. Нами уже было показано, что для пустынных растений, в части развития запасающей ткани, характерно как раз обратное соотношение—именно увеличение количества древесной паренхимы и числа лучей*). Трудно, однако, установить насколько процессы редукции лучей являются общими для всех альпийских растений. Например, Чхубианишвили (1934) при исследовании альпийской лещины *Corylus colchica* (относящейся к тому же семейству бересковых, что и 3 вида из 4 изученных Форсайтом) отметил чрезвычайно раннее развитие агрегатных лучей. С другой стороны, еще давно Бэйли (*Bailey* 1912) обратил внимание на то, что у одного и того же вида—*Alnus incana*, в северных частях его ареала встречается значительно меньше агрегатных лучей, чем в южных.

Из нашего краткого обзора влияний некоторых специфических местообитаний на строение древесины, приведенного в последних трех параграфах, можно сделать ряд выводов. Так как большинство специфических местообитаний связано с ограничением условий роста растений, то тем самым в стволах многолетних обитателей этих областей, образуются, как правило, узкие годичные кольца, характеризующиеся определенными признаками, описание которых было дано выше и которые, вообще, общи для всех растений, испытывающих угнетение, независимо от того, какие условия это угнетение вызывают. Следовательно, совершенно напрасно, эти признаки многими исследователями

*.) Отметим, впрочем, что Форсайт ничего не говорит об уменьшении древесной паренхимы. Напротив, им отмечается обилие древесной паренхимы у *Betula alba var. cordifolia*.

принимались за специфическую реакцию древесины на определенный тип обитания.

Однако, на ряду с этими признаками, можно отметить, у видов пустынных и альпийских местообитаний некоторые количественные изменения в запасающей ткани—в первую очередь лучей, которые как будто не наблюдаются у угнетенных экземпляров обычных (не специализированных) видов древесных растений. При этом, эти изменения не имеют, повидимому, видового значения, так как встречаются не только у отдельных специализированных видов, приуроченных к определенным местообитаниям но и у тех экземпляров одного и того же вида, которые растут в этих условиях, отличающихся от обычных. Эти изменения, такого же количественного порядка, как и более общие изменения в водопроводящих тканях, существенно изменяют облик древесины и, как будто, имеют определенную направленность—именно в древесине альпийских (и, повидимому, арктических) растений, количество лучей имеет тенденцию к уменьшению, в то время, как в аридных условиях лучи скорее увеличиваются в количестве и объеме. Различные исследователи не единогласны в установлении этих тенденций (в частности Радкевич (1926) в древесине исследованных ею пустынных многолетников не отметила увеличения количества паренхимы), но все же, собранные большинством авторов данные представляются довольно убедительными.

Однако большинство признаков диагностического значения, характеризующие растения специфических местообитаний, например, простые перфорации сосудов у пустынных растений, определенно связано не с воздействием климата на строение древесины, но с преимущественным заселением этих районов растениями, вообще обладающими этими признаками.

Методы диагностики

Предыдущие параграфы, как нам представляется, показали размеры и направление вариирования признаков строения древесины в зависимости от целого ряда условий. Все изложенное выше позволяет нам установить некоторые общие правила, следовать которым необходимо для того, чтобы иметь возможность под микроскопом отождествить с достаточной степенью достоверности исследуемый образец древесины с определенным эталоном.

Следует особо подчеркнуть что в этой главе мы не рассматриваем вопроса о том, в каких пределах строение древесины указывает нам на систематическое положение растения, т. е. на родственные связи его с близкими видами или родами, или принадлежность к определенному семейству. Также нами не ставится здесь вопроса о филогенетических интерпретациях строения древесины—уровня ее специализации, продвинутости по пути эволюции. Эти важные вопросы рассматриваются нами в других главах нашей книги.

Нас интересуют пока именно методы диагностической анатомии древесины, т. е. вопрос о том, насколько установленное наблюдением строение древесины определенного образца может позволить дать этому образцу точное наименование, соответствующее другим, точно определенным по гербариям образцам, описанным в соответствующих определителях или микрографиях.

Целый ряд специалистов опубликовал свои образцы описаний древесины, позволяющих в определенном логическом порядке дать полную регистрацию признаков ее строения.

Среди этих работ можно назвать схемы Перро и Жерара (*Perrot et Gerard* 1907), Нормана (*Normand* 1935) и довольно много других. На русском языке с такими схемами описаний выступили Перельгин (1936) и Ванин (1935, 1935а). Заслуживает внимания попытка английского анатома из Лаборатории Лесных Продуктов (Эйлесбюри) С. Клэрка (*Clarke* 1938) дать «автоматический» определитель древесины заполнением специальной перфорированной карточки, позволяющей путем простейшего механизма получать в очень короткий срок необходимые данные, аналогично обычному способу применяемому при механическом статистическом учете. В последнее время, Филлипс (*Phillips* 1941) разработал такую же картотеку для хвойных.

Наибольшим распространением в настоящее время пользуется перечень признаков строения опубликованный С. Дж. Рикордом и М. М. Чаттуэй (*Record and Chattaway* 1939). Нами в нашей работе была также разработана специальная анкета, в некоторой мере дополняющая те списки признаков, которые были опубликованы до сих пор (Яценко-Хмелевский, 1934—1946).

Значение таких анкет не должно быть недооцениваемо. В обширной анатомической литературе, мы находим достаточно большое количество описаний древесин, дефектных главным образом потому, что их авторы не обратили внимания на целый ряд признаков, имеющих первостепенное диагностическое значение.

В свое время, значение полноты описания древесины было прекрасно показано в статье Моля и Янсониуса, посвященной «линнеевскому» методу описания анатомических структур (*Moll and Janssonius* 1912).

Непременным условием достоверных определений является наличие нормальных образцов, т. е. зрелых*), с нормальной для данной породы шириной годичного слоя и без тех местных случайных нарушений структуры, которые встречаются во всевозможных «наплывах», «косослоях» и «свилях» у некоторых древесных и кустарниковых пород. Наличие этих отклонений не всегда приводит к невозможности

* Естественно, что «зрелость» для различных пород достигается в разные сроки и если для кустарничка вроде *Vaccinium myrtillus* пятилетняя древесина будет зрелой, то для дуба, буква или других лесных пород, такой возраст должен быть рассматриваем, как молодой.

точного определения образца, но как правило, значительно его затрудняет.

С этими ограничениями, основным требованием диагностики является полнота описания.

В некоторых случаях материал для определения, находится в таком состоянии (напр. остатки из торфа, куски древесины в пищевых продуктах и т. д.), что возможно получение только макерированных препаратов. При этом, разумеется, не представляется возможным достичнуть полноты описания, но все же при очень тщательном исследовании может быть получен ряд очень важных данных о строении древесины (ср. Успенский 1922).

До сих пор мы вполне сознательно не касались цифровых данных, определяющих размер и встречаемость отдельных элементов в древесине. Действительно, на предыдущих страницах мы видели, что эти величины подвержены значительным изменениям в зависимости от целого ряда причин—возраста дерева, внешних условий его произрастания и т. д. Тем не менее, диагностическое значение этих данных не может подвергаться сомнению. Для многих пород и размеров элементов и их относительное количество являются вполне характерными и могут служить для целей идентификации. Конечно, неблагоприятные внешние условия могут, мы имели основание убедиться в этом, в значительной мере исказить среднюю картину, но в целом, эти величины представляют для целей определения древесины значительный интерес.

В одной из работ Рендла и Клэрка, на которую мы уже имели случай ссылаться (*Rendle and Clarke* 1934) эти авторы, на основании своего обширного опыта, разработали специальную схему описания количественных признаков древесины, при которой получаемые средние обладают достаточной степенью достоверности. Эту схему мы приводим ниже в таблице 10-ой.

При пользовании результатами измерений в ряде случаев представляется более удобным дополнять или даже заменять, абсолютные цифровые значения определенными условными обозначениями, как напр. «большой», «длинный» или «малый», «короткий» и т. д., дающими возможность отнести описываемую древесину, по размеру ее элементов, к тому или иному классу. В результате работы специальной комиссии по стандартизации терминов, размеров, удалось разработать шкалу числовых обозначений применительно ко всем древесинам двудольных (*Chalk* 1936). Эта шкала с 1939 года является международным стандартом, пользование которым вносит значительное единобразие в описание древесины. На русском языке, эта шкала была опубликована в 1939 году автором этих строк (Яценко-Хмелевский 1939).

При оценке степени достоверности определений древесин нужно иметь в виду, что в наиболее обычных случаях, когда исследователь имеет дело с достаточно большим образцом древесины, включающем ряд (обычно более десятка) годичных колец, большинство регистри-

Таблица 10

Обработка количественных данных при описании древесин
(по Рендлу и Клерку)

Признак	Обработка каждого образца при наличии:	
	Только одного образца	Обильного материала
Сосуды: Размер	Измерить 100 сосудов; дать среднее и стандартное отклонение (s. d.) радиальные и тангенциальные диаметры, напр. ср. ряд. диаметр — 212 микр. s. d. \pm 12 микр.	Измерить 25 сосудов, дать среднее s. d. и s. d. средних для радиальных и тангенциальных диаметров, напр. Ср. рад. диам. 212 микр. s. d. \pm 82 микр. s. d. средних $=$ 12 микр.
Количество	Если сосуды распределены равномерно, выбрать типичный участок и отметить число сосудов на определенной площади, которая может быть не стандартной, но включать некоторое количество годичных колец и содержать 50—100 сосудов; дать наиболее часто встречающееся число и максимум на выбранной площади, напр.: „сосуды распределены равномерно, обычно 80—90 (140) просветов или групп просветов на 3 кв. мм”	
Группировка	Рассматривать малые радиальные цефочки как единицу, дать частоту встречаемости каждой группы „одиночные или в группах по 2—4, до 40% сосудов в парных цепочках”	
Волокна: Длина	Измерить 100 волокон; дать среднее и s. d.	Измерить 25 волокон, дать среднее, s. d. и s. d. из средних
Лучи: Высота	Если средняя высота не более 15 клеток, сосчитать клетки; при большем количестве клеток, удобнее дать измерение в микр.*)	
Высота и ширина	Измерить 100 лучей, сосчитать число клеток в 100 лучах**)	Измерить 50 лучей, сосчитать число клеток в 50 лучах**)
Ширина	Дать наиболее часто встречающееся число и максимум, напр.: 1—3 (4) клеток шириной, около 50% двурядных	

Примечание Рендла и Клерка: Наиболее часто встречающееся число обычно определяется более или менее условно. Часто наблюдаются древесины с характерными соотношениями элементов определенной величины; если это не имеет места, должна быть дана верхняя и нижняя границы величины элементов, содержащая примерно 50% наблюдений.

*) Нам представляется, все же, что во всех случаях необходимо указывать высоту и в числе клеток и в микронах. Однако, действительно, если число клеток в луче более 15—20, то высота в числе клеток может быть получена в результате измерений 2—3 лучей, а средние цифры из указанного числа лучей должны получаться в микронах (А. Яценко-Хмелевский).

**) Разумеется, что измерение ширины лучей должно производиться для каждого типа лучей отдельно. Иначе, напр., для видов *Quercus*, где встречаются однорядные и широкие лучи без переходов между ними, мы получим среднюю ширину лучей в 6—7 клеток, в то время, как такие лучи в этих древесинах вообще отсутствуют (А. Яценко-Хмелевский).

руемых признаков может быть наблюдаемо на очень значительном количестве отдельностей. В поле зрения анатома проходят, как правило, сотни и тысячи сосудов, десятки и сотни лучей, многие тысячи волокон и т. д. В последовательных годичных кольцах, анатом может наблюдать ежегодное повторение одних и тех же признаков строения, обычно, до деталей повторяющихся в течении десятилетий (при условии достаточно большого размера образца или некоторого их количества, взятого из одного дерева).

Эти условия, обычно, отсутствуют в работе систематика над гербарием, где только в редких случаях имеются образцы, взятые с одного и того же растения в течении нескольких последовательных лет. Поэтому, диагностика древесины, вообще говоря, не является менее точной, чем определение растений по гербарным экземплярам или в природе при помощи соответствующих определителей. Систематическое значение этих определений, конечно, несколько иное, чем определение растений по признакам внешней морфологии. Об этом мы подробно говорим в следующей главе нашей работы. Здесь же достаточно отметили, что древесина доставляет нам необходимое количество признаков, позволяющее отождествить изучаемый экземпляр с определенным типом структуры, независимо от того будет ли эта структура относиться к одному виду, группе видов, роду или даже группе родов.

З а к л ю ч е н и е

В настоящей главе мы рассмотрели вопрос влияния на строение древесины целого ряда условий—как внешних—среды в широком смысле слова, так и внутренних—возраста, места в стволе и т. д. Нам представляется, что делаемый нами вывод о том, что различные древесины характеризуются, каждая, определенной ей свойственной структурой, изменяющейся под влиянием окружающих условий в весьма определенных узких рамках, достаточно обоснован всем приведенным на предыдущих страницах материалом и если собранные нами доказательства не являются исчерпывающими, то в этом виноваты не накопленные в анатомии древесины факты, а наше неумение их изложить.

Во избежание недоразумений, иногда возможных, отметим, что мы вовсе не отрицаем общего влияния воздействия внешней среды на формирование основных черт структуры древесины. В нашем представлении эволюция растений, является адаптивной эволюцией и для строения древесины растения, также как и для других признаков его организации, нет достаточно убедительных оснований предполагать наличие внутренних автогенетических импульсов, приводящих к изменениям в структуре тела растения, независимо от внешней среды. Напротив, именно в эволюции древесины, как мы будем иметь случай показать это далее, особенно четко устанавливаются основные направления «экологической эволюции» архегониат.

Здесь мы хотели только подчеркнуть факты, имеющие для интересующей нас проблемы кардинальное значение, показывающие, что строение древесины гораздо более консервативно чем это принято обычно думать и, что, следовательно, комплекс этих признаков, наследственно закрепленных, может быть использован в таксономических и филогенетических построениях наряду с такими основными признаками высших растений, как строение их репродуктивных органов.

ГЛАВА II

ПРИЗНАКИ ВИДА, РОДА И СЕМЕЙСТВА В СТРОЕНИИ ДРЕВЕСИНЫ

(Основы систематической анатомии древесины)

Введение. Систематическое значение распределения и структуры сосудов, волокон, лучей, паренхимы. Признаки вида. Признаки рода. Признаки семейства. Заключение.

Введение

В предыдущей главе мы имели возможность убедиться на достаточно обширном материале в том, что строение древесины имеет диагностическое значение, т. е. что определенные признаки, свойственные какой либо древесной породе, сопутствуют всем экземплярам этой породы, во всех точках ее ареала и характеризуют каждый образец древесины, выщеленный из ствола или из толстой ветви. Далее, мы установили, что некоторые признаки строения подвержены определенным закономерным изменениям, большинство из которых изучено с известной подробностью. В настоящей главе, нам надлежит рассмотреть вопрос о том, насколько эти признаки имеют систематическое значение, т. е. характеризуют собой таксономические связи близких видов, родов и семейств.

Как известно, современная таксономия оперирует с четырьмя основными понятиями—вид, род, семейство, порядок, установленными на основании тщательного изучения внешней морфологии растений. Несмотря на кардинальную важность этих понятий, в их понимании не существует среди ботаников (а равно и среди зоологов) желательного единогласия. Пожалуй, наиболее дискуссионным вопросом является проблема вида, но ни для определения рода, ни для определения семейства, мы также не имеем таких формулировок с которыми были бы согласны все или хотя бы большинство ботаников.

В этом отношении, чрезвычайно интересны оживленные дискуссии, проведенные в США незадолго до второй мировой войны—«*The concept of the Genus*»—дискуссия в Американском Ботаническом Обществе в 1937 году (*The concept of the Genus*, 1940) и «*The species problem*»—дискуссия в Американском Обществе естествоиспытателей в 1938 году (*The species problem*, 1941).

Первой из этих двух дискуссий предшествовала рассылка специального вопросника, составленного одним из организаторов дискуссии,

американским систематиком Эдгаром Андерсоном. Излагая итоги полученных анкет, автор не без юмора отмечает, что прежде чем выяснить существуют ли роды в природе, нужно было выяснить—существуют ли они в головах у систематиков (*I. c.*, p. 363). Результаты опроса показали, что мнения на этот счет (были опрошены 50 наиболее крупных систематиков США) довольно разнообразны. Не вдаваясь в детали, выходящие за пределы нашей темы, укажем, что итоги, анкет, состоящей в основном из двух вопросов, дали следующий результат (см. таблицу 11).

Таблица 11

Сводка 48 ответов*) систематиков США по вопросу о понятии рода и вида (по Эдгару Андерсону—*The concept of the Genus*, 1941)

Вопросы	Число ответов
Вопрос первый	
Род более естественная единица чем вид	26
Вид более естественная единица чем род	8
Иногда род, иногда вид	11
Нет мнения	1
Вопрос лишен смысла	2
Вопрос второй	
Роды образуются тем же путем, что и виды	31
Роды образуются иным путем	4
Роды образуются иногда также, иногда иным путем	9
Нет мнения	4

Из таблицы можно усмотреть, что взгляды систематиков на такие основные понятия как роды и вид чрезвычайно различны.

Мысль о том, что подобного рода вопросы могут разрешаться большинством голосов, не представляется нам особенно убедительной (возможно, впрочем, что автор вопросника и не имел этого ввиду), но результаты анкеты бесспорно не лишены некоторого интереса.

Подводя итоги анкетам, Андерсон приводит письмо одного из опрошенных ботаников, который считает, что положение в систематике лучше всего иллюстрируется старым афоризмом—есть только одно общее правило—это то, что нет общих правил.

В книге Комарова «Учение о виде» (Комаров 1940)дается то определение вида, которое может рассматриваться как наиболее точно устанавливающее положение категории вида в общей системе природы—«вид есть совокупность поколений, происходящих от общего пред-

*) Двое опрошенных систематиков ответов не прислали. А. Я.-Х.

ка» (*т. с.*, *p. 209*). Согласно воззрениям Комарова, если вид есть совокупность поколений (или, беря вид в статическом, пространственном разрезе, совокупность особей), род есть совокупность видов, происходящих от общего предка, семейство есть совокупность родов, происходящих от общего предка, а порядок—совокупность семейств*).

Безуказненное с точки зрения теоретической, определение вида Комарова ничего не дает (и, по замыслу автора, ничего не должно дать) для разрешения практического вопроса, что именно в каждом отдельном случае нужно считать за вид и что за род и т. д. В этом отношении, Комаров, основываясь на представленных, восходящих еще к линнеевским временам указывает, что необходимо различать родовые и видовые признаки: к первым относятся главным образом основные особенности в строении семян, плодов и цветов, ко вторым средние размеры органов, форма листьев, окраска, куститость и др. (*т. с.*, *p. 15*). Однако, вряд ли это может рассматриваться как общее правило. На совещании американских ботаников в Индианополисе в 1937 году, о котором мы говорили выше, один из участников дискуссии, Кэмп говорил о том, что часто даже в пределах одного семейства некоторые признаки иногда имеют видовое, а иногда родовое значение. Так, например, у *Vaccinaceae* признаки строения цветоножек, которыми пользуются частично для разделения родов в *Thibaudieae*, у *Euryacinae* рассматриваются как не имеющие достаточного веса, чтобы на их основании разграничивать даже виды (*т. с.*, *p. 381*). Подобного рода примеры могли бы быть с легкостью умножены, но полагаем однако, что и без этого ясно, что в вопросе выделения новых видов, родов и даже семейств (напомним то раздробление семейств, которое в последнее время произвел Хачинсон) нет и, повидимому, не может быть какого либо шаблона.

*) В другом месте своей книги (*p. 207*) Комаров пишет, что «...каждая систематическая категория соответствует более старому или более молодому этапу эволюции». Эта мысль поясняется соображением о том, что «было бы удобно если бы можно было сказать, также, что самой древней категорией будут основные типы (например, *Mukophyta*, *Schizophyta*, *Zygophyta*, *Eutallophyta*, *Phaeophyta* и *Cyanophyta*), затем классы, порядки, семейства, и самой молодой—подвиды и разновидности или климатипы, экотипы, биотипы». При этом, Комаров замечает, что «из этого не следует, однако, что классы существуют как таковыеольше чем виды. Естественно, что формирование каждой более крупной единицы началось с появления особей, имевших в основном характерную структуру данного класса. Можно, опираясь на Дарвина, с уверенностью думать, что сначала каждый класс был представлен одним видом, который затем дивергировал в род. Род этот, развивший в своем составе еще несколько видов, с течением времени дивергировал в семейство, отцепляя от себя молодые роды. Семейство в свою очередь дивергирует в порядок, а порядок в класс».

Следует признать, что эти положения акад. Комарова представляются в значительной мере неясными. Мысль, имеющая чрезвычайно большое значение для основной проблемы эволюции растений, брошена здесь вскользь и не развита с той ясностью, которая вообще характеризует поэзийного корифея советской ботаники.

Отсутствие четких разграничений между признаками, относимыми к категориям видовых, родовых или семейственных связано несомненно именно с отсутствием этих разграничений в природе. Пути эволюции достаточно сложны и противоречивы и поэтому выделение новых видов и родов производилось и будет производиться систематиками путем тщательного анализа отдельных признаков, рассмотрения их константности, распространения у родственных растений и пределов вариирования, при чем, разумеется, один и тот же признак у разных растений может иметь совершенно различное значение. Не может быть установлена классификация признаков по их видовому, родовому или семейственному значению прежде всего потому, что признаков с таким значением, общим для всех групп растений вообще не существует. Вероятно, для большинства ботаников эти истины являются самоочевидными. Однако, если этот путь работы систематика и является единственно верным, то это вовсе не означает, что он в какой либо мере гарантирует от ошибок. Если оставить в стороне мотивы щеславия, личной выгоды, наконец, чисто «спортивного интереса», которые иногда (к счастью все же относительно очень редко) к большей или меньшей доле играют роль при описании и выделении новых родов и видов (и о которых, как правило, не принято говорить), то и самый скрупулезно-добропроводный исследователь на своем пути находит десятки источников заблуждений. Особенно это относится к выделению новых видов и родов на основании филогенетических соображений. И не так уже неправ, может быть Эдуард Шерф (*Sherff* 1940), когда он не без доли цинизма замечает, что отдых на берегу моря или плотный завтрак могут иногда выкристаллизовать новое понимание филогенетических связей.

Таким образом, в основных признаках, по которым современная систематика растений выделяет виды, роды и семейства, мы не находим точного разграничения, позволяющего отнести одну категорию признаков к видовым, другую к родовым и т. д. *A priori*, еще менее мы можем расчитывать найти такие разграничения в признаках строения древесины, которые почти никогда, за очень редкими исключениями, о которых будет сказано ниже, не кладутся в основу описания родов или видов. Однако, все же, привлечение к работе систематика целого комплекса признаков, стабильность которых, как это было показано ранее, оказывается, достаточно высокой, безусловно представляет значительный интерес. Поэтому, на следующих страницах нами будет сделана попытка дать анализ систематического значения признаков строения древесины в определении таких понятий как вид, род и семейство. Естественно, что эти признаки могут быть регистрируемы с должной полнотой только у древесных растений, так как у травянистых процессы упрощения структуры обычно настолько значительны, что могут быть выявлены только немногие признаки (напр. тип перфорации сосудов). Но и с этими ограничениями, эти признаки могут оказаться очень важ-

ными, в известной степени уточняющими наши понятия о родственных взаимоотношениях растений.

В последующих четырех параграфах мы попытаемся вкратце изложить систематическое значение основных особенностей структуры древесины. Естественно, что это изложение может быть дано лишь как сумма примеров, взятых иногда из нашего личного опыта, большей же частью заимствованных из работ наших коллег. Привлеченный материал мог бы быть, разумеется, многократно увеличен. Нам представляется однако, что загромождение текста списками названий растений, где, тем или иным автором был отмечен тот или иной признак, не придало бы этой части нашей работы большой убедительности. Приведенные примеры в некоторой степени показывают насколько разнообразны признаки строения и как ассоциируются некоторые из них с различными таксономическими подразделениями. Обобщений здесь мы не делаем, оставляя их для последних разделов настоящей главы, где попытаемся дать некоторый итог полученным данным.

По мере возможности, мы пытались сократить текст этого отдела работы. Так, например, нами не рассматривается систематическое значение тилл, некоторых аномальных типов строения древесины и т. д., хотя эти структуры не лишены значения с интересующей нас точки зрения. Поэтому, нами не дается также ни определений тех или иных элементов древесины, ни существующих классификаций их, за теми неизбежными исключениями, когда эти определения или классификации мало известны за пределами узкого круга лиц, специально занятых анатомией древесины. Примеры, приводимые нами, заимствованы главным образом из литературы последних лет. В данном случае это сделано потому, что в последних работах мы видим не только более обширный круг объектов исследования, но и более четкую терминологию в описаниях.

Систематическое значение структуры и распределения сосудов

Сосуды, характернейший элемент проводящих путей покрытосеменных отличаются значительным разнообразием скульптуры своих оболочек и типа перфораций. За исключением 8 родов (*Drimys*, *Wintera*, *Bubbia*, *Belliolum*, *Eriospermum*, *Zygogynum*, *Trobodendron*, *Tetracentron*) относящихся к порядку *Ranales* и характеризующихся отсутствием сосудов (что в свое время дало основание ван Тигему (*van Tieghem* 1900) отдельить их под названием *Homoxyloées* от всех остальных двудольных, обозначенных им как *Heteroxyloées*), сосуды являются наиболее постоянным признаком древесины всей обширной группы *Dicotyledoneae**).

Наиболее существенными с систематической точки зрения представляются различия в типе перфорации сосудов. Некоторые, относительно немногие виды характеризуются наличием в зрелой древесине

*) Отсутствие сосудов в результате редукции отмечено у некоторых травянистых двудольных (особенно суккулентов) (см. *Solereder* 1908).

сосудов как с простыми, так и с лестничными перфорациями. В нашей флоре к этим видам относятся благородный лавр, платан и восточный бук (Яценко-Хмелевский 1936, 1946), и некоторые другие породы, причем, обычно, простые перфорации преобладают. Большинство видов древесных растений характеризуется присутствием одного или другого типа перфораций. Признак этот, повидимому, довольно константен и часто характеризует собой целый род, группу родов или даже семейство. Из 211 семейств учтенных в сводке Рикорда (*Record* 1936) 110 семейств, (т. е. несколько более половины) характеризуются наличием в древесине лишь сосудов с простыми перфорациями, у 31-го семейства встречаются лишь лестничные перфорации. Для остальных семейств характерно либо преобладание простых перфораций (43 семейства, т. е. около 20%) либо лестничных (27 семейств—немногим более 15%). Представители одного и того же рода как правило имеют всегда один тип перфораций и случаи, когда одни виды имеют простые перфорации, а другие лестничные, повидимому, представляют скорее исключение (напр. магнолии).

Простые перфорации могут различаться друг от друга по своему расположению на стенке сосуда. Положение это может варьировать от бокового, когда перфорации расположены на боковых (обычно радиальных) стенках до поперечного, когда перфорация расположена на поперечной стенке и сосуд имеет вид открытой с обоих концов трубки. Здесь, естественно, мыслимы многочисленные переходы, но многие систематические группы вполне устойчиво характеризуются определением типов простых перфораций. Например, большинство *Romoideae* имеет только боковые перфорации (Туманян 1947) в то время как обширная группа древесных бобовых почти исключительно характеризуется поперечными простыми перфорациями (Senn 1943). Этот признак, повидимому тоже скорее характеризует крупные таксономические подразделения—род или группу родов и примеры отдельных видов одного рода, имеющие различное положение простой перфорации подыскиваются с трудом.

Тип лестничных перфораций значительно более разнообразен, так как лестничные перфорации могут иметь очень различное число перекладин, до 90—150 перекладин, у *Ilicium*, *Euptela* (Mac Langblin 1943) (в нашей флоре до 30—40 у *Cornus*, *Viburnum*, *Vaccinium arctostaphylos*—Яценко-Хмелевский 1938, 1946) и до 1—3 у *Corylus*, *Erica* и многих других, со всеми возможными переходами. Кроме того, некоторые виды имеют отчетливые окаймления на отдельных перфорациях, слагающих лестничную перфорационную пластинку, в то время как у других это окаймление отсутствует. Положение лестничной перфорационной пластинки на стенке сосуда всегда боковое и поперечные лестничные перфорации как будто вообще отмечены не были. К лестничным перфорациям примыкают своеобразные сетчатые перфорации, встречающиеся у некоторых *Ericaceae*, *Compositae* и др. (Solereder 1888, Jeffrey 1917, Thompson 1923, Яценко-Хмелевский 1946).

Число перекладин, редко очень константное в крупных группах, обычно вариирует в значительных пределах в одном образце. Однако, верхний предел числа перекладин для многих видов вполне характерен. Так, например, среди кавказских видов рода *Corylus*, *C. colchica* четко выделяется от других наличием 4—5 перекладин в перфорационной пластинке, в то время как у *C. avellana* и *C. colurna* число перекладин в среднем равно 12—15. (Чхубианишвили 1936, Яценко-Хмелевский 1938). *Rhododendron flavum* отличается от других кавказских рододендронов именно числом перфораций. (Яценко-Хмелевский 1946).

Размер пор, характер их сомкнутости, тип поровости—все это для многих групп имеет первостепенное систематическое значение! Так, например, мелкие окаймленные поры (диаметром менее 4 микр.) характерны для представителей 160 родов древесной флоры Америки принадлежащих к 62 семействам (*Record* 1943) из общего числа 1100 родов и 115 семейств, учтенных в известном руководстве Рикорда и Геса (*Record and Hess* 1943). Этот признак иногда характеризует собой целые роды или даже группы близких родов, почти никогда, впрочем, не поднимаясь до степени признака семейства (за исключением, разумеется монотипных или очень небольших семейств).

Крупные поры, также могут характеризовать целый род. Например, для многих кленов характерен и крупный размер окаймленных пор на стенках сосудов и характер их расположения—здесь довольно часто (почти у всех видов—Яценко-Хмелевский 1939) можно наблюдать шестиугольные сомкнутые окаймленные поры, придающие стенке сосуда вид разрезанных пчелиных сот.

Здесь же уместно упомянуть о т. н. «зубчатых порах», описанных впервые Бэйли (*Bailey* 1933) и характеризующих многие древесные бобовые, а также и некоторые другие древесные растения. Всего этот признак был отмечен Бэйли у 24 семейств. Систематическое его значение, хотя и ограниченное группой близких видов, бесспорно.

Тип поровости является весьма характерным для многих семейств. Прямая и лестничная поровость были отмечены в 100 родах 52 семейств древесных растений Америки (*Record* 1943) причем, повидимому, этот тип поровости является постоянным признаком для целого ряда семейств—*Aquifoliaceae* (*Record* 1943), *Araliaceae* (*Record* 1943), *Cannoniaceae* (*Tippo* 1938), *Hamatolidaeae* (*Tippo* 1938), *Magnoliaceae* (*MacLaughlin* 1935, *Gardt* 1943) и некоторых других.

Этот признак (тип поровости) во многих семействах подвержен значительным колебаниям (напр. у *Ericaceae* где наблюдается все переходы от лестничной поровости у *Vaccinium* до косой у *Erica*—Яценко-Хмелевский 1946). Во многих видах различный тип поровости отмечается в одном и том же образце у двух рядом расположенных сосудов (напр. *Fagus orientalis*—Яценко-Хмелевский 1934, 1946).

Сpirальные утолщения сосудов являются широко распространенным признаком, очень легко бросающимся в глаза. В сводке Рикорда (*Record* 1936), на которую нам приходится довольно часто ссылаться,

приведено 270 родов, относящихся к 86 семействам, в древесине представителей которых отмечен этот признак. Дальнейшими исследованиями это число будет, разумеется, увеличено. Для многих монотипных родов или родов с небольшим количеством видов, этот признак может рассматриваться как родовой, но в крупных родах константность его обычно не выдерживается. Так, считалось установленным, что спирали в сосудах характерны для всего рода *Illex* и в 1926 г. Рикорд посвятил специальную заметку древесинам некоторых видов этого рода, лишенных спиралей (*Record* 1926). В дальнейшем, было установлено, что для тропических представителей рода отсутствие спиралей является общим правилом (*Record* 1943) и спирали характерны только для относительно немногих видов *Illex*, растущих в умеренных широтах.

Сpirальные утолщения редко присутствуют во всех сосудах и часто бывают приурочены к сосудам поздней древесины (напр. у *Elaeagnus*—Яценко-Хмелевский 1946) но и в отдельном членнике спирали могут быть выражены по длине членника с различной интенсивностью и иногда встречаются только в окончаниях (клювах) сосудов.

Во многих группах близких родов или видов можно наблюдать все переходы от вполне отчетливых спиралей до едва заметной штриховатости. Некоторые роды очень постоянно характеризуются штриховатостью стенок сосудов и последняя в ряде случаев может иметь систематическое значение. В некоторых родах только немногие виды отличаются этим признаком, по которому они могут быть отделены от близких видов (*Pyrus communis* и *P. raddeana* среди многочисленных кавказских груш—Туманян 1947).

Большое значение обычно придается распределению просветов сосудов на поперечном срезе. Нам уже приходилось указывать в предыдущей главе на приуроченность признака кольцесосудистости древесины к северной умеренной зоне. Естественно, что в прошлом столетии, когда систематическая анатомия древесины оперировала по преимуществу с европейскими и североамериканскими древесными породами, распространению этого признака придавали преувеличенное значение.

Однако, и после тех поправок, которые внесло в наши представления о структуре древесины исследование громадного количества тропических растений, все же этот признак остается вполне существенным. В списках Рикорда (*Record* 1936) приведено 61 семейство, где кольцесосудистость отмечена в общем количестве 149 родов. Даже не принимая во внимание те роды, где скорее наблюдается не кольцесосудистость, а только тенденция к ней (напр. у Рикорда приведены такие древесные породы, как *Cydonia*, *Crataegus*, *Mespilus*, *Carpinus*, которые только с большой натяжкой могут быть отнесены к этой категории), то все же этот признак может быть отмечен у примерно 120 родов. Значение его обычно родовое, хотя в некоторых случаях (напр. сем. *Leguminosae*) он характеризует целую группу родов.

Тенденция к кольцесосудистости замечается у многих растений

(список таких древесных пород, вероятно, мог бы оказаться чрезвычайно обширным), отличающихся по этому признаку от близких видов. Так, например, среди кавказских груш, отличающихся строгой рассеянносудистостью, некоторые виды (*P. syriaca*) обладают вполне отчетливой тенденцией к образованию кольца просветов в весенней части годичного слоя (Туманян 1947).

Известный интерес представляют и те особые формы распределения просветов на протяжении годичного слоя, которые встречаются у *Ulmus*'ов, крушин и некоторых других пород. Такой тип распределения сосудов, весьма характерный для некоторых родов (например, те же *Ulmus*'ы, подрод *Eurhamnus* рода *Rhamnus*) иногда характеризует отдельные виды (*Prunus ilicifolia*, например). Распространение этих признаков относительно очень незначительно. В определителях Рикорда для американских древесин (*Record* 1943), составленных на основе изучения очень обширного числа древесных пород западного полушария (представители 1100 родов древесных растений) отмечено всего 89 родов, отдельные представители которых характеризуются распределенным просветов сосудов в «ульмусовидных» или волнистых тангенциальных полосах и 38 родов, с расположением просветов в виде «дендритов» или «пламени» («крушиновидное расположение сосудов»).

Значительно более широкое распространение имеют различные группировки отдельных просветов, не образующих общего рисунка годичного кольца, но придающие ему характерный вид.

Так, очень распространено соединение отдельных просветов в «цепочки» различной длины. Этот признак очень характерен для древесины клёнов и является для этого рода одним из основных диагностических признаков. (Яценко-Хмелевский 1939). Такое же распределение характерно для *Salicaceae*, большинства *Betulaceae* (Яценко-Хмелевский 1936) и многих других растений. Очень обычно также и соединение просветов сосудов в группы, напр. у многих *Fagaceae*, *Juglandaceae*, *Platanaceae* (*Tippo* 1938). Эти признаки обычно характеризуют собой род, иногда группу близких родов или небольшие семейства.

Представляет систематический интерес и контур отдельного просвета. Многие виды и даже целые роды характеризуются угловатым сечением сосудов на поперечном срезе (например, *Vaccinium*, *Epigaea* и др.) в других, напротив, сечение всегда строго округло. Признак этот, которому, как мы увидим далее, придается очень большое филогенетическое значение, представляет для систематической анатомии относительно узкий интерес, так как часто характеризует только отдельные группы близких видов, и кроме того, не всегда достаточно четко выражен, показывая, сплошь и рядом у одной и той же породы все переходы от резко угловатого сечения до вполне округлого. Тем не менее для сем. *Betulaceae*, например, характерно отчетливое преобладание угловатых сосудов, которые встречаются у 90% исследованных представителей трибы *Betuleae* и у 100% представителей трибы *Corylleae* (*Tippo* 1938).

Форма членников сосудов для многих групп является вполне характерной. Сем. *Leguminosae*, как правило, характеризуется бочкообразными сосудами (Senn 1943), в то время как у близкого семейства *Kosaceae* мы имеем значительные колебания в форме членников сосудов (Tippo 1938), обычно удлиненных у *Pomoideae*, (Туманян 1946) и более укороченных у *Amygdaleae* (Burgerstein 1896).

В соответствии с этим, определенное систематическое значение имеют и размеры элементов, хотя, как мы видели во второй главе величина клеточных отдельностей подвержена значительным колебаниям.

Все же широкие и короткие членники сосудов дубов, ясеней, большинства бобовых являются для этих растений вполне четким систематическим признаком, хорошо отличающим их (наряду, разумеется, и с другими признаками) от кизила, самшита и других древесных пород, которые всегда характеризуются очень длинными сосудами (Яценко-Хмелевский 1938, 1939).

Однако злоупотребление признаками размера для целей систематической анатомии часто приводит к плачевным результатам. Так, в цитированной выше работе Бургерштейна, также как и в его предыдущей работе о древесине *Pomaceae* (Burgerstein 1895) в основу разграничения родов *Rutus*, *Malus* и некоотрых других положены размеры диаметров сосудов, высота клеток лучей и некоторые другие количественные признаки. Уже *a priori* можно было сказать, что эти цифровые отличия являются случайными и Туманян не трудно было показать, что по этим признакам отличать близкие роды *Pomoideae* не возможно (Туманян 1948).

Для некоторых видов характерны чрезвычайно длинные волокнистые сосуды. Этот тип сосудов был впервые отмечен Вудуортом у *Passiflora vitifolia* и оказался характерным еще для 13 видов этого рода. Такие же своеобразные сосуды были отмечены, кроме того, у некоторых других представителей сем. *Passifloraceae*, а также у ряда видов рода *Eupatorium* и рода *Celastrus* (Woodworth 1935).

Между многими из признаков, разобранных выше, существуют более или менее тесные корреляции. Так, например, обычно угловатое сечение членника сосуда на поперечном срезе связано с наличием лестничной перфорации, также как и прямая и лестничная поровость. Эти корреляции нам предстоит специально рассмотреть в последней, третьей главе нашей работы, здесь о них можно упомянуть только в нескольких словах, тем более, что в этих закономерностях часто можно найти много исключений и мы знаем целый ряд растений, систематическим признаком для которых является как раз, например, наличие угловатых сечений просветов сосудов, сочетанное с простыми перфорациями (некоторые груши, Туманян 1947).

Систематическое значение структуры и распределения волокон.

В настоящем параграфе, мы, под общим термином «волокна» рассмотрим все прозенхимные элементы древесины, за исключением уже

рассмотренных сосудов и тех немногочисленных элементов, которые могут бесспорно быть отнесены к паренхиме (так называемая «веретеновидная паренхима», по определению «Словаря терминов, употребляемых при описании древесины», см. Яценко-Хмелевский и Джапаридзе 1936).

Таким образом, к этим волокнистым элементам относятся волокна либриформа, волокнистые трахеиды, трахеиды, сосудистые трахеиды и их модификации, которые, в тех или иных соотношениях составляют основную массу древесины огромного большинства древесных пород и придают ей прочность необходимую для поддержки ассимиляционного аппарата—корны.

Если разграничение между трахеидами, с одной стороны и волокнами либриформа с другой, не представляет особых затруднений и доступно каждому, даже малоопытному исследователю, то разграничение между волокнистыми трахеидами и волокнами либриформа, до сих пор еще является предметом дискуссий (Reinders 1935, Bailey 1936).

Наличие трахеид является вполне характерным признаком для многих семейств. Оставляя в стороне всю группу хвойных, для которых основным признаком является исключительное присутствие трахеид и «гомоксилярные двудольные», перечень которых мы приводили в начале предыдущего параграфа, присутствие трахеид (вместе с сосудами) отмечено для древесины довольно значительного количества двудольных. В сводке Рикорда (Record 1936) приведено 50 семейств, в которых основную массу древесины составляют «древесные волокна с заметными окаймленными порами»*).

Для целого ряда семейств, трахеиды являются единственным видом механических элементов. Таковы, семейство *Magnoliaceae* (McLaughlin 1933), *Casuarinaceae*, *Hymeneliaceae*, *Bixaceae*, *Platanaceae*, *Eupomatiaceae*, *Brennelliaceae*, *Cuponiaceae* (Tippo 1938), и некоторые другие.

В других семействах все волокнистые элементы относятся к волокнистым трахеидам—*Dilleniaceae*, (Vestal 1937), *Rhoipteleaceae*, *Betulaceae* (Tippo 1938) и др. Наконец для некоторых семейств, как *Leguminosae* характерным является присутствие исключительно волокон либриформа (Saarfe 1887).

К сожалению, в номенклатуре волокнистых элементов древесины существует невообразимая путаница, которая не исчезла и до самого последнего времени. До сих пор, во многих работах встречаются такие указания, как, например, «волокнистые трахеиды с простыми порами» (Vestal 1937), что с точки зрения классификации Международной Ассоциации Анатомов Древесины является полной бессмыслицей. Это обстоятельство крайне затрудняет составление полного обзора по встре-

*). Покойный проф. Рикорд, во избежание недоразумений связанных с употреблением термина «трахеида», так обозначал те элементы, которые по классификации Международной Ассоциации Анатомов Древесины, должны быть отнесены к категории трахеид (ср. Record 1944).

чаевомости тех или иных типов волокнистых элементов в определенных систематических группах.

Тем не менее, очевидно, что в большинстве семейств мы встречаемся с двумя и более типами волокнистых элементов. Целый ряд видов характеризуется константным присутствием трахеид и волокон либиформа (*Berberis orientalis*—Яценко-Хмельевский 1939), трахеид, волокнистых трахеид и волокон либиформа (*Fagus orientalis*—Яценко-Хмельевский 1934, 1936, 1946).

Иногда близкие виды отличаются составом своих волокнистых элементов. Так, *Nothofagus Cunninghamii* имеет волокна с хорошо различимыми окаймлениями, а у *Nothofagus betuloides* окаймления остаточные и эти элементы должны быть отнесены к группе волокон либиформа (Яценко-Хмельевский 1945). Аналогичные примеры приводит Рейндерс в своей уже цитированной нами статье. Так, например, *Garcinia dioica* и *G. laterifolia* имеют волокнистые трахеиды, в то время как волокна *Garcinia balica*, *G. dulcis* и *G. celebica* относятся к волокнам либиформа. Рейндерс пользуется этим примером для того, чтобы опорочить критерий, примененный комитетом по номенклатуре МААД для разграничения волокнистых трахеид от волокон либиформа, но, повидимому, он здесь не прав, так как и во многих других случаях близких видов мы видим такие различия в строении оболочек волокон, которые несомненно требуют различных терминов для обозначения этих элементов.

Среди трахеид, классификация МААД различает, кроме трахеид в собственном смысле слова, сосудистые трахеиды, вазицентричные трахеиды и наконец, тяжевые трахеиды.

Присутствие этих элементов в различных комбинациях имеет обычно очень существенное значение, хотя определенная комбинация редко характеризует группу большую чем род. Так для *Berberis orientalis* характерно присутствие сосудистых трахеид, трахеид и волокон либиформа (Яценко-Хмельевский 1939), древесина *Punica granatum* и *Pistacia mutica* состоит из трахеид и волокон либиформа, древесина лавра—из сосудистых трахеид и волокон либиформа (Яценко-Хмельевский 1936, 1938). *Hippophae rhamnoides* и *Elaeagnus angustifolia* из сосудистых и волокнистых трахеид (Яценко-Хмельевский 1938, 1946).

Среди всех типов трахеид, вазицентричные трахеиды представляют наибольшую редкость, встречаясь только у очень немногих родов и видов. Всего можно назвать не более 2—3 десятков родов, где до настоящего времени эти элементы были отмечены в сколько нибудь значительных количествах. Гесс, в продолженных им «Определителях американских древесин» Рикорда (Hess 1946), указал на некоторые семейства в западном полушарии, где распространены такие трахеиды. Этими семействами он насчитывает всего 11, причем только для *Connaraceae*, *Hippocrateaceae* и *Myrtaceae* этот признак является более или менее постоянным. Из растений нашей флоры вазицентричные трахеиды отмечены только у некоторых дубов и каштана (Яценко-Хмельевский 1939).

Особую группу волокнистых элементов составляют т. н. «перего-

родчатые волокна», которые могут быть относимы (в зависимости от характера пор) и к волокнистым трахеидам и к волокнам либриформа. Встречаются также, но гораздо реже и перегородчатые трахеиды, которые, впрочем, в настоящее время определяются термином «тяжевая трахеида».

Перегородчатые волокнистые трахеиды распространены довольно широко. Недавно, Харар (*Harar 1946*) дал подробный список видов, родов и семейств, где встречается этот тип элементов. Всего перегородчатые волокнистые элементы были отмечены этим автором у 2.253 видов, относящихся к 620 родам 78 семейств^{*}). Этот признак редко характеризует семейство в целом, хотя для многих семейств, как *Sapindaceae*, *Flacourtiaceae*, *Anacardiaceae*, *Rubiaceae* и некоторых других, наличие перегородчатых волокнистых трахеид является достаточно характерным.

В список Харара не включены некоторые семейства, ряд представителей которых обладает перегородчатыми древесными волокнами (напр., *Salicaceae*, *Dipterocarpaceae*, *Caprifoliaceae*—*Solereder 1908*). Повидимому волокнистые элементы древесины этих растений Харар отнес к волокнам либриформа.

В некоторых древесных породах, все или почти все волокнистые элементы характеризуются наличием перегородок (напр., многие *Arecaceae* и *Polygonaceae*), в других—перегородчатые волокна собраны около сосудов (*Ochnaceae*—*Wallacea*, *Cespedisia*, *Tyleria*) или же составляют отдельные полосы, расположенные в определенном порядке.

Обычно, наличие перегородок в волокнистых элементах древесины связывают с накоплением в них запасных веществ, в частности крахмала. Однако, данные Харара указывают, что это является скорее исключением. Именно, из исследованных им представителей 620 родов, крахмальные зерна в перегородчатых волокнистых трахеидах были замечены только у 8 родов, причем именно у тех родов, у которых древесная паренхима чрезвычайно редка или вообще отсутствует. Кроме того у 15 родов, в перегородчатых волокнистых трахеидах, в ядерной части ствола, им были отмечены кристаллы. Так как Хараром исследовались, главным образом, образцы из коллекций Иельского и Дьюкского Университетов, собранные в различные сезоны вегетации и не фиксированные специально для подобного рода исследований, то бесспорно, что в ряде случаев присутствие крахмала могло ускользнуть от внимания исследователя. Однако, во всяком случае очевидно, что запасающая функция для этих элементов является в большинстве случаев совершенно второстепенной.

В тех случаях, когда в древесине встречаются одновременно и трахеиды и волокна либриформа (или существует какая нибудь иная

^{*}) Надо указать, что Харар понимает термин «волокнистая трахеида» очень широко, включая туда и такие элементы, которые бесспорно должны быть отнесены к волокнам либриформа.

из комбинаций различных волокнистых элементов, описанных выше), то характер распределения одних элементов по отношению к другим может иметь систематическое значение. Таково очень характерное распределение трахеид в массе волокон либриформа у барбариса (Яценко-Хмелевский 1939), распределение трахеид в древесине кленов секции *Gemmata* (у высокогорного клена *Acer Trautvetteri* и отчасти у *A. pseudo-platanus* и *A. velutinum*) в виде тангенциальных полос, отличимых от основной массы волокон либриформа и позволяющих (наряду с другими признаками) различать представителей этой секции от других кавказских кленов. (Яценко-Хмелевский 1939). Этот специфический «рисунок трахеид» обычно характеризует небольшие систематические подразделения—род, секцию, иногда просто группу близких видов.

Для некоторых родов характерно наличие особых типов волокон, отличающихся от остальной массы механической ткани своей тонкостенностью, широкими полостями и наличием внутри полостей различного рода включений. Такие волокна обычно расположены в виде радиальных диагональных или тангенциальных полос, иногда окружающих сосуд, реже разбросанных по протяжению годичного кольца. Это довольно редкие структуры, встречающиеся, главным образом, у некоторых тропических видов (виды родов *Connarus*—*Connaraceae*, *Alvaradoa*—*Simarubaceae* и некоторые другие) (Hess 1946).

Для некоторых групп растений систематическим признаком являются спиральные утолщения волокон. Эти образования особенно характерны для сем. *Rosaceae*, где они встречаются у целого ряда видов (Burgerstein 1895, Туманян 1946). В других семействах волокна со спиральными утолщениями наблюдались значительно реже. В сводке Рикорда (Record 1936) указано 18 семейств (не считая *Rosaceae*) с 28 родами где был отмечен этот признак. Последующие исследования, насколько нам известно, прибавили к списку Рикорда только одно семейство с одним родом в нем—*Escalloniaceae* (Hess 1946).

Наличие спиральных утолщений у трахеид хвойных имеет большое систематическое значение. Филипс, давший недавно сводку наших сведений о строении древесины хвойных (Phillips 1941) указывает, что спиральные утолщения встречаются у *Pseudotsuga*, *Taxus*, *Cephalotaxus* и некоторых видов *Picea*. Выраженность спиралей неодинакова у различных растений—для *Taxus* они характерны для всех трахеид годичного кольца, у *Pseudotsuga* спирали хорошо выражены в ранней древесине и отсутствуют или слабо развиты в поздней, у *Larix* и *Picea* напротив, они преимущественно встречаются в поздней древесине.

Высказанные Ярмоленко (1923) соображения относительно спиралей *Larix* якобы представляющие собой трещины в оболочке—повидимому, вызваны некоторым недоразумением—спиральная штрихованность вторичной оболочки, связанная с ее мицелярным строением—явление вполне обычное у очень многих пород (Krieg 1907, Pillow and Luxford 1937, Phillips 1937).

В некоторой мере систематическим признаком является форма

окончаний волокон, именно наличие на концах волокна зазубрин, разветвлений и т. д. Этот признак, впрочем, значительно вариирует и распространение таких волокон не прослежено на достаточно обильном материале.

В древесине хвойных большое систематическое значение имеет распределение пор. Расположение пор в два ряда на стене трахенда (т. н. араукароидное расположение пор) характерно только для *Araucaria* и *Agathis* и этот признак широко используется в палеоботанике. Все остальные хвойные имеют, как правило, один ряд пор на стенке трахенды и исключения здесь довольно редки (напр. у *Cedrus* и *Sequoia*).

Систематическое значение структуры и распределения лучей

Лучи являются весьма распространенной составной частью древесины и их отсутствие было замечено среди двудольных только у немногих видов, например, у *Monsonia angustifolia* и *Averrhoea carambola* из *Geraniaceae* (Solereder 1885, 1908), у ряда *Chenopodiaceae* и некоторых других растений; причем, обычно, отсутствие лучей связано с различного рода аномалиями в строении стебля. Для огромного же большинства древесных растений, как хвойных, так и лиственных, радиальные лучи в древесине являются постоянно присутствующим признаком, имеющим, как правило, большое систематическое значение.

Заметные, обычно, простым глазом или в обыкновенную лупу, радиальные лучи (их величина и распределение) очень часто кладутся в основу определителей древесины.

Наиболее заметный признак луча—это его ширина, определяемая числом рядов составляющих его клеток (*series* в английской литературе, то, что в литературе на русском языке мы обозначаем термином «рядность»). Понятие «широкого» луча является в значительной мере условным и Дадсуэлл и Рикорд, посвятившие специальное исследование встречаемости этого признака в древесине громадного количества растений, относят к древесине с «широкими» лучами, все те древесины, в которых лучи представляются наиболее заметным признаком на поперечном срезе (Dadswell and Record 1936, р. 3). Такое определение вряд ли представляется вполне удачным с теоретической точки зрения, но имеет ряд чисто практических преимуществ.

Всего, широкие лучи в этом понимании были отмечены Дадсуэллом и Рикордом у 50 семейств. Несколько позднее, Рикорд увеличил это число до 62 семейств (Record 1944).

Просмотр данных этих авторов приводит к убеждению, что наличие широких лучей только в очень редких случаях является более или менее постоянным признаком для целого семейства. Так, из 50 семейств, для которых Дадсуэллом и Рикордом составлен определитель и дано описание, 16 семейств монотипны и, следовательно, наличие широких лучей характеризует скорее род, чем семейство. Из остальных 34 семейств только для 13 семейств, наличие широких лучей является

признаком характеризующим всех, или, большинство представителей семейства.

Любопытно, что ни в сводке Дадсуэлла и Рикорда, ни в определителях Рикорда, нет указания на встречаемость широких лучей у *Aceraceae*, где, однако, целый ряд видов (в том числе и северо-американских, прекрасно известных Рикорду, в свое время посвятившего специальную заметку древесине кленов—*Record* 1913) обладает весьма характерными широкими лучами (Яценко-Хмелевский 1939). Повидимому широкие лучи *Acer* выходят за рамки того определения «широкого луча», которое было приведено нами несколько выше.

Таким же признаком является наличие в древесине только однорядных лучей. Однорядный луч является, как будто бы, совершенно четким анатомическим понятием, не допускающим никаких сомнений в его толковании. Однако, как правильно замечает Рикорд, давший сводку и этого признака у американских древесных пород, вряд ли имеется хотя бы одно растение, в древесине которого были бы только однорядные лучи, так как очень часто у однорядного луча встречаются (хотя бы на протяжении одного или нескольких слоев) два ряда клеток (*Record* 1944). Не учитывая такие локальные «удвоения» клеток, Рикорд установил около 200 родов, древесина которых характеризуется наличием только однорядных лучей. Эти 200 родов относятся к 50 семействам, причем, и это заслуживает быть отмеченным, сравнение данных Рикорда со сводкой Дадсуэлла и Рикорда показывает, что имеется только 4 семейства, у отдельных представителей которых встречаются и очень широкие (в смысле Дадсуэлла и Рикорда) и очень узкие (однорядные) лучи. Это показывает, что тенденция к образованию широких (и *vice versa*—только однорядных) лучей является достаточно общим признаком, захватывающим довольно значительные комплексы родственных групп древесных растений.

В некоторых семействах наблюдается тенденция к образованию агрегатных лучей (т. е. скоплению узких, обычно однорядных лучей, микроскопически напоминающих широкий луч). Наиболее характерны эти лучи для сем. *Betulaceae*, но, кроме березовых, они встречаются и у некоторых *Fagaceae* (*Lithocarpus*, *Castanopsis*, некоторые виды *Quercus*, *Pinus*) и у одного из представителей *Lauraceae*—*Cryptocarya* (Dadswell and Record 1936).

Все же большинство семейств древесных растений характеризуется лучами промежуточной редкости, находящимися, обычно, в различных комбинациях с однорядными лучами, почти всегда присутствующими во всех древесинах.

Эти комбинации лучей различной редкости могут быть достаточно разнообразны. Большинство видов рода *Fagus*, например, характеризуется встречаемостью лучей всех типов рядности (от очень широких—в 12—14 рядов клеток, до однорядных, со всеми промежуточными типами) в то время как для многих видов *Quercus* как раз харак-

терно отсутствие промежуточных типов лучей между широкими и однорядными (Яценко-Хмелевский 1939 *in MS*).

Для различных секций рода *Acer* также характерно определенные комбинации типов лучей—широких и высоких в секции *Gemmata*, широких и коротких в секции *Goniocarpa* и узких (но не однорядных) в остальных секциях, представленных на Кавказе (Яценко-Хмелевский 1939а).

Высота лучей, таким образом, в ряде случаев имеет также систематическое значение, хотя этот признак подвержен гораздо более значительным колебаниям чем ширина лучей. Высокие и широкие лучи свойственны многим лианам, например, *Clematis*, и, в этом отношении, систематическое значение их часто ограничено определенным габитуальным типом.

Чрезвычайно характерным признаком является так называемое ярусное расположение лучей. Связанное с особым типом деления камбимальных клеток, ярусное расположение свойственно не только лучам, но и другим элементам древесины (волокнам, сосудам и паренхиме). Однако, только ярусное расположение лучей является чрезвычайно наглядным признаком, обращающим на себя внимание даже при рассматривании древесины невооруженным глазом.

Этому признаку посвящена обширная литература*) в достаточной мере выяснившая его распространение и систематическое значение. Не так давно, учет встречаемости ярусности был сделан Рикордом (*Record* 1936) и Чоком (*Chalk* 1937). Между списками, составленными этими двумя исследователями нет полного совпадения, что объясняется, по-видимому, не только разным пониманием ярусности (Чок трактовал ярусность несколько более широко, чем Рикорд), но и различием в материале (именно в иэльской коллекции, с которой работал Рикорд, преобладают древесины из тропической Америки, в то время, как аксфордская коллекция особенно богата центрально-африканскими породами).

Суммируя оба эти списка, можно считать установленным, что явление ярусности встречается у представителей 49 семейств, причем, однако, более всего оно характеризует некоторые подразделения сем. *Leguminosae*. В этом крупном семействе, этот признак вовсе не отнесен в подсемействе *Mimosoidea*, но наблюдается у 14% представителей подсемейства *Cesalpinioidea* и у 37% представителей подсемейства *Papilionoidea* (*Senn* 1943).

Ярусность не всегда характеризует крупные таксономические группы. Так, например, ярусность имеется у *Hippophae rhamnoides*, но отсутствует у кавказских представителей близкого рода *Elaeagnus*. В предыдущей главе мы уже упоминали о том что в древесине *Hibiscus tiliaceus* этот признак был отмечен у одних образцов и отсутствовал у других.

*) Краткий обзор основной литературы по ярусности приведен в нашей заметке об этом признаке у *Hippophae rhamnoides* (Яценко-Хмелевский 1946).

Характер прохождения узких лучей, видимый на поперечном срезе часто может иметь систематическое значение. Так, для многих видов близких родов *Rhus*, *Cotinus*, *Toxicodendron*, *Metopium*, *Maloëma* характерно изгибание лучей при встрече с сосудами (Яценко-Хмелевский 1938 *in MS*, *Heimsh* 1940), в то время как у *Pomoidaeae* лучи (той же шириной) как правило сосуды негибают и проходят по древесине строго радиально. (Туманян 1946).

Состав клеток лучей имеет большое систематическое значение. Гетерогенные лучи характеризуют целые обширные семейства как *Monimiaceae* (*Garrett* 1934), *Capparaceae* и *Hammamelidaceae* (*Tippo* 1938), *Dipterocarpaceae* (*Vestal* 1937) и многие другие. Наличие только гомогенных лучей в целом обширном семействе является, напротив, скорее исключением. Например, у семейства *Leguminosae*, для большинства представителей которого указаны гомогенные лучи, все же наблюдаются гетерогенные лучи, хотя и характеризующие меньшинства видов (*Senn* 1946).

Тип клеток лучей часто позволяет отличать близкие роды, как, например, *Salix*, характеризующийся гетерогенными лучами, от рода *Populus*, с его лучами, составленными из однородных клеток (*Bürgerstein* 1911, *Hermann* 1922). Таким же образом различимы *Hippophae rhamnoides* и *Elaeagnus angustifolia* (Яценко-Хмелевский 1946) и целый ряд других близких родов и видов.

Некоторые группы растений отличаются наличием в лучах отдельных крупных клеток, содержащих масла или смолы и выделяющихся своими размерами или конфигурацией от остальных клеток луча. Такие «масляные клетки» очень характерны для древесины *Lauraceae*, где они встречаются не только в лучах, но и в паренхиме (*Knoblauch* 1888, *Kanehira* 1921, *Janssonius* 1926).

Крейзель и Шенфельд, в работе, посвященной ископаемым древесинам Южного Лимбурга, утверждают, что наличие масляных клеток является основным систематическим признаком для древесины лавровых (*Kraüsel und Schönfeld* 1924), что вряд ли является совершенно точным, так как масляные клетки отмечались и в лучах представителей ряда других семейств (напр. *Magnoliaceae* у *Michelia*—*Janssonius* 1906, у *Anonaceae-Duguetia valicola*—*Record* 1925, у *Lythraceae*—*Physocalymna scaberrimum*—*Record* 1925 и многих других).

Наличие в лучах особых смоло- или камеденоносных каналов будет описано нами в следующем параграфе, посвященном древесной паренхиме и ее модификациями.

Большое систематическое значение придается характеру пор между клетками луча и сосудами или трахеидами. Этот признак играет большую роль у хвойных, где на этом основании, например, в роде *Pinus* группа *Laricinae* отмечается от других твердых сосен (подрода *Diploxyylon*) (*Shaw* 1914, Будкевич 1948).

В последнее время Филлипс предложил специальную классификацию пор на «полях перекреста» между трахеидами и лучами у хвой-

ных, различая простые, пицеоидные, купрессоидные, таксодиоидные и пиноидные поры, характеризующие определенные роды или группы видов (*Phillips* 1941). У двудольных на этот признак обращалось большое внимание Золередером, который привел обширный список семейств, характеризующихся наличием крупных простых пор между сосудами и лучами (а также древесной паренхимой) или же наличием в этих участках (на «полях перекреста», как говорят иногда) пор с отчетливым окаймлением (*Solereder* 1908). В некоторых семействах (напр. *Rubiaceae*, *Celastraceae*, *Euphorbiaceae*) встречаются перфорированные лучевые клетки (*Chalk and Chattaway* 1933). Всего этот последний признак отмечен у 74 видов 17 семейств.

В заключение необходимо указать еще на некоторые признаки в строении лучей, на которые обычно не обращается внимание и которые были отмечены нами в наших исследованиях древесины кавказских древесных пород (Яценко-Хмелевский 1932, 1936, 1937, 1938, 1939). К этим признакам относятся форма прохождения луча через границу годичного слоя, характер границы годичного слоя в широких лучах и направление тангенциальных стенок клеток лучей.

Многим древесным породам, например буку, свойственно резкое расширение широкого луча при пересечении им границы годичного слоя, в то время как другие древесные породы (напр. *Juglans*, *Rhus* и т. д.) постоянно характеризуются прямолинейным прохождением луча из одного годичного слоя в другой.

Расширение луча при переходе из одного годичного слоя в другой наблюдается у многих древесных пород—*Morus*, *Ficus*, *Elaeagnus*, *Staphylea*, *Pistacia*, принадлежащих к различным семействам.

К этому же признаку примыкают и особенности в направлении границы годичного слоя в широком луче. У многих пород, например *Fagaceae*, граница годичного слоя в луче значительно загибается внутрь по направлению к центру ствола. Это явление очень отчетливо заметно у бука, причем может быть наблюдаемо даже простым глазом (на радиальных срезах). У некоторых *Betulaceae*, например *Carpinus* и *Ostrya*, эти искривления границы в лучах (агрегатных) настолько значительны, что приводят в молодых стеблях к созданию волнистой поверхности ствола. Явления эти давно уже были отмечены в литературе (*Jost* 1901, *Bailey* 1911, 1912, *Bates* 1910 и др.) но систематическое значение их не было полностью оценено. Между тем, в ряде случаев, характер границы годичного слоя в луче является настолько четким признаком, что позволяет без труда, например, отличать *Fagus orientalis* (и *Fagus sylvatica*) от платанов (Яценко-Хмелевский 1940), хотя эти две породы обладают очень схожим рисунком поперечного среза.

Также же несовпадение границы годичного слоя в луче с общей его границей было отмечено нами у исследованных образцов *Broussonetia*, хотя у близких родов (*Morus*, *Macfura*) этот признак замечен не был.

Довольно отчетливым признаком является направление тангенциальных стенок клеток луча, как оно видно на поперечном срезе. У очень

многих древесных пород (например *Romoideae*) эти стенки расположены главным образом косо, в то время как у других (напр. *Punica*, *Zizyphus*) они располагаются преимущественно строго тангенциально, в результате чего большинство клеток приобретают прямоугольные или даже квадратные очертания.

У некоторых *Malvales* и *Tiliaceae* в лучах встречается особый тип клеток, обозначаемый термином «черепичные клетки» (*Chattaway* 1933, 1933а). В этих порядках наличие или отсутствие таких клеток имеет существенное систематическое значение.

В лучах двудольных не отмечено наличие трахеальных элементов с настоящими окаймленными порами и эти клетки («лучевые трахеиды») свойственны только некоторым группам хвойных, для которых они являются одним из важнейших систематических признаков древесины (*Holden* 1913, *Jeffrey* 1917). В древесине двудольных наблюдаются иногда клетки, лучей с сильно утолщенными оболочками, а в некоторых случаях также захождение в толщу луча отдельных волокон, претерпевающих при этом довольно значительные превращения (*Record* 1917 для *Quercus alba*, *Record* and *Garrett* 1925 для *Gonomia Kamassii*, Яценко-Хмелевский 1939 для некоторых кленов). Эти особенные структуры разумеется, также имеют систематическое значение, хотя встречаемость их очень ограничена.

Совершенно своеобразную структуру лучей (также как и вообще всей древесины) имеют некоторые лианы из семейства бобовых—*Aschynomene* (ряд видов, но не все, например не *A. dimidiata*), *Herniaria*, *Erythrina*, *Geissapsis* и *Soemmeringia*.

Систематическое значение структуры и распределения древесной паренхимы

Древесная паренхима встречается в виде тяжевой древесной паренхимы и веретеновидной паренхимы (обозначавшейся ранее термином «заменяющее волокно»). Первый вид клеток паренхимы гораздо более обычен и встречается у большинства древесин двудольных и хвойных.

Отсутствие в древесине паренхимы является сравнительно редким явлением. Так, например, паренхима не отмечена у многих представителей рода *Berberis* и близкого к нему рода *Mahonia* (*Sanio* 1863), причем вообще для сем. *Berberidaceae*, также как и для близкого к нему сем. *Lazardibalaceae* характерно очень скучное развитие древесной паренхимы. (*Solereder* 1899).

У современных и близких к ним хвойных можно наметить два типа—один богатый древесной паренхимой (иногда обозначаемой немецкими палеонтологами термином *Cypresinoxylon*) и другой тип, совершенно или почти лишенный паренхимы, к которому относятся сосновые, тиссовые и араукариевые (*Cedroxylon*). Разграничение это, однако, не является вполне отчетливым, так как, например, многие пред-

ставители сем. сосновых снабжены древесной паренхимой или даже богаты ею. У некоторых представителей рода *Abies* паренхима довольно обычна и встречается разбросанной по всему годичному кольцу (*A. bracteata*, *A. magnifica*, *A. webbiana*). Также много паренхимы и у некоторых видов рода *Keteleeria* (Tassi 1906). У других родов семейства — *Cedrus*, *Tsuga*, *Pseudolarix* и отчасти (Bailey 1909) *Picea*, *Larix* и *Pseudotsuga* паренхима встречается или в последней части годичного слоя, или же составляет в нем заключительный ряд клеток.

У *Pinus* древесная паренхима встречается только в соседстве со смоляными ходами и отдельно от них, как будто, ни разу обнаружена не была.

Все же древесная паренхима в сем. сосновых встречается относительно редко (за исключением может быть видов *Keteleeria* и одного вида пихты — *A. webbiana*), в то время как для семейства *Podocarpaceae* (Tassi 1906), *Cupressaceae* (Peirce 1937) и *Taxodiaceae* (Peirce 1936) ее присутствие является характернейшим признаком, имеющим первостепенное систематическое значение (кроме древесины *Sciadopitys* — *Taxodiaceae* — Peirce 1935 — где она отсутствует).

Для многих *Dicotyledoneae* характерно преобладание того или иного типа клеток паренхимы. Растения, в которых вся древесная паренхима представлена веретеновидной древесной паренхимой встречаются относительно редко. Из нашей флоры к ним относятся представители рода *Caragana* и некоторые *Spiraea* (Яценко-Хмелевский 1938). Гораздо более часто встречается исключительное развитие тяжевой паренхимы или же совместное присутствие обоих типов элементов, при чем один из них может преобладать. Для некоторых семейств это наличие двух типов паренхимы является довольно постоянным признаком (напр. *Aceraceae* Яценко-Хмелевский 1939, *Elaeagnaceae* — Яценко-Хмелевский 1938, 1946, *Salicaceae* — Sano 1863).

Нужно указать, что этот признак (тип клеток древесной паренхимы), установленный Сано еще в 1863 году, в последнее время не пользуется вниманием исследователей древесины. В целом ряде опубликованных за последние годы монографий (напр. Крибса о *Juglandaceae* — Kribs 1927, Хэмша и Уэтмора об этом же семействе — Heimsh and Wetmore 1939, Хэмша о *Rhus* и близких родах — Heimsh 1940, Сенна о *Leguminosae* — Senn 1943 и многих других) нет указаний на встречаемость в древесине описываемых ими семейств или групп родов веретеновидной древесной паренхимы, хотя для большинства видов этих семейств она является постоянным признаком. Нет указания на эти элементы и в превосходной работе Типпо о *Moraceae* и близких к ним семействах (Tippo 1938), также как и в сводке Рикорда (Record 1936) и его «определителях». Нам представляется, что такое отсутствие упоминаний на очень существенный анатомический элемент связано преимущественно с методикой современных исследований в области систематической анатомии древесины. Большинство исследователей (особенно северо-

американских) в настоящее время имеет дело с готовыми препаратами из обширных коллекций университетов США или Англии (например, коллекции Иэльского или Гарвардского университетов) или же с высушенными образцами из тех же коллекций. При этом препараты просматриваются обычно в очень больших количествах, естественно, несколько ослабляющих внимание исследователя к деталям каждого отдельного препарата. А различие между веретеновидной паренхимой и волокнами либриформа или волокнистыми трахеидами требует не только тщательности исследования, но и свежего (или специально фиксированного) материала для того, чтобы различить в клетках крахмальные зерна (или другие эргастические включения) которые являются основным критерием для разграничения веретеновидной паренхимы от древесных волокон^{*}). Между тем, несомненно, что тип клеток древесной паренхимы имеет бесспорное систематическое значение и заслуживает тщательной регистрации.

Если типу клеток древесной паренхимы не придавалось в исследованиях последних лет особого значения то характеру распределения древесной паренхимы на протяжении годичного кольца, напротив, посвящено довольно много исследований.

В терминологии, обозначающей различные формы распределения клеток древесной паренхимы существует некоторая путаница, связанная с различным употреблением отдельными авторами одних и тех же названий (ср. Bailey 1917). В настоящее время всеобщим распространением пользуется классификация Международной Ассоциации Анатомов Древесины, несколько обобщенная Чоком. Последний автор ввел понятие «апотрахеальной» паренхимы, включающей (как разновидности) метатрахеальную древесную паренхиму (в смысле МААД, но не Санчио—Sanio 1863) и диффузную древесную паренхиму и противопоставляемую «паратрахеальной» паренхиме (с ее тремя разновидностями—вазицентрической, крыловидной и сомкнутокрыловидной древесной паренхимой) (Chalk 1939). Распространение этих типов паренхимы отмечено различными исследователями в очень многих семействах. Сводный список по этому признаку дан Чоком в его статье (*I. c.*, p. 425). Всего им отмечено 50 семейств^{**}) для которых характерно наличие только апотрахеальной паренхимы, 59—с исключительной встречаемостью паратрахеальной паренхимы, 19 семейств промежуточных, у которых некоторые роды имеют паратрахеальную, а некоторые апотрахеальную паренхиму и, наконец, около 20 семейств, где паренхима или очень слабо развита напр. сем. *Berberidaceae* или же представители

^{*}) В этом отношении очень характерны жалобы Харара на трудность обнаружения крахмальных зерен в исследованном им материале, относящимся ко многим семействам и полученным из Иэльского и Дьюкского университетов, и необходимости применить для этой цели поляризационный микроскоп (Harrar 1946).

^{**)} Из общего количества около 150 семейств, включающих древесные формы и представленных в коллекциях имперского Лесного Института (Оксфорд).

которых имеют оба типа паренхимы в одном и том же образце древесины.

Эти данные выдающегося английского анатома представляют бесспорный интерес, отчетливо указывая на большое систематическое значение этого признака, имеющего, таким образом, в большинстве случаев характер признака семейства.

Отдельные, более частные типы распределения паренхимы (очень детальную классификацию распределения древесной паренхимы дал в свое время Кра—*Krab* 1883) имеют меньшее значение, хотя в некоторых случаях ими пользуются для анатомической характеристики тех или иных систематических подразделений. Так, очень характерный метатрахеальный тип распределения паренхимы у *Ficus* (обозначаемый очень часто как «*Ficus*—тип распределения древесной паренхимы» см. *Jones* 1924) отличает все (или почти все) виды этого обширнейшего рода, изредка встречаясь, однако, и у других родов древесных растений (см. *Bancroft* 1932). Некоторым древесинам (*Terminalia*) свойствен особый тип распределения древесной паренхимы—«инициальный», т. е. встречающийся в начале годичного слоя (*Chowdhury* 1934, 1936; *Jane* 1934). «Терминальная» древесная паренхима, являющаяся, по сути дела, одной из разновидностей апотрахеального типа, встречается гораздо чаще (напр.—у видов рода *Acer*—Яценко-Хмелевский 1939).

У многих растений встречаются те или иные отклонения от нормы в строении древесной паренхимы, связанные с накоплением в ней различных масел, смол, камедей или кристаллов.

Кристаллы оксалата кальция (или, в некоторых более редких случаях, другие соединения *Ca*, см. *Record* 1927) довольно обильны в древесине и встречаются преимущественно в клетках древесной паренхимы, отличающихся от обычной древесной паренхимы меньшими вертикальными размерами (т. н. «камерные клетки»). Ряд примеров такой древесной паренхимы был описан нами в древесине некоторых кавказских розоцветных (Яценко-Хмелевский 1934). В древесинах растений умеренных широт, кристаллы встречаются относительно редко, но они гораздо обычнее у древесных пород тропических областей. (*Perrot et Gerard* 1906). Не только форма клеток древесной паренхимы, содержащих кристаллы является характерной для определенных растений, но имеет значение и форма самих кристаллов. Р. Гесс отметил, например, целый ряд семейств (*Dilleniaceae*, *Nyctaginaceae*, *Rubiaceae*, *Vitaceae* и др., всего 10 семейств и 29 родов) в древесине которых кристаллы встречаются в виде рафидов, (*R. Hess* 1936). Цистолиты в древесине представителей сем. *Opiliaceae* были найдены ван Тигемом (*van Tieghem* 1893) и Рикордом (*Record* 1923). Эти признаки имеют обычно значение для группы близких видов, хотя тенденция к образованию кристаллов может характеризовать и целые семейства.

Смолы и камеди накапливаются в древесине у очень многих растений. Среди хвойных, наличие смоляных ходов является характерным для целого ряда родов (*Pinus*, *Picea* и некоторые другие), при чем рас-

положение эпителиальных клеток и степень утолщенности их оболочек являются важными признаками для разделения некоторых родов (*Tassi* 1906). У двудольных распределение и структура различных смоло- и камедевместилиц и ходов были изучены уже довольно давно (*Höhnel* 1882). Эти образования описывались для многих древесных растений и ряд сводок этих описаний дал Рикорд (*Record* 1918, 1921, 1925, 1936).

Смоло- и камедоносные ходы (каналы) могут быть разделены на проходящие по оси ствола в вертикальном направлении и на пересекающие ствол в радиальном направлении. У некоторых растений могут встречаться как те, так и другие ходы (напр. у *Pinus* и *Picea*), у других — только одни.

Вертикальные ходы встречаются или как нормальный анатомический признак или же возникают в результате определенных патологических процессов — гоммоза. Но и это последнее явление свойственно не всем древесным растениям, а встречается спорадически у одних родов и всегда отсутствует у других.

Вертикальные «нормальные» ходы характерны для всех *Dipterocarpaceae* кроме подсем. *Monotoideae* (*K. Müller* 1882, *Hitzmann* 1886, *Guérin* 1905, 1906, *den Berger* 1927, *Record* 1936, *Vestal* 1937), для многих *Leguminosae* (напр. *Copáifera* — *Guignard* 1892), для *Simaruba* из *Simarubaceae* и *Maschita* из *Cornaceae* (*Record* 1936).

Наличие вертикальных ходов гоммозного типа было отмечено у гораздо большего числа растений. Образование этих структур в нашей флоре свойственно некоторым *Amygdalae* — *Prunus* и *Amygdalus*, оно характеризует также многие виды рода *Elaeagnus* (*Record* 1927). Всего они были отмечены у представителей 19 семейств (*Record* 1936) при чем систематическое значение их, естественно, ослабляется тем обстоятельством, что они встречаются далеко не у всех особей данного вида.

Радиальные камедные ходы значительно более обычны у двудольных. Они встречаются или в виде небольших по протяженности и объему полостей (у многих *Anacardiaceae*, *Araliaceae* — *Fujioka* 1927 и *Burseraceae*) или же в виде крупных ходов — особенно характерных для древесины *Arecaceae* (*Desh* 1934) и *Rubiaceae*. Всего радиальные ходы были отмечены у 14 семейств, около 100 родах. Систематическое значение этого признака часто ограничено группой близких видов, не распространяясь на род. Так, радиальные камедные ходы отмечены у некоторых тропических и субтропических представителей *Rhus* и *Pistacia*, отсутствуя у наших видов сем. *Anacardiaceae* (Яценко-Хмелевский 1938).

У некоторых древесных растений, древесная паренхима составляет основную массу древесины. Такие древесины отличаются очень невысоким удельным весом (приближающимся к удельному весу пробки) в связи с чем представляют значительный промышленный интерес (*Hyde* 1925, *Kanehira* 1933, 1933а, Яценко-Хмелевский 1936). Значительное развитие древесной паренхимы отмечается у многих древесных пород, принадлежащих к различным семействам. Степень этого развития

может быть различной, также, как и сочетания древесной паренхимы с другими элементами.

Обзор встречаемости различных признаков строения древесины, данный нами на предыдущих страницах, показал значение этих структур в разграничении отдельных систематических групп.

Ниже, в следующих параграфах, мы попытаемся дать сводку имеющихся данных об анатомической характеристике видов, родов и семейств. Как и выше, нам придется ограничиться примерами, количества которых определяется лишь соображениями экономии места и нежеланием утомлять внимание читателя.

Признаки вида и его подразделений в строении древесины

Мнение о том, что видовые отличия не находят себе отражения в признаках строения древесины, неоднократно высказывалось в литературе (ср. Chalk 1937, Яценко-Хмелевский 1942). Действительно сравнение многих вполне обычных видов одного и того же рода часто показывает такую близость строения, которая исключает возможность как нибудь разграничить древесины отдельных видов. Нами в свое время было произведено очень подробное исследование древесины восточного бука (*Fagus orientalis*) и сравнение ее с древесиной близкого западно-европейского вида *F. sylvatica* (Яценко-Хмелевский 1932, 1935, 1946). Сопоставление структур этих двух видов облегчалось тем обстоятельством, что для древесины *Fagus sylvatica* существует чрезвычайно подробная монография Р. Гартига (R. Hartig in Hartig und Weber 1882). И исследование наших образцов и литературные материалы показали полную тождественность строения древесины обоих видов, вплоть до размеров элементов и размаха их вариирования в зависимости от высоты над почвой и возрастом годичного кольца.

При исследовании кавказских представителей сем. *Ericaceae* (Яценко-Хмелевский 1938, 1946) было установлено также тождество в строении древесины *Rhododendron caucasicum* и *Rh. ponticum*, которых не удалось отличить ни по каким, самым незначительным признакам строения. Другие виды кавказских рододендронов, кроме *Rh. flavum* довольно резко выделяющимся среди всех других иным характером перфорационной пластинки, отличаются друг от друга незначительными признаками, вроде ширины лучей (не более 3-х рядных у *Rhododendron Smirnovii* и до 6-ти рядных у *Rh. Ungernii*) и некоторой тенденцией к гетерогенности (большая гетерогенность у этих двух последних видов, отличающая их от *Rh. ponticum* и *Rh. caucasicum* где лучи более гомогенны).

Очень характерным примером тождества в строении близких видов является, в том же семействе, род *Epigaea*, три вида которого *E. asiatica*, *E. repens* и *E. gaultherioides* показывают один тип структуры (Тахтаджян и Яценко-Хмелевский 1946), хотя эти виды занимают, каждый, разобщенные ареалы, разделенные, в случае *E. asiatica* и *E. repens* океаном.

Многие виды родов *Populus* и *Salix* (Burgerstein 1911, Яценко-Хмелевский 1938 *in MS*), некоторые виды родов *Vaccinium* (Яценко-Хмелевский 1935 *in MS*, 1946), *Alnus* (Яценко-Хмелевский 1938 *in MS*) *Pyrus* и *Malus* (Туманян 1947) и многие другие совершенно не отличимы друг от друга по этим признакам и в этих случаях определение древесины может производиться только до рода, или, в лучшем случае, до секции.

В пределах рода *Rhamnus* (Никитин 1938), *Rb. catartica*, *Rb. spatulaefolia*, *Rb. coriacea* и *Rb. dolichophyllus* не отличимы по признакам строения древесины.

Эти примеры можно было бы чрезвычайно легко умножить. Характерным признаком незначительности видовых отличий в признаках строения древесины является практика американских древесиноведов (особенно Иэльской школы), которые, в своих сводках, монографиях и определителях, как правило, ограничиваются приведением диагноза для рода, оставляя без внимания отдельные виды.

Из всего сказанного становится очевидным, что подразделения вида—разновидности, тем более не отличаются по признакам строения древесины. Так же обычно не замечаются эти различия и в пределах одного вида, даже у крупных видов, обладающих обширным ареалом. Исследования в этом направлении довольно редки в литературе и мы опять вынуждены сослаться на наши наблюдения над древесиной восточного бука, которые мы приводили выше. В этом исследовании, проведенном на большом материале из всех частей Закавказья—от Колхиды за Талыша, мы могли только констатировать удивительное однобразие структуры у всех изученных образцов.

Иногда отмечаемые различия в структуре древесины у различных видов (ср. напр. сводку Пиччиоли для древесин Италии—*Piccioli* 1906) очень часто оказываются различиями в образцах или даже в препаратах и более детальное изучение сплошь и рядом показывает, что эти якобы, видовые отличия могут быть найдены в одном образце.

Однако, в ряде случаев, некоторые виды довольно отчетливо могут быть отличены друг от друга по целому ряду иногда вполне отчетливых признаков. В качестве примера можно привести тот же *Rhododendron flavum*, о котором мы уже говорили, кавказские виды лещин, которые по исследованию Чхубианишвили (1933, 1936) и нашим (Яценко-Хмелевский 1938) отличаются таким вполне характерным признаком, как количество перекладки в перфорационной пластинке, равном у *Corylus colurna* 4—5, а у *C. colchica* и *C. avellana* 12—15. Аналогичные отличия мы находим и в древесине кавказских берез (Яценко-Хмелевский *in* Сосновский 1933, Яценко-Хмелевский 1938 *in MS*), где *Betula Medwedewi* и *B. megrellica* разграничиваются от *B. Litwinowii* целым рядом признаков того же порядка (именно для последней березы характерно наличие от 15 до 35, в среднем 20 перекладин в перфорационной пластинке, в то время, как членники сосудов *Betula Medwedewi* и *B. megrellica* обычно несут от 20 до 40 перекладин, в среднем 30—35). Следует все же заметить, что эти различия редко носят характер ви-

довых признаков. Изучение более обширного материала из различных районов и сопоставление исследованных видов с более крупными систематическими подразделениями обычно приводят к убеждению, что отмеченные признаки, по которым в некоторых случаях для локальных микрографий удается разграничить виды, характеризуют собой не отдельные виды, а секции родов и свойственны иногда очень территориально далеким видам, относящимся к одной или близким секциям рода.

Тем самым, характер и степень тех признаков строения, по которым различаются многие виды, должны быть рассматриваемы в разделе, посвященном признакам рода и его подразделениям.

Разумеется, здесь не может быть дано общего правила, и утверждение о принципиальном тождестве строения древесины близких видов, конечно, окажется ложным. В ряде случаев, близкие виды могут отличаться по некоторым признакам, которые обычно носят количественный характер. Так, например, близкие виды *Acer hyrcanum* и *A. ibericum* могут быть различаемы по степени утолщения оболочек волосков древесины, значительно более толстых у *A. ibericum*, что вполне согласуется с засушливыми местообитаниями этого последнего вида клена, наложившими свой отпечаток на весь облик растения.

Можно отметить, что крупные виды систематиков прошлого столетия, включавшие в себя два, а часто и более вида в современном их понимании, лучше согласуются с данными анатомии древесины. Из этого, однако, не следует делать вывода о необходимости или даже желательности вернуться к тому объему вида, который господствовал в середине прошлого века. Современная систематика разработала чрезвычайно точные и детальные методы описания и диагностики растений и огромное большинство ныне признаваемых видов соответствуют определенным естественным группам существующим в природе. Все же, приходится пожалеть о том, что в этом обилии новых мелких видов иногда теряется та промежуточная ступень, которая связывает вид с родом и данные анатомии древесины с убедительностью показывает, что группы мелких видов, объединяемые в настоящее время в плохо запоминающиеся подроды или секции обладают обычно некоторой морфологической общностью, более тесной, чем это можно было предполагать на основании современных «флор» или определителей.

В целом, можно сделать вывод, что в качестве общего правила, отдельные близкие виды или не отличаются друг от друга строением древесины или же отличаются незначительными признаками, часто качественного порядка, подверженными колебаниям в зависимости от тех условий, внешних и внутренних, которые были с достаточной подробностью разобраны нами в предыдущей главе.

Признаки рода и его подразделений в строении древесины

Обширная анатомическая литература дает нам достаточно материала для суждения о выраженности признаков рода в строении дре-

весины. К сожалению имеется значительно меньше данных о значении строения древесины для различия подродов и секций. На предыдущих страницах мы указывали, что многие (но все же, вероятно не все) структурные признаки, по которым те или иные авторы различали отдельные виды в действительности характеризуют собой более крупные систематические подразделения—подроды или секции. Это более или менее отчетливое различие в строении древесины представителей различных секций одного и того же рода, может быть иллюстрировано целым рядом примеров из наших исследований. В уже упоминавшейся работе о строении древесины кленов (Яценко-Хмелевский 1939) нам удалось вполне отчетливо разграничить все секции этого рода, представители которых встречаются на Кавказе в диком или одичавшем состоянии. Признаком для разделения этих секций в данном случае служит ширина лучей. Секция *Gemmata* A. Pojark. к которой относятся три кавказских вида клена—*Acer velutinum*, *A. Trautvetteri* и *A. pseudoplatanum*—отличаются от других секций высокими (до 100 клеток высоты, считая по краю луча) и широкими лучами (ширина 7—8, иногда 9—10 клеток). Это вполне отчетливый признак, заметный часто и простым глазом. Секция *Goniocarpa* A. Pojark. (*A. hyrcanum* и *A. ibericum* на Кавказе и исследованный нами *A. monspessulanum* из Южной Европы) также как и близкая к ней секция *Saccharina* (северо-американские *A. saccharum* и *A. nigrum*) характеризуются широкими (до 10 клеток), но короткими (не более 50 клеток) лучами. Секция *Platanoidae* Pax (*et tend.* A. Pojark.) *A. quinquelobum*, *A. campestre*, *A. laetum*, *A. platanoides* имеют рядность лучей обычно не превышающую 6 клеток, секция *Trilobata* A. Pojark. (*A. tataricum*) отличается узкими лучами (в 2—3 клетки шириной) и, наконец, секция *Negundo* (*A. negundo*) имеет совершенно узкие лучи в 1—2 клетки ширины. Эти отличия позволяют вполне достоверно различать, если не отдельные клены (что в пределах одной секции бывает иногда довольно затруднительно) то во всяком случае секции этого рода.

В роде *Vaccinium*, подрод *Euvaccinium* (*V. myrtillus*, *V. vitis idae*, *V. uliginosum*), вполне отчетливо отличается от *V. arctostaphylos*, который целым рядом авторов (Niedenzu и др.) относится к секции *Batodendron*, отсутствием простых перфораций и отсутствием (или очень незначительной выраженностью) спиральных утолщений (Яценко-Хмелевский 1939 *in MS*, 1946).

Кавказские виды рода *Cornus*—*C. mas* относящийся к секции *Macrocarpium* Spach. и *C. australis* и *C. Koenigi*, включаемые в секцию *Amblycarpium* Koehne, по нашим данным могут с некоторой степенью отчетливостью быть отличены друг от друга по строению лучей, обычно веретено-видных, иногда сближенных на тангенциальном срезе у представителей секции *Amblycarpium* и часто сдвоенных и даже строенных у *Cornus mas* (Яценко-Хмелевский 1939 *in MS*).

Древесина представителей рода *Quercus* неоднократно привлекала внимание ботаников. Абромейт (Abromeit 1884) был первым, попытав-

шимся связать внутриродовую классификацию *Quercus* с признаками строения древесины, используя главным образом особенности в распределении сосудов и волокон и толщину оболочек сосудов. В его представлении, анатомические признаки довольно тесно связываются с подразделениями, основанными на признаках внешней морфологии. Однако, им был исследован относительно очень небольшой материал—всего 55 видов рода.

Многочисленные американские виды дуба, относящиеся к подродам *Erythrobalanus* (красные дубы) и *Lencobalanus* (белые дубы) были исследованы Уильямсом (Williams 1939) который установил, что, за некоторыми исключениями, эти два подрода довольно хорошо отличаются по строению древесины. Подрод *Erythrobalanus* характеризуется толстостенными (от 3 до 8 микр.) сосудами в поздней древесине, с округлым сечением на поперечном срезе и относительно незначительным количеством тилл в ядре древесины, в то время как белые дубы, напротив имеют в поздней древесине угловатые просветы, тонкие стенки сосудов (менее 3 микр.), а тиллы в ядре очень обильны. На этом основании Уильямс даже дал новые диагнозы для этих подродов, введя в них, в качестве основного признака, отмеченные им особенности в строении древесины.

Относительно недавно, Тилсон и Мэллер (Tillson and Muller 1942) вновь вернулись к систематической анатомии древесины дубов. Ими были изучены 104 вида американских дубов и на этом обширном материале закономерности выявленные Уильямсом не нашли себе подтверждения. Хотя два типа строения древесины, выделенные этим последним автором и действительно могут быть замечены, все же, по мнению Тиллсона и Мэллера они не соответствуют внутриродовым подразделениям и анатомия древесины может быть использована лишь для разделения одного из подродов (*Lepidobalanus*) на секции. Однако, Тилсон и Мэллер работали на незрелом материале и это ставит под известное сомнение все делаемые ими выводы.

Приведенные примеры, как мы полагаем, в достаточной степени показывают существование внутри рода отличий в признаках строения древесины, иногда довольно существенных, которые обычно совпадают с подразделениями рода, установленными систематиками на основании других признаков.

Все же нужно сказать, что эти секционные отличия в структуре древесины изучены со значительно меньшей полнотой, чем отличия между родами. В локальных микрографиях, где исследователь имеет дело лишь с несколькими видами, которые обычно принадлежат к разным секциям, секционные различия чаще всего приписываются видам. Эта же ошибка свойственна и многим работам по систематической анатомии древесины отдельных семейств, выполненные в прошлом столетии, главным образом немецкими исследователями, в которых, как правило, для каждого рода изучалось несколько или даже один вид.

Напротив, в современных монографиях по систематической анатомии древесины, где авторы обычно оперируют с очень обширным материалом, секционные признаки остаются чаще всего незамеченными, так как трудно выявить эти детали структуры, скрывающиеся на общем фоне родового сходства, всегда, как правило, присутствующего у исследованных видов одного рода.

Родовые признаки в строении древесины могут быть чрезвычайно разнообразны: Крибс, исследовавший древесину *Juglandaceae* (Kribs 1927) установил, что по этим признакам в семействе можно различать только четыре рода *Carya*, *Platycarya*, *Juglans* и *Engelhardtia*, а роды *Pterocarya* и *Alfaroa* не могут быть отделены, первый от рода *Juglans*, а последний от секции *Oreotypaea* рода *Engelhardtia*. В семействе *Juglandaceae*, *Platycarya* и *Carya* характеризуются кольцесосудистой древесиной, причем *Platycarya* (один вид *P. strobilacea*) отличается от видов рода *Carya* (автором было исследовано 13 американских видов рода) многочисленностью сосудов поздней древесины, присутствием спиралей в них, их толстостенностью и гетерогенностью лучей. Остальные роды имеют рассеяннососудистую древесину, с простыми перфорациями в сосудах у *Pterocarya* и *Juglans* и простыми и лестничными перфорациями у *Engelhardtia* и *Alfaroa*, причем у представителей секции *Pterilema* рода *Engelhardtia* встречается немного лестничных перфораций, обычно с очень небольшим количеством перекладин (иногда даже с одной перекладиной), а представители секции *Oreotypaea* этого рода (иногда возводимой в ранг рода) и рода *Alfaroa* характеризуются преобладанием сосудов с лестничными перфорациями и большим числом перекладин (особенно у последнего рода, где число их достигает 12).

* Исследование этого же семейства, произведенное поздней Хэмшем и Уэтмором (*Heimisch and Wetmore 1939*), на большом материале подтвердило в основном выводы Крибса, хотя эти авторы все же склонны рассматривать *Alfaroa* как обладающую определенным типом строения древесины, отличным от типа *Engelhardtia*.

Гаррат, в одной из своих работ, посвященных древесине *Myristicaceae* (Garrett 1933) на основании признаков строения древесины разграничивает отдельные роды и группы родов. Это обширное семейство, заключающее в себе около 250 видов древесных растений, относящихся к 16 родам, показывает значительные вариации в признаках строения древесины. Целая группа родов (7) характеризуется простыми или главным образом простыми перфорациями, в то время как другие роды имеют сосуды главным образом с лестничными перфорациями.

В пределах каждой группы, отдельные роды или группы родов отчетливо отличаются друг от друга наличием полосы терминальной паренхимы или ее отсутствием, шириной лучей и т. д.

Еще более резкие отличия в признаках строения древесины у отдельных родов отметил Марко (*H. F. Marco 1935*) у представителей сем. *Rhizophoraceae*. В этом семействе, каждый род может быть охарактеризован на основании анатомических признаков. Применяемые критерии

относятся к расположению сосудов на поперечном срезе, наличию определенных типов древесной паренхимы, характеру перфораций и т. д.

В работе Хэмша о древесине и пыльце *Rhus* и близких к нему родов (Heitsch 1940) показано, что несмотря на ряд общих черт в строении древесины, свойственных всему комплексу *Rhus* и близких к нему родов (в этот комплекс Хэмш включает, согласно Беркли—Berkley 1937—6 родов) каждый род комплекса может быть отделен друг от друга. Так, *Metopium*, *Malosma* и *Actinocheita* рассеяннососудисты, в то время как *Cotinus*, *Rhus* и *Toxicodendron* кольцесосудисты. У *Rhus* и у *Cotinus* сосуды в поздней древесине преимущественно собраны в группы, в то время как группы просветов или отсутствуют или очень редки у других родов. Виды рода *Metopium* показывают обильную, сильно развитую вазицентрическую паренхиму, в то время как у других родов вазицентрическая паренхима развита слабо. Для видов рода *Toxicodendron* характерно наличие высоких и широких лучей, отличающих их от других родов, где лучи, как правило, узкие. Перегородчатые волокна замечены только у *Metopium* и у *Toxicodendron* и отсутствуют в других родах*). *Metopium*, *Malosma* и некоторые виды рода имеют в лучах камерные ходы, отсутствующие у других родов.

Для того, чтобы судить о возможности разграничить роды по строению их древесины, естественно, необходимо иметь данные о строении если не всех, то большинства представителей семейства. В настоящее время такие работы довольно многочисленны и список примеров, приведенных выше мог бы быть значительно расширен. Однако, мы полагаем, что изложенные нами данные достаточно показательны.

В ряде случаев на основании анатомии древесины удается или разделить род, систематическое положение которого признается спорным или перевести отдельные виды из одного рода в другой. Так, например, Чаттуэй (Chattaway 1934), показала, что среди представителей рода *Grewia* (сем. *Tiliaceae*) можно выделить две вполне отчетливые группы, различающиеся по строению их древесины, главным образом по встречаемости определенных типов клеток лучей (т. н. «черепичатые клетки»—Chattaway 1933), которые у одной группы видов этого рода относятся к типу *Dario*, а у другой к типу *Pterospermatum*. Оба типа «черепичатых клеток» различаются между собой относительной высотой по сравнению с другими лежачими клетками лучей. Кроме этих, довольно отчетливых различий, имеются и другие, менее ярко выраженные, в величине и числе лучей, просветов сосудов и формах встречаемости древесной паренхимы, постоянно характеризующих каждую группу. Ближайшее ознакомление с таксономической литературой по этому

*)По данным Харара (Harrar 1946) перегородчатые волокна есть и у некоторых видов *Rhus*, но отсутствуют у *Cotinus*, в то время как Санто (Santos 1863) находил их у этого последнего рода. Золередер (Solereder 1899) не отметил перегородчатых волокон у *Cotinus*, но встретил их у *Rhus lancea*.

семейству показало Чаттуэй, что и по внешней морфологии некоторые систематики склонны разделять род *Grewia* на два отдельных рода *Grewia* и *Microcos*, установленных в свое время Линнеем, но затем, слиятых в один род *Grewia*. При этом, оказалось, что различия в строении древесины совершенно точно совпадают с границами рода *Microcos*. На этом основании Чаттуэй сделала вывод о необходимости разделить род *Grewia* на *Grewia* и *Microcos* и это предложение получило одобрение систематиков.

Примерно такой же случай отмечен Рикордом (*Record* 1934). При исследовании им древесины кубинской древесной породы *Copaifera hymenaeifolia*^{*}), он выразил сомнение о принадлежности этого растения к роду, *Copaifera* так как строение его древесины значительно отличается от строения других видов рода. Впоследствии, два систематика из Нью-Йоркского Ботанического сада, Бриттон и Уильсон, уже на основании признаков внешней морфологии выделили *Copaifera hymenaeifolia* в новый род *Pseudocopaiva* под названием *P. hymenaeifolia* (*Britton and Willson* 1929).

В работе Никитина (1938) о древесине *Rhamnaceae* показано, что род *Frangula* многими систематиками соединяемый с родом *Rhamnus*, отличается вполне четким анатомическим диагнозом, подтверждающим его выделение в отдельный род.

Выше, излагая данные Гаратта о разделении родов семейства *Myristicaceae* по признакам строения древесины, мы указывали, что по этому автору, некоторые группы родов характеризуются близким строением древесины.

Аналогичные данные приводятся и у Крибса, который по признакам строения соединил древесины *Juglans* и *Pterocarya* в одну группу, а единственный вид рода *Alfaroa* рассматривает вместе с секцией *Oreotippea* рода *Engelhardtia*, отделяя эту последнюю секцию от секции *Pterilema*.

Эти случаи являются не редкими. В наших наблюдениях над кавказскими представителями подсемейства *Pomoideae* (Яценко-Хмелевский 1942, Туманян 1947) на которые мы имели случай ссылаться, было установлено, что, в частности, некоторые виды рода *Pyrus* (близкие к *P. cassinifolia*) не отличимы от видов рода *Malus* в то время, как другие виды груш по строению своей древесины хорошо от них отличаются.

Здесь приведена только ничтожная часть того материала, который в настоящее время накоплен в литературе. Мы не ставили себе целью показать, что все или большинство родов древесных двудольных могут быть отличаемы друг от друга по строению своей древесины, так как эта задача (не говоря о том, что все же, она в настоящее время не выполнима по скучности данных для некоторых районов и некоторых групп растений), потребовавшая бы сотен страниц, по сути дела оказалась бы мало интересной. Нам было достаточно показать на примере-

^{*}) Это исследование было позднее опубликовано в книге Рикорда «*Timbers of Tropical America*» (*Record* 1934).

нескольких семейств, относящихся к совершенно различным порядкам, как могут отличаться на этом основании те или иные роды.

В последнее время, интересная попытка разграничить роды двудольных древесных растений из обширной области земного шара была сделана покойным проф. Рикордом. В «Key to american woods» публиковавшихся им с 1942 года и прерванном его смертью в феврале 1945 г. (в последнее время публикация эта продолжена Р. Гессом), этим ученым была сделана первая попытка разграничить на основании чисто анатомических соображений сотни родов древесных растений огромной географической области. Попытку эту следует признать вполне удачной и существенным подтверждением значения древесины в виде родового признака является возможность, проверенная нами, вести определение европейских пород (относящихся, разумеется, к тем же родам) по этому американскому определителю.

В литературе, особенно зарубежной, посвященной вопросам теоретической систематики, часто высказывалась мысль о том, что род является образованием искусственным, логической категорией, не отвечающей никакой реальности в природе, в отличие от вида, представляющего собой определенную прерывность в живой материи. Для анатома древесины эта точка зрения совершенно неприемлема. Значительное большинство родов, выделенных систематиками по признакам цветка, плода и листьев, показывают столь отчетливое однообразие в строении древесины своих представителей, что не приходится сомневаться в том, что мы имеем здесь дело с определенной морфологической единицей. Остается, однако, меньшинство родов, где границы проведенные систематиками не совпадают с наблюдениями анатома. При этом, иногда оказывается, как мы видели, что правота анатома признается систематиком, вносящим коррективы в свои представления. Нам кажется что, чаще всего все же здесь нет оснований для споров. Пути эволюции древесины не обязательно идут параллельно с эволюцией тех внешних признаков по которым выделяются роды и несовпадения здесь могут быть очень частыми. Впрочем, в этих соображениях мы несколько забегаем вперед и ограничимся сейчас констатацией установленного на предыдущих страницах факта, что между границами рода в понимании систематика и анатомическими картинами наблюдается более или менее тесное соответствие.

Признаки семейства в строении древесины.

Рассмотрение типа строения древесины в пределах семейства облегчается тем обстоятельством, что количество семейств значительно более обозримо чем количество родов древесных растений. В Иэльской коллекции древесин в настоящее время имеются каталогизированные образцы древесины представителей около 3-х тысяч родов, причем коллекция эта (хотя и являющаяся наиболее крупной в мире) далеко не является полной. По самой дробной классификации семейств двудоль-

ных Хачинсона (*Hutchinson 1926*) их насчитывается всего 264, причем в некоторых древесные формы полностью отсутствуют.

Поэтому, если в настоящее время чрезвычайно затруднительно из-за недостаточности материала установить для всех родов двудольных более или менее исчерпывающую характеристику типов строения древесины, то для семейства это представляется значительно более легкой задачей.

Естественно, что для монодиптических семейств, составленных из представителей одного рода—*Platanaceae*, *Rutaceae*, *Euscottiaeae*, *Rhoipteleaceae*, *Akaniaceae* и некоторых других, дать характеристику строения древесины в семействе не представляет особых затруднений, так как эта характеристика совпадает с родовым диагнозом, всегда, как мы видели выше, более или менее возможным.

Так же несложно дать эту характеристику и для семейств заключающих всего два-три рода—*Aceraceae*, *Sapindaceae*, *Salicaceae* и др.

Значительно более трудным является попытка охарактеризовать в терминах анатомии обширные семейства, обнимающие десятки родов и сотни, а иногда и тысячи видов.

Нами была сделана попытка собрать воедино характеристики строения древесины для всех 264 семейств, приведенных Хачинсоном. Не все семейства двудольных в настоящее время изучены с исчерпывающей полнотой, но все же за исключением двух-трех, для всех семейств можно в настоящее время составить представление об основных типах строения их древесины.

Рассмотрение собранных данных убеждает в том, что в различных семействах диапазон вариирования анатомических признаков весьма различен.

Обширнейшее семейство бобовых, заключающее в себе около 500 родов и более 15 тысяч видов отличается, например, довольно малым колебанием анатомических признаков. Семейство, многократно подвергавшееся анатомическому изучению (*Saupe 1887*, *Senn 1937*; *Record and Hess 1944* для американских представителей, многочисленные работы французских, английских и бельгийских древесиноведов по африканским бобовым и целый ряд других исследователей) константно характеризуется наличием простых перфораций у сосудов, волокнами либриформа, обилием паратрахеальной паренхимы, гомогенностью лучей, почти всегда не высоких и не широких, только в немногих родах имеющих тенденцию к обычно не резко выраженной гетерогенности. Конечно, в пределах отдельных родов семейства бобовых имеются многочисленные различия в структуре древесины (ср. напр. определитель американских бобовых, данный в 10-м выпуске «Ключей» Рикорда—*Record 1943*), но в целом семейство может быть охарактеризовано довольно точно. Разумеется, характеристика семейства бобовых по признакам строения древесины ни в коей мере не является диагностической, т. е. нет таких признаков общих для всего семейства, которые, одновременно, не могли бы быть встречены в том же сочетании, но в какой-нибудь другой

группе древесных растений. Это обстоятельство, верное, за немногими исключениями и для любого другого семейства, является очень важным. Действительно, если не считать монотипных семейств, о которых мы говорили выше и которые характеризуются более или менее неповторимым набором ксилотомических признаков, разнообразие типов строения древесины в пределах семейства оказывается настолько значительным, что диагноз семейства (так сказать, признаки вынесенные за скобки) всегда оказывается слишком неопределенно широким. Если это верно по отношению к такому семейству как бобовые (и таким же аналогичным по размаху вариирования семействам) то, тем более, это верно по отношению к другим семействам, где амплитуда колебаний признаков строения является чрезвычайно значительной. В нашем исследовании о древесине *Ericaceae* (Яценко-Хмелевский 1946) мы указывали на чрезвычайное разнообразие признаков как в этом семействе, так и в близком семействе *Epacridaceae*, где встречаются почти все типы перфораций сосудов от окаймленно-лестничных с большим числом перекладин до сетчатых и простых, наблюдаются различия в поровости сосудов и волокон, составе и рядности лучей и т. д. Несколько ранее Бэйли (*Bailey* 1942) привел такие же примеры размаха вариирования структуры древесины в семействе *Icacinaceae*. Однако, вообще говоря, широкая амплитуда колебаний анатомических признаков в пределах семейства представляется скорее правилом чем исключением. Трудно представить эту амплитуду в цифрах, но не будет преувеличением сказать, что более половины семейств двудольных, содержащих древесные формы*) характеризуется значительным разнообразием признаков, делающим обще-семейственный диагноз древесины крайне бессодержательным.

Можно отметить, что обычно даже и в признаках цветка и плодов, (а тем более листьев и других внешне-морфологических отличий) в пределах семейств существуют очень большое разнообразие, делающее часто крайне затруднительным составление мировых определителей семейств. А ведь формально, семейства выделяются как раз по признакам цветка. Не так давно, Хохрейтинер (*Hochreutiner* 1937) привел целый ряд примеров «промежуточных» форм между различными семействами, ставящих в тупик даже очень квалифицированных систематиков. Многие авторы на этом основании или создают все новые и новые семейства или же, напротив объединяют старые. Хохрейтинер совершенно справедливо утверждает, что оба пути являются одинаково порочными — и путь бесконечного дробления семейств и объединение их, по его остроумному замечанию, логически приводящее к соединению всех растений под общим названием *«planta variabilis»***).

*) Как будет показано в следующей главе, в семействах содержащих травянистые формы, вследствие общего упрощения структуры, размах колебаний гораздо менее значителен.

**) Проф. Юзепчук, в своем выступлении на моем докладе в Ботаническом Ин-

Конечно, в определении семейства между признаками цветка и признаками строения древесины существует громадная разница. Нам кажется, все же, что это различие в значительной мере количественного (практического) порядка. Поясним, эту не совсем понятную мысль. И в признаках строения цветка и в признаках строения древесины в пределах семейства мы видим более или менее значительные различия. Различия эти вызваны тем фактом, что семейство представляет собой ряд форм, связанные между собой генетически и являющиеся этапами одного эволюционного процесса. Повидимому, эволюционные изменения в признаках строения древесины значительно превосходят эти же изменения в признаках цветка. Но причина различий одна и та же—степень специализации слагающих семейства родов и видов. Замечива, конечно, мысль связать меньшее варирирование в признаках цветка в пределах семейства с тем, чисто формальным обстоятельством, что семейства выделяются именно по признакам сходства в строении цветка и поэтому, растения с общим типом репродуктивных органов объединены вместе. При этом, казалось бы можно было бы построить не менее естественную систему и по признакам древесины, в которой эти признаки, варируя в некоторой мере в таких реформированных семействах, обменялись бы местом с флоральными признаками. Все же, детальное исследование вопроса приводит к убеждению, что это не так. Конечно, современной систематике нужно освободиться от того что М. Г. Попов очень образно назвал «гипнозом цветка». Но нет никаких оснований «гипноз цветка» заменять «гипнозом древесины». В последней, заключительной главе нашей работы мы попытаемся показать особенность эволюции древесины, объясняющей эти расхождения между обычными систематическими признаками и признаками анатомии древесины. Сейчас нам необходимо подчеркнуть еще одну важную сторону вопроса. Именно, из признания широкой амплитуды варирирования признаков древесины в пределах семейства, вовсе не следует заключить, что с точки зрения анатомии древесины семейство представляет собой конгломерат гетерогенных типов, не связанных между собой ничем, кроме общности названия. Напротив, огромное количество имеющихся исследований очень убедительно показывает, что каждое семейство, как бы разнообразны не были типы строения древесины составляющих его родов и видов, представляет собой цепь непрерывных переходов, связывающих крайние, иногда очень не схожие типы. И эта «динамическая» общность часто является чрезвычайно яркой, настолько, что иногда вполне возможно выделить в пределах семейства некоторые инородные группы, никак не ассоциирующиеся с основной массой родов. Хорошим примером таких отличий двух близких групп является семейство *Rosaceae*, где подсемейство *Chrysobalan-*

ституте АН СССР в феврале 1947 г. особенно настаивал на трудностях, связанных с разграничением семейств, являющимися в значительной мере более делом интуиции, чем основанным на строго определенных признаках. С этим трудно не согласиться.

Noideae совершенно четко отделяется от остальных пятерых подсемейств (т. е. точнее четырех, так как о подсемействе *Nemridoideae* мы данных о строении древесины не имеем). Размах вариирования в строении древесины подсемейств *Rosoideae*, *Spiraeoideae*, *Pomoideae* и *Prunoideae* достаточно велик (Туманян 1948). Здесь мы находим и различные типы перфорации сосудов (лестничные у многих *Spiraeoideae*, простые у *Pomoideae* *Prunoideae*) различные типы лучей и т. д. Однако *Chrysobalanoideae*, обнаруживая некоторое сходство с основными подсемействами *Rosaceae* все же вполне отчетливо отличаются от них постоянным наличием обильной вазицентричной и метатрахеальной паренхимы, присутствием тилл (отсутствующих у других *Rosaceae*) и отсутствием спиральных утолщений, которые очень характерны для большинства родов первых четырех подсемейств и некоторыми другими признаками (Chalk 1937, Record and Hess 1943).

В семействе *Euphorbiaceae*, *Daphniphyllum* резко отличается от всех других представителей семейства, наличием лестничных перфораций и волокнистых трахеид, в то время как другие роды характеризуются простой перфорацией сосудов и волокнами либиформа. Янсониус (Janssonius 1929) на этом основании высказывает сомнение о принадлежности *Daphniphyllum* к *Euphorbiaceae*.

В семействе *Theaceae*, *Tetramerista* и *Asteroneia* довольно четко отличаются как от всех остальных представителей семейства, так и друг от друга (Metcalfe 1946).

Аналогичных примеров можно было бы привести очень много. Американские анатомы—древесиноведы Гарвардской и Иэльской школ в своих работах привели очень много доказательств необходимости перевода тех или иных родов из одного семейства в другое.

Таким образом, давно констатированное разнообразие признаков строения древесины в пределах семейства не является основанием для пессимистических выводов о неприменимости анатомии древесины в «макросистематике». Напротив, изучение анатомии древесины представителей какого либо семейства является очень важным для суждения о связях между его отдельными членами. Но этот вопрос относится уже к области «филогенеза древесины» и ему будет посвящена последняя глава нашей работы.

З а к л ю ч е н и е

На предыдущих страницах мы достаточно подробно ознакомились с систематическим значением признаков строения древесины. Нам кажется, весь обширный материал, изложенный выше, показывает практическое значение анатомии древесины для целей таксономии. Однако вторым выводом из этой главы должно явиться убеждение в большом теоретическом значении признаков строения для филогении растений.

Действительно, если как мы видели строение древесины, во-первых,

в значительной мере независимо от частных влияний внешней среды и, во-вторых, константно характеризует собой такое относительно крупное таксономическое подразделение, как род, то закономерен вывод о том, что этот признак имеет филогенетическое значение, изменяется в процессе эволюции отдельных групп растений и должен явиться веским фактором в построении генеалогической системы растительного мира. Доказательству этого положения посвящена третья, последняя часть нашей работы.

ГЛАВА III

ЭВОЛЮЦИЯ ПРИЗНАКОВ СТРОЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ

(Основы филогенетической анатомии древесины)

Введение. Основные черты эволюции стелы высших растений. Эволюционная история трахеиды древесных волокон. Эволюционная история сосудов. Эволюционная история лучей и древесной паренхимы. Некоторые основные положения филогенетической анатомии древесины. Заключение.

Введение

Вопросы филогенеза являются, вероятно, наиболее сложными во всем комплексе биологических дисциплин и здесь, более чем где либо, мы видим разнообразие точек зрения, часто исключающих друг друга.

Тахтаджян (1947) очень хорошо указал на причины пестроты взглядов и ожесточенности споров: несомненно, они лежат в самой сути предмета—в громадной сложности поставленной проблемы—реконструкции путей эволюции, приведшей к той почти необозримой пестроте форм, которой характеризуется современный нам растительный мир. В этой реконструкции, только незначительная часть доказательства может быть получена путем прямых наблюдений, а главная работа исследователя заключается в логических построениях, в пытливой дедуктивной работе. Ботаническая литература бедна сочинениями, в которых давался бы критический обзор основных принципов филогенетических исследований. Большим шагом вперед в этом отношении представляет недавнее исследование Тахтаджяна «О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике» (1947). Перефразируя слова Александра Блока, можно сказать, что для того, чтобы заниматься филогенией нужно знать как это делать. И в этом отношении критическое осмысливание всего громадного и противоречивого материала накопленного в науке, представляется основным моментом, определяющим возможность дальнейших успехов в области филогенеза растений—«высшей ботанике».

Спорность многих положений эволюционной морфологии растений, трудность стоящих перед исследователем проблем приводит многих

ботаников к скептическому отношению к вопросам филогении. Своеобразный агностицизм в этом отношении характерен для ряда крупных ученых, отдающих рецидивное предпочтение экспериментальным или описательным разделам своей науки. Несомненно, что выбор поля исследования—дело личного вкуса, темперамента, склада ума. Все же, в согласии с Тахтаджяном мы считаем, что разработка филогении растений является важнейшей задачей современной ботаники и не случаен тот интерес, который в самые последние годы проявляется к этим проблемам в Советском Союзе.

При всей сложности вопросов филогении растений, одно остается несомненным—сам факт эволюции органического мира. Даже наиболее скептические умы в настоящее время не отрицают основного закона органического мира—его развития в течении геологической истории земли от форм низших к высшим. При признании этого основного положения, все остальное—побудительные причины эволюции, механизм, превращающий одни формы организмов в другие, наконец, последовательность различных морфологических структур и физиологических и биохимических систем, служит предметом оживленных дискуссий.

В настоящем исследовании наша задача, разумеется, является строго ограниченной. Мы отнюдь не задаемся целью показать, в результате каких импульсов происходил сам процесс эволюции или каким является тот физиологический механизм, действием которого возникают новые структуры. Нам хотелось бы показать лишь последовательность изменений в признаках строения древесины в различных *рядах* растений, как современных, так отчасти и ископаемых и критически рассмотреть те довольно многочисленные и бесспорно интересные попытки построить «филогенез древесины». Этот термин мы берем в кавычки, так как неоднократно указывалось, что о филогенезе, т. е. о родственных связях можно говорить только в отношении организмов, но отнюдь не в отношении отдельных признаков. Проследивая изменения отдельных признаков в процессе эволюции—а это, в большинстве случаев—первый этап всякого филогенетического исследования—мы получаем то, что называется—сравнительно-морфологическим рядом. Лишь путем сопоставления таких сравнительно-морфологических рядов (и чем больше их количество, тем достовернее получаемый результат) можно притти к представлению о действительном филогенезе исследуемой группы (ср. Яценко-Хмелевский 1942, Тахтаджян 1947). Изложению материалов, позволяющих построить такие сравнительно-морфологические ряды признаков строения древесины и посвящена настоящая, заключительная глава нашей работы.

Основные черты эволюции стелы высших растений

Теория стел, выдвинутая в конце прошлого столетия ван Тигемом, и получившая свое дальнейшее развитие в трудах целого ряда исследователей и особенно в школе Джэффри, значительно способствовала

внесению ясности в наши представления о ходе морфологической эволюции высших растений. В этом отношении, достижения стелярной теории велики и почти никем не оспариваются. Однако, и это заслуживает быть отмеченным, именно в тех типах высших растений, где древесина показывает наибольшее разнообразие в признаках строения—в зрелых стеблях у голосеменных и особенно у древесных двудольных, мы имеем постоянно один тип стелы—сифоностелу (эвстелу по Циммерману—*Zimmermann 1930*) и стелярная теория оказывается совершенно бессильной объяснить пути эволюции в пределах этих обширнейших групп, играющих столь заметную роль в современном растительном покрове. С другой стороны, именно там, где стелярные типы чрезвычайно разнообразны и, где, даже в одном и том же растении, на различных уровнях его стебля можно встретить различные конфигурации стел—именно у папоротников—мы наблюдаем очень однообразный состав древесины, иногда совершенно не отличающейся у очень далеких в систематическом отношении видов. Бауэр (*Bauer 1930*) сделал попытку объяснить разнообразие типов стел у примитивных наземных растений, выдвинув теорию «витализации» проводящих путей; т. е. необходимости контакта живых клеточных элементов с мертвыми водопроводящими клетками. Этот контакт, естественно, чрезвычайно затруднен в гаплостелических структурах, особенно при достижении ими скольконибудь значительного диаметра*). Поэтому, возникают те своеобразные очертания комплексов проводящих путей, характерные для большинства ископаемых и современных папоротников и плауновых, которые обозначаются терминами актиностела, плектостела и т. д., и где достигаются те соотношения между проводящими путями и основной тканью, которые необходимы для нормального отправления жизненных функций стебля.

Бауэр считает, что возникновение сифоностелы (т. е. стелы, заключающей внутри проводящего комплекса основную ткань—сердцевину) является важным шагом в эволюционном развитии наземной флоры. При этом, однако, сердцевина играет заметную роль в физиологии стебля лишь в стеблях с первичной структурой, где масса кольца проводящих тканей относительно невелика и удельная поверхность соприкосновения сердцевины и ксилемы значительна. С появлением камбимального кольца значительно возрастают объемы ксилемы и флоэмы, значение сердцевины, как физиологически активного органа все уменьшается и у зрелых стволов голосеменных и древесных двудольных растений, сердцевина большей частью состоит из мертвых клеток**).

*) Напомним, что диаметр классических гаплостел псилофитов (*Hornea* и *Rhynia*) достигает всего 0,5 мм (*Bauer 1935*, р. 570).

**) Впрочем, у некоторых лиственных древесных растений, живые клетки сохраняются в сердцевине довольно долго (ср. *Massaläft 1906*).

В морфологической эволюции высших растений очень большое значение имеет появление камбия. Еще в 1902 году, английский палеоботаник Скотт указывал на громадное значение появления способности к вторичному росту, различая *the old cryptogamic primary wood* от *the new secondary phanerogamic wood* (Scott 1902).

Возникновение сплошных массивов проводящих тканей, обусловившее возможность появление крупных растений, несущих мощный фотосинтетический аппарат, потребовало иных путей для решения проблемы «витализации»*), которые были найдены в появлении в массе ксилемы лучей и паренхимы. Этому вопросу несколько ниже мы уделим необходимое внимание.

Способность к образованию вторичных тканей появляется в филогенезе растений неоднократно и при этом, чрезвычайно рано—у каменоугольных *Lycopida*, например**), причем у современных растений этого типа эта способность оказывается утраченной.

Отметим здесь, что и среди покрытосеменных наиболее высшие формы—однодольные и некоторые травянистые двудольные, характеризующиеся своеобразным стелярным строением, также повидимому возникли путем утраты способности к вторичному росту от форм со сплошным массивом древесины (т. е. характерной сифоностелы).

В задачи нашего исследования входит анализ признаков древесины голосеменных и двудольных, поэтому вопросы эволюции различных типов стел представляет для нас лишь второстепенный интерес. Однако, так как в последующем изложении нам придется все же рассматривать особенности строения некоторых плаунообразных, хвощевых и папоротников, то мы считаем не лишним в нескольких словах напомнить основные черты эволюции архитектуры стебля наземных растений.

В настоящее время как будто нет споров о том, что наиболее примитивный тип стелы—гаплостела встречается у представителей искональной группы псилофитов—видов родов *Rhynia* и *Hornea*. Гаплостела встречается не только у псилофитов, так как она характерна для многих *Lycopida* и некоторых папоротников (в том числе и современных). Однако у этих растений гаплостела почти никогда не является единственным видом стелы, переходя обычно в ту или иную ее модификацию.

Количество терминов, созданных для обозначения различных типов стел, чрезвычайно велико. В настоящее время наиболее употребительными (Smith 1938) терминами являются протостела (т. е. стела, в

* Мы оставляем здесь этот термин Бауера, так как он довольно точно передает физиологический смысл морфологического процесса.

**) Способность к вторичному росту обладают, как известно, и некоторые водослии (*Laminariaceae*).

которой центральное сплошное ядро ксилемы полностью окружено слоем флоэмы), разделяющаяся на гаплостелу (характеризующуюся цилиндрической ксилемой) и актиностелу (характеризующуюся радиальными выступами ксилемы). Дальнейшая эволюция актиностелы приводит к созданию весьма причудливых структур, свойственных многим папоротникам, в которых ксилема разбита на отдельные пластинки, расположенные более или менее параллельно друг другу. Такая актиностела названа Циммерманом (*l. c.*) плектостелой. Характерной особенностью всех типов протостел является отсутствие у них сердцевины.

Появление сердцевины*) приводит к образованию стел, обозначаемых термином сифоностела (*Jeffrey 1898*). В зависимости от взаимного расположения флоэмы и ксилемы, сифоностела может быть эктофлойной (т. е. с флоэмой, расположенной только кнаружи от ксилемы) и амфифлойной (т. е. с флоэмой, расположенной и ко внутренней и наружной от ксилемы). В типическом случае, сифоностела представляет собой полый цилиндр. Ветви и листья, отходящие от основной оси, создают в этом цилиндре прорывы. Прорывы эти связаны или и с листьями и с ветками, или только с некоторыми ветками. Это различие, по исследованиям Джэффри (*1902*) является чрезвычайно важным. Все *Lycopida* характеризуются отсутствием листовых прорывов, в то время как у папоротников, голосеменных и покрытосеменных (объединяемых общим названием—*Pteropsida*) постоянно наблюдаются и листовые прорывы и прорывы ветвления.

У многих растений, относящихся к различным группам мы находим также полистелические структуры, т. е. наличие в стебле нескольких стел. Такие структуры, иногда отличающиеся большой сложностью, встречаются, например, у некоторых папоротников.

К полистелическим структурам следует отнести также и стебель однодольных растений, хотя для этого типа организации оси Циммерманом предложен термин атактостела, что представляется вполне удачным, так как генетически структура оси однодольных никак не связана с полистелической структурой *Filicales*.

В таблице 12-ой приводим краткую характеристику типов стел у некоторых важнейших групп наземных растений.

*) Мы не будем касаться здесь дискуссий о том, каким путем возникла сердцевина (краткое изложение истории дискуссии см. у Смита, 1938).

Таблица 12

Основные линии организации стебля у низших наземных растений

Psilopsida	Lycopsidea	Tmesiopsida	Sphenopsida	Filiciniae		
				Ophioglossales	Marattiales	Filicales
Гаплостела у <i>Rhynia</i> и <i>Hornlea</i> ; актиностела у <i>Asteroxylon</i> , Вторичный рост отсутствует	Протостела у <i>Lycopodiaceae</i> , <i>Isoetes</i> и некоторых <i>Lepidodendrales</i> . типичная сифоностела у <i>Phylloglossum</i> ;	Ризомы протостеллические; воздушные стебли с сифоностелой; Вторичный рост отсутствует	Сифоностела, иногда значительно рассечена; Вторичный рост преимущественно у ископаемых форм	Протостела в молод. стеблях, сменяющаяся сложными формами симфено и полистелы; Вторичный рост у <i>Butrychium</i>	Протостела в молод. стеблях сменившаяся амифи флоидной сифоностелой; Вторичный рост отсутствует (м. б. имеется у <i>Angiopteris</i>)	Значит. разнообразные стелярные типы от простых протостел до сложных диктистел; Вторичный рост отсутствует.
Аномальный вторичный рост у <i>Isoetes</i>						

Эволюционная история трахеид и древесных волокон

Как бы не были разнообразны и взаимно-противоречавы теории о происхождении высших растений, развивающиеся выдающимися морфологами современности (см. Мейер 1946, Тахтаджян 1947), одно остается бесспорным—именно с выходом растений на сушу связано появление в них настоящих трахеальных элементов, знаменующих целый перелом в физиологии этих организмов. Неслучайно, поэтому в системе Имса (Eames 1936) высшие растения (за исключением мохообразных) носят название *Tracheophyta*.

При всей скучности материала о первых этапах развития наземной флоры, все же имеющиеся в настоящее время данные позволяют достаточно отчетливо представить себе возникновение одного из важнейших элементов тела высшего растения—трахеиды. Трахеиды *Rhynia Gwynne-Vaughnii*—представителя примитивнейшей ископаемой группы архегониат—псилофитов, впервые детально исследованных Кидстоном и Лэнгом (Kidston and Lang 1917) представляют собой типичные кольчатые трахеиды, во многих чертах схожие с теми кольчатаими трахеальными элементами, которые, наряду со спиральными трахеидами постоянно характеризуют собой протоксилему большинства цветковых растений.

Есть все основания предполагать, что в этих структурах мы имеем наиболее примитивный тип проводящего элемента, в котором функция подачи воды сочетана уже в некоторой мере с функцией механической — опорной. Кольчатые трахеиды не являются единственным типом проводящих элементов ксилемы псилофитов и например, у некоторых представителей рода *Asteroxylon*, наряду с кольчатыми трахеидами (представляющими здесь скорее исключение), мы встречаемся с такими же элементами, несущими спиральные утолщения или даже лестничные и округлые окаймленные поры. Таким образом, все разнообразие типов трахеид оказывается, как будто исчерпанным даже в пределах этой группы. По взглядам многих филогенетиков (см. Тахтаджян 1947) группа псилофитов является исходной для всех остальных типов высших растений. Мохообразные, плаунообразные, псилотовые, квоющие и папоротники*)—таково то разнообразное потомство, которое дали первенцы наземной растительности—psiлофиты.

Выше мы видели как различно строение стелы у отдельных представителей большинства этих групп. Однако можно отметить, что элементы, составляющие ксилему большей части типов высших растений, отличаются поразительным однообразием.

В обширной группе мохообразных отмечается почти полная потеря способности образовывать настоящие трахеальные элементы. Проводящие элементы, там, где они вообще были обнаружены, (напр. гидроиды у мхов—см. Magdefrau 1935) представляют собой недифференцированные клетки, лишь предположительно осуществляющие функции, аналогичные функциям трахеальных элементов остальных наземных растений.

В других типах примитивных наземных растений все разнообразие трахеальных элементов сводится к различным модификациям кольчатых, спиральных, лестничных и точечных трахеид, связанных между собой переходами не только в пределах каждого типа, но очень часто и в теле одного растения.

Плаунообразные—*Lycopida* несмотря на обилие относящихся сюда форм, в основном характеризуются в метаксилеме одним типом трахеид—лестничным. Особенностью этой группы является наличие сосудов у некоторых видов рода *Selaginella*, к чему нам предстоит вернуться несколько ниже.

Tmesiopsida, заключающие в себе два рода *Psilotum* и *Tmesipteris*, при всем морфологическом своеобразии этой группы, характеризуются тем же типом трахеид, что и *Lycopida*.

*) Мы придерживаемся здесь классификации Тахтаджяна, который, как известно, рассматривает псилотовые как отдельный тип *Tmesiopsida* (Тахтаджян 1941, 1943).

У *Sphenopsida* мы также встречаем лестничные трахеиды (у *Hyeniales* и *Equisetum*) и наряду с ними трахеиды с округлыми окаймленными порами (без торусов) (*Sphenophyllum*, *Calamites*).

Среди папоротников, большинство порядков на которых делится эта группа, характеризуется опять таки преобладанием лестничных трахеид. Только у представителей порядка *Ophioglossales* (виды *Helminthostachys* и *Botrychium*) имеются округлые или овальные поры с хорошо выраженным торусом (*Loughridge* 1932, *Eames* 1936). Наконец, в порядке *Filicales* мы опять встречаемся с появлением настоящих сосудов.

Имеющиеся в литературе данные, к сожалению, чрезвычайно скучно освещают особенности развития трахеид примитивных наземных растений. Благодаря работам Диппеля (*Dippel* 1860, 1898), Ротерта (1897) и особенно Александрова (1925, 1927) мы знаем какие сложные цитологические явления сопутствуют возникновению кольчатых спиральных утолщений и появлению окаймленных пор у трахеальных элементов высших наземных растений—хвойных и покрытосеменных. Трудно сказать, сопряжено ли появление лестничной и точечной поровости у примитивных наземных растений с такими же процессами, так как исследования в этой области почти отсутствуют.

Однако нельзя не отметить иногда довольно значительного габитуального сходства элементовproto- и метаксилемы низших «архегониат» с элементами протоксилемы и метаксилемы высших групп наземных растений. Важным отличием между этими трахеальными элементами является гораздо большая длина клеточных отдельностей у большинства представителей низших групп сосудистых растений. Еще Уильямсон (*Williamson* 1871) и Уильямсон и Скотт (*Williamson and Scott* 1894) обратили внимание на значительную длину трахеид у *Calamites* и *Sphenophyllum*. Бэйли и Таппер (*Bailey and Tupper* 1918), специально исследовавшие этот вопрос, установили, что у *Calamites*, *Sphenophyllum*, *Lepidodendron*, *Sigillaria* длина трахеид составляет несколько мм, значительно превышая длину трахеид современных хвойных и покрытосеменных.

Основные характеристики типов трахеид для низших наземных растений даны нами в таблице 13-ой. Из этой таблицы, также как и из предшествующего изложения, можно сделать некоторые выводы. Во-первых, чрезвычайно интересно, что уже в первой по времени группе наземных растений—псилофитах (напомним, что появление псилофитов относится к силуру) намечены все основные типы трахеид—кольчатые, спиральные, лестничные и точечные. При этом, порядок появления различных типов трахеид в филогенезе вполне совпадает с порядком возникновения их в онтогенезе высших растений. У наиболее примитивной из псилофитов—ринии наблюдаются только кольчатые трахеиды, более высоко организованные хорнеи имеют и кольчатые и спиральные трахеиды, наконец, наиболее специализированные из псилофитов—астероксилоны имеют уже и лестничные и точечные трахеиды.

Таблица 13

Типы трахеид в стеле низших наземных растений

Psilopsida	Lycopsida	Tmesopsida	Sphenopsida	Filicinaeae		
				Ophioglossaceae	Marattiaceae	Filicales
Только кольчатые у <i>Rhynia</i> кольчатые, спиральные, лестничные и точечные у <i>Astero-</i> <i>xylon</i>	Лестничные трахеиды у <i>Lycopodi-</i> <i>ales</i> . Лестничные трахеиды, лестничные трахеиды и сосуды или только сосуды у <i>Selaginella</i>	Лестничные трахеиды	Лестничные и точечные трахеиды	Лестничные трахеиды у <i>Ophioglos-</i> <i>sium</i> Точечные с хорошо выраженным торусом у <i>Helminthos-</i> <i>tachys</i> и <i>Botrychium</i>	Лестничные трахеиды	Лестничные трахеиды; лестничные трахеиды и сосуды у <i>Pteridium</i>
	Лестничные и точечные трахеиды у <i>Lepido-</i> <i>dendrales</i>					

Исследования Шерера (*Scherer 1904*) очень убедительно показали функциональное значение различных типов утолщений оболочек—именно необходимость в кольчатых и спиральных утолщениях трахеальных элементов в органах вытягивающихся в длину и появление сплошной вторичной оболочки (все равно пронизанной лестничными или точечными порами) в органах, закончивших свой продольный рост. Вполне вероятно, что эти импульсы действовали и в далеком прошлом, хотя скучность наших сведений об образе жизни псилофитов позволяет утверждать это лишь предположительно.

Физиологическая целесообразность массивных утолщений клеточных оболочек, достигающаяся при возникновении лестничных или, тем более, точечных трахеид, очевидна и без специальных исследований—при этом масса ксилемы приобретает значительную механическую прочность, намного превосходящую прочность, которая может быть достигнута даже крупными скоплениями различного рода склеренхимных клеток.

Все же нужно отметить, что у большинства низших наземных растений, в том числе и ископаемых, вторичная древесина не играет решающей роли в деле создания мощного опорного аппарата. Основная механическая функция ложится на значительные скопления склеренхимных клеток в обычно очень мощной развитой коре.

В целом, ксилема низших наземных растений характеризуется преобладанием лестничных трахеид. Округлые или овальные окаймленные поры, отмечаемые во всех типах, (за исключением, повидимому

Tmesopoda), играют второстепенную роль и не становятся основным механизмом для передачи воды из клетки в клетку. Весьма интересно появление окаймленных пор с торусом у некоторых представителей *Ophioglossaceae*. Как мы увидим из дальнейшего изложения, торус представляет собой весьма своеобразное образование, далеко не всегда сопутствующее окаймленной поре.

Обстоятельные исследования Ротерта (1897) в свое время показали связь между всеми типами утолщений клеточной стенки. Им было установлено, что все виды утолщений оболочки трахеальных элементов характеризуются наличием «окаймлений», т. е. нависающих частей вторичной оболочки над полостью поры (или—в случае кольчатах и лестничных утолщений—над первичной оболочкой). Таким образом, различие между отдельными видами элементов сводится к различиям в форме окаймлений.

Этот выдающийся русский исследователь утверждал, что «все формы сосудов») от типических кольчатах до типических точечных образуют один непрерывный род» (Ротерт, стр. 19). В настоящее время, взгляды Ротерта кажутся совершенно бесспорными, однако, последующие исследования внесли значительные уточнения в наши представления о порядке развития скульптуры оболочек трахеальных элементов наземных растений.

В классе голосеменных растений, с самого начала мы видим преобладание округлых окаймленных пор. Уже у семенных папоротников во вторичной древесине наблюдаются только точечные трахеиды, а спиральные и лестничные трахеальные элементы свойственны лишь соответственно, прото- и метаксилеме. Только у беннеттиевых, среди голосеменных, преобладают лестничные трахеиды и, в этом отношении, эта группа растений представляется чрезвычайно интересной.

Бэйли (Bailey 1925) первый отметил различия в порядке развития окаймленных пор у низших голосеменных и некоторых *Pteridophyta* с одной стороны и у *Ginkgoales*, *Coniferales* и *Gnetales* с другой.

Для первых характерно наличие последовательных переходов от лестничного утолщения к округлой окаймленной поре, в то время, как у вторых округлые окаймленные поры возникают местами уже в самых начальных участках первичной ксилемы. Приведенные Бэйли рисунки (к сожалению, крайне схематизированные), а также многочисленные микрофотографии вполне отчетливо иллюстрируют эти различия.

Кроме того, уже давно было установлено, что у всех примитивных голосеменных поры располагаются очень тесно друг к другу, обычно в несколько рядов на одной стенке, причем, и в тех относительно редких случаях, когда в трахеидах древесин этого типа поры расположены в один ряд, они сближены и имеют прямоугольные очертания.

Такова поровость большинства трахеид семенных папоротников, кордайтов, араукариевых и некоторых других. Этот тип поровости

) Все трахеальные элементы Ротерт называл сосудами.

обозначается обычно термином — араукариевая, или очередная (*Phillips* 1941) поровость.

Высшие голосеменные — хвойные и гнетовые, характеризуются одним рядом округлых окаймленных пор на стенке трахеиды.

Исследование Александрова и Абесадзе (1927) над проростками *Pinus eldarica*, *P. strobus* и *P. batatas* с убедительностью показали, что онтогенез этих двух видов окаймленных пор совершенно различен. Эти авторы установили, что у исследованных ими проростков *P. eldarica* наблюдаются два типа в развитии окаймленных пор. Один тип характеризуется процессом слияния полос спирального утолщения вокруг особых хроматиновых телец, являющихся местом заложения торуса окаймленной поры.

Раздельные сначала полосы утолщений соединяются под хроматиновым тельцем в группы. Затем начинается слияние полос утолщения, находящихся под хроматиновыми тельцами в массу с округлыми очертаниями. Далее происходит образование полости поры вокруг хроматинового тельца, которое дает начало торусу, после этого полости закрываются окаймлением. В дальнейшем происходит постепенное затягивание полос спирального утолщения, причем промежутки между полосами затягиваются и первоначальное спиральное утолщение становится незаметным.

Этот тип развития окаймленных пор является основным типом, приводящим к образованию обычной для высших хвойных окаймленной поры.

Другой тип развития, у высших хвойных значительно более редкий и приводящий к появлению пор типа араукариевых, был встречен только в проростках *P. eldarica* в участках ближайших к метаксилеме. В этом типе развития между полосами спирального утолщения появляются перемычки. Затем, участки полос, соединенные перемычками, начинают округляться и впоследствии смыкаются. Торуса у этих пор, видимому не образуется. Этот тип развития окаймленных пор вполне напоминает исследованный Александровым (1927) процесс развития окаймленных пор на стенах сосудов двудольных. Напомним, что в окаймленных порах покрытосеменных торус никогда не наблюдался.

Таким образом, по мнению Александрова, окаймленная пора высших хвойных есть явление специфическое, характеризующее именно эту часть растительного мира, в то время, как лишенные торуса окаймленные поры низших голосеменных — араукариевых и покрытосеменных являются этапами одного эволюционного процесса.

Работа Александрова является чрезвычайно интересной. К сожалению, мы располагаем крайне незначительным материалом для суждения об онтогенезе окаймленной поры у большинства родов хвойных. Заметим, что в окаймленной поре снабженной торусом, мы имеем весьма совершенный аппарат для проведения воды. Специальные исследования Бэйли (1913, 1916), Гриффина (*Griffin* 1919, 1924), Филиппса (*Phillips* 1930) и Джапаридзе и Брегадзе (1940) выяснили многие детали работы.

окаймленной поры. Двудольные древесные растения также располагают специальными приспособлениями для регулировки транспирационного тока—способностью к образованию тилл или закупорки сосудов камедью. Все же следует признать, что эти приспособления значительно уступают той изящной и простой структуре, которую мы находим у высших *Coniferae**).

Различие в типе поровости и характере пор не является единственным отличием между трахеидами низших голосеменных (к которым в данном случае нужно причислить и араукариевых) и трахеидами высших представителей этого класса. Другие различия относятся к так называемым полосам Санио, в настоящее время обозначаемых термином крассулы. Эти образования (постоянно смешиваемые с т. н. балками Санио—трабекулами) явились в свое время предметом горячей дискуссии между исследователями школы Джэффри (*Gerry* 1910, *Holden* 1913) и школой его бывших учеников Бэйли и Томпсона (*Sifton* 1915, 1922).

Не останавливаясь на деталях этой дискуссии, имеющей сейчас только исторический интерес, укажем, что по исследованиям Сифтона имеются два типа крассул—один, включающий короткие полосы, равные диаметру окаймленной поры и встречающейся у *Cycas*, *Araucaria* и *Agathis* и другой тип, характеризующийся длинными полосами, почти равными диаметру трахеид—у *Taxodiaceae* и *Pinaceae*. Первый тип крассул был найден Сифтоном также и в корнях *Pinus strobus* на границе между метаксилемой и вторичной древесиной.

Резкое внешнее отличие между трахеидами цикадовых, кордаитов и араукариевых, с их обильными сомкнутыми, обычно шестиугольными или четырехугольными порами и трахеидами высших хвойных с редкими округлыми порами уже давно было использовано палеоботаниками для установления формальных родов—*Dadoxylon* (*Endlicher* 1847), *Araucarioxylon* (*Kraus* 1872), *Cupressinoxylon* (*Goeppert* 1850) и т. д.

В 1907 году Готан (*Gotan* 1907) сделал очень интересную попытку проследить изменение типов трахеид в различные геологические эпохи.

Начиная со среднего девона и до нижней перми, кордаитовая древесина является очень обычной. Здесь преобладающим типом являются трахеиды, радиальные стенки которых покрыты сплошной массой ячеисто-расположенных пор, плотно соприкасающихся и почти шестиугольных. В верхах палеозоя, в красном лежне, например, появляются древесины, у которых окаймленные поры, оставаясь по расположению и форме типично-кордаитовыми, сгруппированы в полоску, идущую

*) Укажем, кстати, что объяснение действия торуса в качестве клапана попутно, то закрывающего, то открывающего пору (такое объяснение дало, например, в превосходном учебнике анатомии растений Имса и Мак Даниелса), повидимому является только умозрительной попыткой истолковать наблюдаемую в микроскоп структуру. Исследования цитированных выше авторов показали, что скорее нужно рассматривать изменение в положении торуса как явление необратимое, возникающее или при старении древесины, или же при ее медленном высыхании.

только по центральной части стенки, оставляя ее края свободными (напр. *Dadoxylon rhodeanum*). В триасе и юре идет процесс обеднения порами радиальных стенок трахеид, причем, обычно типичная для кордайтов обильная поровость дальше всего сохраняется у концов трахеид. Окаймленные поры в серединной части трахеиды начинают встречаться одинично или группами в три—четыре поры, и, наконец, в меловых, третичных и современных форм—попарно-супротивно, т. е. в двух вертикальных рядах. К этой яркой картине эволюции трахеид хвойных (мы заимствуем ее у Ярмоленко (1933), дополнившего схему Готана некоторыми новыми данными и соображениями) можно добавить только указание на те глубокие отличия между различными типами окаймленной поры, которые были установлены Александровым и, которые мы подробно изложили выше.

В древесине *Coniferae* мы встречаем ряд новообразований в общем облике и структуре трахеид, которые, повидимому имеют большое эволюционное значение. Во-первых, чрезвычайно существенным является начавшаяся в мезозое—в связи с появлением годичных колец—но получившая свое полное выражение только у форм современных и близких к современным, дифференциация трахеид на ранние трахеиды с широкой полостью и тонкими стенками и поздние трахеиды с маленькой часто остаточной полостью и толстыми оболочками*). Эти различия, особенно заметные у *Pseudotsuga*, *Pseudolarix* и *Larix* сказываются не только на общем облике трахеид, но и на характере окаймленных пор, которые в поздних трахеидах имеют вид щелевидных отверстий с маленьким окаймлением (Bailey 1936). Для обозначения этих различий некоторыми ботаниками были предложены даже особые термины—именно стерео-гидроиды для ранних трахеид и гидро-стереиды для поздних. Вряд ли это терминология имеет какое нибудь значение, но во всяком случае бесспорно, что появлением толстостенных поздних трахеид достигается значительное увеличение механических свойств ствола.

Можно полагать, что к этой цели направлен основной путь эволюции трахеид голосеменных так как вполне правдоподобно, что физиологическое значение прогрессивного уменьшения количества пор, наблюдаемое во всем классе *Gymnospermae* заключается именно в создании более мощного опорного аппарата**).

*). Интересно отметить, что по наблюдениям Вихрова (1947), общая масса оболочки на одну трахеиду равна у ранних и поздних трахеид и большая толщина стенок у последних достигается уменьшением их общего сечения.

**). Это предложение, высказанное, если мы не ошибаемся, впервые Готаном (1907) и поддержанное в дальнейшем Ярмоленко (1933), заманчиво связать с изменениями в механизме окаймленной поры. Можно предположить, что уменьшение количества пор сопряжено с повышением их способности к проведению воды, благодаря возникновения особого механизма поры—торуса. К сожалению, мы не имеем прямых физиологических доказательств такого повышения, напр., у древесины сосны, по сравнению, скажем, с древесиной *Araucaria*.

Другим новообразованием в древесине хвойных является появление т. н. третичных утолщений («спиральные утолщения» по современной международной стандартной терминологии).

Мы уже указывали на значительную длину трахеид, и большинства низших наземных растений. Длина трахеид хвойных подвержена значительным колебаниям (этот вопрос подробно рассмотрен нами в первой главе). Тем не менее, изучением обширного материала Бэйли и Тапперу (1918) удалось показать, что в среднем у хвойных наиболее длинные трахеиды характеризуют араукариевые, наиболее короткие — *Taxaceae* и *Cupressaceae*, а трахеиды *Abietaceae* занимают промежуточное положение.

В древесине наиболее высокоорганизованной группы *Gymnospermae* — *Gnetales* мы вновь — также как у некоторых *Lycopida* и *Filicales* — встречаемся с появлением сосудов. Особенности этих сосудов нами будут разобраны несколько ниже в следующем параграфе. Трахеиды *Gnetales* как показывают детальные исследования Будла и Уорсделла (*Boodle and Worsdell* 1894), Томпсона (*Thompson* 1912, 1918), Ляривьера (*La Riviere* 1916), Такеда (*Takeda* 1913), Сайкса (*Sykes* 1910) и некоторых других, а также наши личные наблюдения над древесиной *Ephedra procera* (Яценко-Хмелевский 1946 *in MS*) по своим признакам вполне схожи с трахеидами хвойных. В большинстве случаев, особенно в ранней древесине они показывают округлые окаймленные поры с хорошо выраженным торусом. В поздней древесине, окаймленные поры часто несколько щелевидные и торус в них заметен плохо. В редких случаях у *Ephedra* можно заметить расположение пор напоминающее араукариодную поровость*). Для трахеид *Gnetales* характерно также наличие красок. Длина трахеид *Gnetales*, исследованная Бэйли и Таппером значительно меньше длины трахеид хвойных и не отличается от длины трахеид (и древесных волокон) двудольных.

Последней и обширнейшей группой наземных растений, эволюцию трахеид которой нам нужно рассмотреть являются покрытосеменные. Эта задача представляется значительно более сложной чем установление путей развития трахеид в более низко организованных классах судистых растений. Здесь мы видели относительно небольшое количество типов трахеид, связанных между собой целым рядом переходов. У покрытосемянных, и особенно у древесных двудольных, разнообразие форм трахеид и волокон чрезвычайно велико. Во второй главе нашей работы, мы в общих чертах очертили диапазон этих различий. Представить себе эволюцию этих клеток, установить последовательность превращений одних форм трахеид в другие, является крайне трудной задачей.

Начнем с изложения некоторых общих положений, чтобы более

*) Напомним, что такое же расположение пор спорадически отмечалось и у многих высших хвойных (например, в проростках *Pinus eldarica* Александровым, в зрелой древесине *Sequoia sempervirens* — Бэйли).

отчетливо поставить предстоящую задачу. Прежде всего, нужно указать, что данные палеоботаники, имеющие большое значение для установления морфологической эволюции «папоротникообразных» и голосеменных, в настоящее время ничего не могут сказать в пользу той или иной концепции морфологической эволюции древесин покрытосеменных. В сводке Эдвардса (Edwards 1930)*) приведено наименование 95 родов ископаемых двудольных растений, известных по остаткам их древесин. Если исключить из этого числа такие роды как *Dryoxylon* (этим названием, как известно, обозначаются «лиственные древесные породы» ближе не определяемые) и некоторые другие, столь же неопределенных систематических связей (количество их достигает 30), то общее количество ископаемых древесин, которые могут быть с некоторой долей вероятности отнесены к тем или иным родам составит 65. Естественно, что это количество слишком мало, чтобы по этому материалу можно было делать какие-либо решающие выводы, даже если не принять во внимание плохой сохранности этих остатков (и часто, очень дефектных описаний). В отдельных случаях конечно, возможно использование данных палеоксиологии для решения тех или иных вопросов: «филогенеза древесины», но аргументы от палеонтологии имеют здесь пока что подчиненное значение.

При построении эволюционных морфологических рядов признаков строения древесины, невозможно так же опираться на те ряды эволюции цветка, которые разработаны в общей морфологии растений, прежде всего потому, что эти ряды до сих пор еще являются предметом дискуссий. Кроме того, построение всякого эволюционного ряда признаков должно опираться на доказательства подчеркнутые именно из этого ряда. В противном случае, явления гетерохраний (ср. Тахтаджян 1946) могут внести значительную путаницу в и без того сложный вопрос.

Рассматривая вопрос о происхождении различия типов трахеид и древесных волокон, находимых у двудольных, мы, естественно, должны положить в основу ряд допущений. Мы видели, что основным элементом ксилемы низших групп сосудистых растений является трахенда, снабженная, в типических случаях лестничными или округлыми окаймленными порами. Так как совершенно очевидно, что покрытосеменные не возникли, подобно Афине, в полном вооружении, а произошли от форм более примитивных, чем все известные нам современные семенные растения, то вполне естественно предположить, что исходным типом трахеального неперфорированного элемента двудольных будет трахеида, более или менее схожая с трахеидами, описанными нами на предыдущих страницах. Так как волокно либриформа является типичным элементом древесины двудольных и не встречается никогда в низших группах *Tracheophyta*, то, нужно полагать, что этот тип клеточной структуры возник в процессе эволюции древесины двудольных путем пере-

*) Последующие годы немногого прибавили к материалам, собранным Эдвардсом.

образования более примитивного типа клетки—трахеиды. Тем самым волокнистая трахеида окажется средним промежуточным звеном между настоящими трахеидами и волокнами либриформа. К этим выводам, примерно по этим же соображениям пришел Джэффри в 1917 году и до настоящего времени они не потеряли своей убедительности. Действительно, иной путь возникновения таких обычнейших элементов древесины двудольных как волокнистая трахеида и волокно либриформа представляется совершенно невероятным.

Выше мы указывали, что по данным Бэйли и Таппера в процессе эволюции наблюдается постепенное укорочение длины трахеальных элементов. Заманчиво было бы предложить, что это укорочение наблюдается и в процессе эволюции древесины двудольных. Тем не менее, сам по себе тот факт, что ископаемые *Calamites*, *Sphenophyllum*, *Lepidodendron*, *Sigillaria*, *Lyginodendron*, *Heterangium* и некоторые другие, имеют длинные трахеиды, более длинные чем трахеиды *Cordaitales* (*Callixylon Oweni* и *Mesoxylon poroxyloides*), беннеттиевых (*Cycadioidea Dartoni* и *C. dacogensis*) и цикадовых (*Dioon spinulosum* и *Microcycas calocoma*), а длина последних в свою очередь превышает длину трахеид хвойных и гinkговых (Бэйли и Таппер), вовсе не говорит о том, что и в древесине двудольных продолжается этот процесс укорочения трахеальных элементов*). Однако, имеются другие данные, подтверждающие наличие этого процесса во всех типах наземных растений. Бэйли и Таппер в своей работе дали суммарную классификацию древесин двудольных по признакам строения их сосудов (этот классификации мы подробно разберем несколько ниже). В их группировке, в первую группу включены древесины (в количестве 81 видов), отличающиеся следующим составом—63% видов имеет неперфорированные трахеальные клетки с крупными или средними окаймлениями пор (т. е. иначе говоря—трахеиды), 20% видов—имеет трахеальные клетки с малым окаймлением (волокнистые трахеиды, по современной классификации) и 17% видов имеет волокна либриформа (по Бэйли и Тапперу—окаймления остаточные или отсутствуют). Оставляя в стороне две промежуточные группы, укажем, что в четвертой группе (из 205 видов), трахеиды встречаются у 5% видов, волокнистые трахеиды у 12% и волокна либриформа у 83% видов. Таким образом, по составу своих волокнистых элементов, первая группа, является более примитивной, а четвертая значительно более специализированной. Произведенные измерения длины волокнистых клеток представителей этих групп** (отдельно волокон внутренней части стебля—т. е. в молодой древесине и отдельно волокон зрелой древесины) показали вполне отчетливые различия, сведенные нами в таблице 14-ой.

* Напомним тот анализ направления эволюции отдельных признаков в роде *Equisetum*, который в последнее время произвела Громова (1946).

**) С учетом, разумеется, всех флюктуаций длины элементов в стволе.

Таблица 14

Длина волокнистых элементов древесины различных групп двудольных. Объяснение в тексте (по Бэйли и Тапперу (1918) с сокращениями)

Наименование	Количество образцов	Среднее в мм	Стандартное отклонение в мм
I группа (зрелая древесина)	53	1,64±0,4	0,67±0,4
I группа (молодая древесина)	28	0,92±0,2	0,28±0,3
IV группа (зрелая древесина)	169	1,49±0,2	0,37±0,1
IV группа (молодая древесина)	36	0,49±0,2	0,14±0,1

Эти данные показывают, что имеются веские основания думать, что эволюция трахеиды в волокнистую трахеиду и, далее, в волокно либриформа, действительно сопровождалась укорочением волокнистых элементов.

Работа Бэйли и Таппера, из которой взята приведенная таблица, явилась, насколько нам известно, первой ботанической работой, где для решения вопросов филогении был применен метод статистических корреляций*). Бэйли и Таппер не изложили основ своего метода и это было сделано десятилетие спустя учеником Бэйли—Фростом, в первой из его работ, посвященных специализации вторичной ксилемы (Frost 1930).

Фрост устанавливает четыре метода, используемых им для изучения эволюционного развития древесин, и обозначенных как методы ассоциации, метод корреляции, метод исключений и метод последовательных рядов (*method of sequences*).

Метод ассоциации формулируется им следующим образом: если возможно определить какой из двух изучаемых признаков является примитивным и если установлено, что обе структуры непосредственно генетически связаны друг с другом, то из этого следует, что примитивное состояние продвинутой структуры должно быть схожим с общим состоянием примитивной структуры. Если найдено, что такое сходство не имеет места, то это означает, что или утверждение о генетической связи двух структур является ложным, или же, что структура настолько отделилась одна от другой в процессе эволюции, что примитивное состояние продвинутой структуры вообще утеряно. Если же сходство оказывается достаточно тесным (как в смысле гомологий, так и аналогий), то можно считать, что высказанное утверждение правиль-

*) Д'Арси Томпсон в первом издании своей книги *Growth and Form* (D'Arcy Thompson 1917) уже указал на «корреляции специализации» и дал графические методы их изображения. Эти же данные изложены в расширенном виде во втором издании этой работы, вышедшем в 1940 году.

но и возможно статистически установить примитивное состояние про-
двинутой структуры. Этот метод может быть использован лишь в том
случае если изучаемые структуры подвержены определенным вариаци-
ям (и при условии, естественно, наличия достаточно большого количе-
ства образцов).

Метод корреляции основывается на предпосылке, что в данной
гомогенной ткани, например, в древесине, в каждом наугад выбранном,
достаточно большом образце имеются определенные корреляции, в точ-
ном статистическом смысле этого термина, между степенью специали-
зации основных признаков. На этом основании делается вывод, что
признаки, показывающие тесную корреляцию с признаком, примитив-
ность которого установлена методом ассоциации, также сами являются
примитивными и, набором признаков коррелированных с признаками спе-
циализации, рассматриваются как специализированные. Так как этим
методом, устанавливаются главные направления эволюции на основе
статистических закономерностей, то, разумеется могут встречаться от-
дельные случаи, когда примитивные признаки будут сочетаны с приз-
наками высокой специализации. Эти случаи дают основание третьему
методу—методу исключения. Под этим, Фрост понимает изучение от-
дельных отклонений от закономерностей, установленных методом кор-
реляции, при чем таким образом исследуются отдельные боковые ветви
специализации. Под методом последовательных рядов, Фрост подразу-
мевает обычные со времен ван-Тигема и Джэффри в филогении расте-
ний методы рекапитуляции, консервативных органов и реверсии, указы-
вая, однако, что они с успехом могут контролироваться данными, полу-
ченными другими методами.

Оценивая методы Фроста с точки зрения современной методики
филогенетических исследований (ср. Тахтаджан 1947) можно вполне
согласиться с автором. Введение статистических приемов в филогенети-
ческие исследования представляется плодотворным, при непременном,
конечно, условии, что для установления корреляций берутся близкие
признаки, между которыми явления гетерохронии (ср. Тахтаджян 1946)
являются относительно редкими.

К вопросу об эволюции длины волокнистых элементов покрытосе-
менных Бэйли вернулся еще в одной своей работе (*Bailey* 1920), где он
установил наличие процесса укорочения камбинальных инициальных
клеток в процессе эволюции.

Поровость волокнистых элементов двудольных описывалась мно-
гократно. Можно считать установленным, что вторичная древесина
двудольных константно характеризуется наличием неперфорированных
трабеальных элементов, несущих или округлые окаймленные поры или
ее дериваты. Насколько нам известно, лестничные трабеиды во вторич-
ной древесине двудольных были обнаружены только у некоторых
гомоксилярных древесин (*Trochodendron* и *Tetracentron*; поры *Drimys* и

Zygogynum имеют округлые или овальные окаймления—см. *Mc Langlin* 1933*).

Процесс превращения окружной окаймленной поры с отчетливо выраженным окаймлением (но всегда лишенной торуса) трахеид двудольных в щелевидную—«простую» по терминологии многих авторов**) пору волокна либриформа является, повидимому, основной линией эволюции неперфорированных трахеальных элементов в этой группе наземных растений.

Этот процесс находит себе достаточно отчетливое подтверждение в онтогенезе древесины. В метаксилеме покрытосеменных мы видим значительное разнообразие типов утолщений неперфорированных трахеальных элементов, представляющих все переходы от спиральных и кольчатых утолщений трахеид протоксилемы, через различные стадии лестничного утолщения к окаймленной поре зрелой древесины (ср. Родерт 1897, Александров 1925, Frost 1930, Bailey 1944).

Если линия развития от типической трахеиды с окружными окаймлениями пор и волокон либриформа с щелевидными порами является, основной в эволюции волокон двудольных, то, она во всяком случае является не единственной. В главе второй мы указали в общих чертах на разнообразие типов трахеид и волокон, характеризующих отдельные виды и роды *Dicotyledoneae*.

Все эти типы сосудистых и вазицентричных трахеид, различных по конфигурации и характеру поровости являются вторичными частными типами специализации, возникшими на разных уровнях эволюционного развития трахеид. Также, очевидно (на основе тех общих соображений, которые были развиты несколько выше) такими же вторичными типами являются и перегородчатые волокна (в широком смысле). Типпо (1938) в качестве одного из пунктов (16-го) «кодекса специализации древесины» указал, что несептированные волокна предшествуют перегородчатым, не сославшись, однако, ни на какие специальные исследования по этому вопросу. Это же положение было повторено нами в кратком изложении этого «кодекса» на русском языке (Яценко-Хмелевский 1939). Однако, пользуясь тем же методом корреляции Фроста, можно показать, что септация волокон появляется как признак специализации и связана с признаками высокой организации древесины, именно с простой перфорацией сосудов***),

Сопоставляя данные Харара (1946), исследовавшего, как мы это уже упоминали, распространение перегородчатых волокон в древесине

*) Указание Ярмоленко (1939) на наличие лестничных трахеид у некоторых *Liriodendron* и *Magnolia*, повидимому, ошибочно. Во всяком случае, ни в нашей, довольно скучной, коллекции образцов древесин *Magnoliaceae*, ни в основательной монографии Мак Лауглина (1933) мы не нашли никаких подтверждений наличия лестничной поровости у трахеид вторичной древесины этих растений.

**) т. е., очевидно, «вторично простую».

***) Почему именно простая перфорация сосудов является признаком специализации, нами будет показано в следующем параграфе.

двудольных, с известной сводкой Рикорда о встречаемости различных признаков строения древесины (1936), мы получаем цифры приведенные в таблице 15-ой, которые вполне четко указывают на то, что септация появляется в древесинах зашедших довольно высоко по пути структурной специализации.

Таблица 15

Распространение перегородчатых волокон в различных семействах (по Харару 1946) в связи с типом перфораций (по Рикорду 1936)

Всего семейств, где были отмечены перегородчатые волокна	Перфорации только лестничн.	Перфор. преимущ. лестн.	Перфор. преимущ. прост.	Перфорации только простые
79 в %—100	4 6	8 10	27 34	40 50

Таким же вторичным признаком являются и спиральные утолщения. Спиральные утолщения трахеид двудольных, габитуально очень схожие со спиральными утолщениями трахеид некоторых высших хвойных, безусловно возникли в процессе эволюции совершенно независимо. Помимо абсурдности предположения о непосредственной генетической связи *Abielaceae* и *Taxaceae* с покрытосеменными, об этом говорят и чисто анатомические соображения—именно наличие у хвойных, обладающих спиральными утолщениями трахеид, весьма своеобразной структуры окаймленной поры; отсутствующей у двудольных:

Однако, спиральные утолщения трахеид и волокон двудольных обычно возникают на более низких ступенях специализации древесины, чем перегородчатость волокон. Произведенный нами анализ имеющихся данных (по той же сводке Рикорда) показал, что из 19 семейств, в которых наблюдается этот тип утолщения оболочки волокнистых элементов—58% характеризуется преобладанием или исключительным присутствием лестничных перфораций, и только меньшинство—42% характеризуются простыми перфорациями. Это, однако, не представляется удивительным, так как спиральные утолщения, как правило, не отмечаются у волокон либриформа и присутствуют лишь у трахеид и волокнистых трахеид, т. е. у тех типов волокон, которые, как мы увидим несколько ниже, обычно бывают связаны с лестничными перфорациями. К этому надо добавить что в приведенные выше подсчеты не включены сосудистые трахеиды, представляющие собой особую ветвь специализации и обычно несущие спиральные утолщения.

В заключение нашего обзора эволюционной истории трахеид и древесных волокон нужно в общих чертах указать на состав этих элементов у однодольных. В недавнее время Чидл (*Cheadle* 1941, 1943) произвел очень обширные наблюдения над составом ксилемы однодольных

пользуясь методами и терминологией современной анатомии древесины. Хотя его наблюдения и относились преимущественно к сосудам, все же им был показан факт, давно известный еще из работ авторов прошлого столетия, что в ксилеме однодольных чрезвычайно обычны трахеиды с лестничной поровостью или с сильно вытянутыми порами, вполне сходные с такими же элементами прото- и метаксилемы двудольных. Если учесть, что в настоящее время почти бесспорно признается происхождение однодольных от двудольных (споры относятся, собственно, говоря, к тому уровню эволюции двудольных, на котором произошло отчленение от них *Monocotyledonae*), то здесь мы имеем один из очень ярких примеров неотении. Напомним, что Тахтаджян (1943, 1945) на основании других признаков, пришел к выводу о том, что однодольные возникли от примитивных раналиевых в результате неотенического превращения.

Эволюционная история сосудов

Гуго фон Моль был первым давшим определение сосуда и отметившим своеобразие этого элемента древесины (*Möhl* 1851). Несмотря на то, что с того времени прошло около ста лет, определение фон Моля остается точным и по сей день—именно, Моль характерным признаком сосудов считал наличие в них перфораций—сквозных отверстий. Не взирая на это совершенно четкое отличие сосудов от других элементов древесины, в употреблении этого термина долго существовали неясности, не исчезнувшие, впрочем полностью и до настоящего времени. Многие авторы под термином сосуд понимали вообще все водопроводящие элементы ксилемы и на этом основании говорили о «сосудах» хвойных или некоторых низших наземных растений (напр. «*Treppengefässe*» Вейса у *Lycopodium*, *Weiss* 1878). Отголоски этого понимания сосуда сохранились в наименовании высших растений «сосудистыми растениями», хотя как мы видели выше, огромное большинство низших типов наземных растений не имеет сосудов, а снабжено только трахеидами.

Между тем, факт растворения клеточной стенки у элементов древесины и появления, таким образом сквозных трубок, иногда очень значительной длины, является важным шагом вперед на пути физиологического прогресса наземных растений.

Достигаемое этим резкое повышение водопроводимости хорошо известно из многочисленных работ по изучению проницаемости различных древесин для всякого рода пропиточных составов. Конечно, появление сосудов не единственное решение вопроса борьбы растения за влагу и огромное распространение хвойных лесов показывает, что хвойные сплошь и рядом могут вполне успешно конкурировать с лиственными породами, несмотря на—казалось бы—более совершенную организацию древесины последних.

Все же появление сосудов является вполне четкой анатомической гранью, знаменующей определенный успех в эволюции растительного

организма. Тем более является интересным то, что появление сосудов отмечается у самых разнообразных типов растений, настолько далеко отстоящих друг от друга, что для большинства из них не возникает никаких сомнений о независимом появлении этих структур.

Помимо покрытосеменных, до настоящего времени сосуды были найдены у *Lycopida*, *Filicinae* и *Gymnophytinae*. Заслуживает быть отмеченным также, что сосуды были найдены у этих последних лишь у современных растений и до сих пор не обнаруживались в ископаемых формах. Из этого, однако, вряд ли можно сделать вывод о том, что современная нам эпоха особо благоприятствует образованию сосудов. Скорее всего, это связано с техническими трудностями обнаружения сосудов в ископаемых стеблях. Поэтому, возможность нахождения сосудов в древесине каких либо из ископаемых «папороткообразных» совершенно не исключается.

Как нами указывалось в предыдущем параграфе из *Lycopida* сосуды были встречены только у представителей рода *Selaginella* (*Harvey-Gibson* 1894, *Duerden* 1929). К сожалению, история развития этих сосудов изучена плохо. Установлено, что у большинства видов селагинеллы ксилема состоит только из трахеид, но у форм со спиральным листорасположением присутствуют настоящие сосуды, причем они или рассеяны среди трахеид, или же ксилема целиком состоит из сосудов. Перфорации сосудов простые, расположенные на поперечных стенках. Продольные стенки сосудов несут такие же лестничные поры, как и трахеиды всех видов рода *Selaginella*.

Сосуды у папоротников неоднократно были предметом детальных исследований. Первый, обнаруживший сосуды у *Pteridium latiusculum* (*Pteris aquilina*) и в корнях *Athirium Filix Femina* был Руссов, опубликовавший это описание в «Мемуарах» Петербургской Академии Наук, в известной своей работе о гистологии тайнобрачных (*Russow* 1873). Наблюдения Руссова о сосудах у папоротников были впоследствии подтверждены Саксом (*Sachs* 1874), де Бари (*De Bary* 1877) и Страсбургером (*Strasburger* 1891).

Несколько позднее, Гуин-Воган (*Gwynne Vaughan* 1908) высказал утверждение что те элементы, которые описывались в ксилеме папоротников как трахеиды, в действительности представляют из себя сосуды, так как, по его наблюдениям, в лестничных порах этих элементов, пленки пор отсутствуют. Однако, целым рядом специальных исследований (*Halft* 1910, *N. Bancroft* 1911, *Wright* 1920, *Bliss* 1921) было показано, что утверждения Гуин-Вогана не соответствуют действительности.

Относительно недавно, Мэри Блесс исследовала этот вопрос и на довольно большом материала (двадцать четыре рода восьми семейств современных папоротников), установила, что настоящие сосуды встречаются как в стеблях, так и в корнях только у двух представителей рода *Pteridium* (*P. latiusculum* (*Desv.*) *Maxon* и *P. esculentum* (*Forst.*) *Nakai*). Эти сосуды совершенно иного типа чем сосуды *Selaginella*. Перфорации

сосудов *Pteridium* лестничные, располагающиеся на поперечных стенах, обычно отходящих под острым углом от оси сосуда. Число перекладин велико (на фотографиях, приложенных к статье Блесс изображено до 60 перекладин). Как можно судить по фотографиям (особенно фиг. 5) у перфораций наблюдаются остаточные окаймления. Угол наклона поперечной стенки сосуда, несущей перфорации, варьирует от очень острого до почти прямого, и в большинстве случаев перфорации кажутся расположенными на продольных стенках. Такие сосуды, по мнению Блесс являются переходными формами между трахеидами и сосудами.

В обширной группе голосеменных сосуды характеризуют собой только порядок *Gnetales*. Структура и онтогенез сосудов *Gnetales* изучены довольно подробно в работах Будла и Уорсделла (*Boodle and Worsdell* 1894), Томпсона (*Thompson* 1912, 1918, 1916, 1923), Дьюти (*Duthie* 1912), Блесс (*Bliss* 1921) и некоторых других. В связи с выдвигавшимися теориями о происхождении покрытосеменных от гнетовых, вопрос о характере и значении сосудов у этих последних растений был предметом значительных дискуссий. На этом вопросе мы остановимся немножико ниже, при рассмотрении взглядов, относящихся к эволюции сосудов *Angiospermae*, а сейчас изложим только точно установленные факты о развитии и характере сосудов *Gnetales*.

Сосуды *Ephedra* характеризуются особым типом перфораций, отличающимся от всех сосудов, встречающихся у наземных растений. Перфорационная пластинка состоит из ряда совершенно округлых отверстий—перфораций, в числе от 4—5 до 10—12 и расположенных обычно в два ряда в конце сосуда. Размер и очертания этих перфораций иногда совпадают с размером и очертанием окаймленных пор, боковых стенок членников сосудов, иногда более или менее значительно их превосходят. Окаймленные поры сосудов—обычного типа характерного для хвойных, с хорошо выраженным торусом и отличаются от окаймленных пор трахеид *Ephedra* несколько большим размером.

Как показал Томпсон, возникновение этих перфораций связано с растворением окаймления и плёнки поры. Некоторое остаточное окаймление при этом обычно все же сохраняется. Этот тип перфорационной пластинки, благодаря своей необычности получил специальное наименование «эфедроидной перфорационной пластинки».

Тип перфорации сосудов в зрелой древесине видов рода *Gnetum* значительно отличается от перфорации *Ephedra*. В большинстве случаев сосуды *Gnetum* имеют простые перфорации, иногда показывающие следы растворенных перекладин, реже наблюдаются лестничные перфорации, при чем в этих случаях, каждая отдельная перфорация несколько округла.

Исследование Дьюти (1912) и Томпсона (1916) однако показали, что в проростках *Gnetum africanum* можно встретить все переходы от типичной эфедроидной перфорации до простой перфорации зрелой дре-

весины *Gnetum*, через ряд промежуточных стадий, на которые отдельные округлые перфорации все более и более сближаются друг с другом.

Третий род порядка *Gnaetales*—*Welwitschia* изучен гораздо менее чем два других. Однако, в работе Сайкс (Sykes 1910) даны изображения сосудов вельвичии, показывающее наличие единичных мелких простых округлых перфораций, также, повидимому, генетически связанных с окаймленными порами типичного хвойного типа, которые характеризуют боковые стенки всех сосудов *Gnetum*.

Таким образом, имеющиеся данные показывают, что в порядке *Gnaetales* мы имеем особый тип развития сосудов, возникший у *Ephedra* путем растворения части окаймленной поры и затем эволюционировавший в сосуды с простой перфорацией у *Gnetum* и *Welwitschia*.

Если настоящие сосуды встречаются в древесине столь различных групп как *Lycopida*, *Filicinae* и *Gymnospermae*, то только у покрытосеменных они сделались основным структурным признаком древесины огромного большинства видов. Типы сосудов двудольных, как это было показано нами во второй главе нашей работы, чрезвычайно разнообразны и попытки установить ход эволюции этих структур делались неоднократно.

Насколько нам известно, де-Бари (*de Bary* 1877) был первый, высказавший предположение, что сосуды с лестничными перфорациями возникли из лестничных трахеид путем потери трахеидной пленки поры. В противоположность этому взгляду, в 1894 году Будл и Уорсделл (*Boodle and Worsdell* 1894) на основании изучения гнетовых и некоторых двудольных выдвинули теорию по которой лестничные перфорации возникли путем слияния округлых пор в лестничные поры, затем уже превращающиеся в лестничные перфорации.

Джэффри, в своей «*Anatomy of woody plants*» (1917) примкнул к взглядам Будла и Уорсделла. Он утверждал, при этом, что очередная поровость является более примитивной чем лестничная, так как, с точки зрения этой теории, последняя произошла от первой. По мнению Джэффри, исходным типом сосудов покрытосеменных являются сосуды типа *Ephedra* и тем самым происхождение *Angiospermae* ставилось в связь с *Gnaetales*. Вскоре после выхода в свет книги Джэффри, Томпсон (1918) выступил со статьей в которой доказывал, что происхождение сосудов гнетовых не имеет ничего общего с происхождением сосудов покрытосеменных и аналогии почерпнутые из истории развития сосудов у *Ephedra* и *Gnetum* не применимы для объяснения эволюции *Angiospermae*. При этом, он полагал, что примитивным типом перфорации у двудольных является лестничная перфорация. В этом же 1918 году вышли еще две работы по этому же вопросу. Первой работой являлось очень краткое сообщение Брауна (*Brown* 1918), который, на основании изучения онтогенеза древесины, пришел к выводу о том, что лестничная перфорация является исходной для всех других типов сосудов. Другой работой, уже цитированной нами, была работа Бэйли и Таппера (1918). В этой статье, авторы также устанавливают, что лестничные перфорации

являются наиболее примитивным типом сосудов, причем они различают четыре группы сосудов, представляющих различные этапы специализации: сосуды с лестничными перфорациями с большим числом перекладин, с лестничными перфорациями с малым числом перекладин с простыми перфорациями на боковых стенках и с простыми перфорациями на поперечных стенках. Мы уже указывали, что эти четыре типа сосудов сочетаны с другими признаками, имеющими важное филогенетическое значение—именно с наличием трахеид, волокнистых трахеид и волокон либриформа.

Работа Бэйли и Таппера, содержащая массу интересных мыслей и важных обобщений, в свое время прошла незамеченной. Лишь десятилетие спустя, когда идеи Бэйли и Таппера получили дальнейшее развитие, эта работа была оценена в должной мере.

В работах двух учениц Джэффри—Блесс и Мак Даффри (*Bliss 1920, Mac Duffie 1921*) были сделаны попытки вновь обосновать точку зрения Будла и Уорсделла. В ответной работе Томпсона снова утверждалось, что лестничная перфорация является наиболее примитивной, а своеобразные сетчатые перфорации, встречающиеся у многих двудольных представляют особую, второстепенную линию развития.

Мы не останавливаемся детально на разборе взглядов цитированных выше авторов, так в настоящее время они представляют не более чём исторический интерес. Надо отметить, однако, что несмотря на значительное количество публикаций по этому вопросу, большинство работ представляло из себя лишь плохо аргументированные спекуляции, причем авторы, как правило, оперировали с очень незначительным сравнительным материалом.

Поэтому, вполне закономерным было появление в 1930 году серии работ ученика Бэйли—Фредерика Фроста, применившего к разрешению вопроса филогении древесины статистические методы, потребовавшие привлечения очень обширного и разнообразного материала (*Frost 1929, 1930, 1930a, 1931*). Выше, мы кратко обрисовали методы Фроста. Укажем, что именно в использовании очень значительного количества образцов лежит то принципиально новое, что отличает «неогарвардскую» школу Бэйли от работ его предшественников.

В своем исследовании Фрост исходил из некоторых основных допущений, положенных им в основу его работы. Аргументация Фроста сводится к следующему: так как представляется вполне вероятным, из всей совокупности палеоботанических и сравнительно-анатомических данных, что трахеида является более примитивной структурой, чем сосуд и, что эти последние произошли от трахеид, то примитивные типы сосудов должны быть (на основании «метода ассоциации», который мы излагали в предыдущем параграфе) более схожи с трахеидами, чем более подвинутые типы сосудов. По его представлениям, шесть признаков характеризуют трахеиды (и следовательно должны характеризовать примитивные сосуды)—1) значительная длина, 2) малое попереч-

ное сечение, 3) угловатость поперечного сечения, 4) тонкостенность, 5) постоянная ширина оболочек на поперечном сечении и 6) отсутствие или очень слабое развитие поперечных стенок.

На основании «метода корреляции признаков», Фрост утверждает, что признаки организации сосудов, связанные с перечисленными выше шестью признаками, окажутся признаками примитивными. Произведенные им подсчеты показали, что действительно имеется тесная зависимость между наличием или отсутствием лестничной перфорации и признаками, характеризующими примитивность сосудов. Приведем некоторые таблицы из работ Фроста, иллюстрирующие эти корреляции (табл. 16 и 17).

Таблица 16

Соотношение между длиной членников сосудов и типом перфораций (по Фросту 1930а)

Тип перфорации	Число видов	Длина (в мм.)
1. Только лестничные . . .	52	1,09
2. Лестничные и простые . . .	19	0,81
3. Простые на боковых стенках . . .	34	0,69
4. Простые на поперечных стенках . . .	169	0,41

Примечание: Группировка типов перфораций здесь и в других таблицах по Бейли и Тапперу.

Таблица 17

Соотношение некоторых признаков примитивности структуры сосудов с типом их перфораций (по Фросту 1930а)

Тип перфораций и группа сосудов (по Бейли и Тапперу)	Число видов	Диаметр сосудов (в мм.)	Процент сосудов с		
			угловатыми очертаниями	тонкими стенками	равномерно утолщенными стенками
I. Лестничная . . .	40	0,067	100	100	97
IV. Простые на поперечных стенках . . .	40	0,120	10	25	22

Примечание: Все виды с простыми перфорациями выбраны из видов с рассеянно-сосудистой древесиной.

Цифры в таблице показывают, что действительно имеются очень тесные связи между признаками, постулированными как примитивные и наличием лестничных перфораций.

Из этих данных, Фрост, в согласии с рядом своих предшествен-

ников, делает вывод о том, что наиболее примитивным типом перфорации является перфорация лестничная.

Дальнейшие исследования (Frost 1930a, 1931) показали, что подобная же корреляция между длиной членников существует и с целым рядом других признаков строения сосудов,

Так, было установлено, что наличие окаймлений на отдельных перфорациях лестничной перфорационной пластинки является признаком примитивности, причем специализация шла по линии постепенной утери окаймлений. Признаком примитивности является также значительное количество перекладин в лестничной перфорационной пластинке и незначительная ширина отдельной перфорации.

Наклон поперечной стенки, несущей перфорацию также коррелятивно связан с рядом примитивных признаков, причем, чем значительнее этот наклон, тем примитивнее строение древесины.

Скульптура боковых стенок сосудов также показывает различные степени специализации. Наиболее примитивной является лестничная поровость, затем промежуточная между лестничной и супротивной, супротивная (прямая), и наконец, наиболее специализированной является очередная (косая) поровость. Это направление специализации одинаково прослеживается как для межсосудистой поровости, так и для поровости между сосудами и лучами.

Наличие хорошо выраженных окаймлений пор также является признаком примитивности и специализированные древесины характеризуются порами со слабо заметным окаймлением.

Все эти положения, легшие в основу разработанного школой Бэйли «кодекса признаков специализации древесины», доказываются многочисленными цифровыми таблицами. В дополнение к приведенным наим выше двум таблицам, приведем еще несколько таблиц для иллюстрации методов работы Фроста.

Таблица 18

Соотношение между длиной членника сосуда и окаймлением перфорации в лестничной перфорационной пластинке у древесины с лестничными и смешанными перфорациями (по Фросту 1930a)

Тип перфорации	Число видов	Длина членников сосудов (в мм)
I. Полностью окаймленная . . .	19	1,27
II. Окаймленная до середины . . .	16	1,07
III. Окаймленная только по концам . . .	38	0,82
IV. Не окаймленная . . .	32	0,57

Таблица 19

Соотношение между окаймлением перфорации и углом наклона поперечной стенки, по Фросту (1930а); на основании 104 видов с лестничными и смешанными перфорациями

Окаймление	Процент видов с большим углом наклона поперечной стенки
I. Полное	73
II. Частичное	41
III. Отсутствует	13

Таблица 20

Соотношение между длиной членика сосуда и типом поровости на продольных стенках (по Фросту 1930б)

Тип поровости	Число видов	Длина члеников (в мм)
I. Лестничная	15	1,13
II. Переходная	28	1,07
III. Супротивная	33	0,79
IV. Очередная	138	0,46

Таблица 21

Соотношение между длиной членика сосуда и типом окаймлений окаймленных пор (по Фросту 1930б)

Тип окаймлений	Число видов	Длина члеников (в мм)
Окаймленные	58	0,81
Полукаймленные	180	0,56
Не окаймленные	23	0,53

Нельзя не признать, что вся серия работ Фроста производит очень убедительное впечатление. Действительно, устанавливается целый ряд очень тесных корреляций в признаках строения сосудов и получающиеся линии прогрессивной специализации этих элементов хорошо согласуются одна с другой.

Слабым местом, построений Фроста является отсутствие переходов во вторичной древесине двудольных, от лестничных трахеид к лестничным сосудам. Тем самым, основное звено в цепи доказательств превращения лестничной трахеиды в лестничный сосуд оказывается утешительным. Фрост прекрасно понимал значение этого возражения против основного тезиса своего кодекса. Он утверждал, что отсутствие лестничных трахеид во вторичной древесине двудольных (за исключением некоторых гомоксилярных родов) объясняется тем, что вторичная древесина настолько высоко-специализирована, что эти переходные

формы утеряны. Поэтому, утверждал Фрост, подобные переходные формы должны быть устанавливаемы в первичной ксилеме. Однако, необходимо было доказать, что процессы специализации, аналогичные тем, которые были установлены для вторичной древесины, имеют место и в первичной ксилеме и что, следовательно, структура элементов первичной ксилемы может быть истолкована филогенетически.

Все двудольные, по составу их первичной ксилемы, Фрост, на основании своих наблюдений, делил на три группы. К первой группе относятся виды, в первичной ксилеме которых, сосуды или отсутствуют, или имеют только лестничные перфорации, в то время, как во вторичной ксилеме у сосудов наблюдаются также только лестничные перфорации. Во второй группе, в первичной ксилеме у сосудов наблюдаются лестничные перфорации, а во вторичной древесине простые и, наконец, в третьей группе и в первичной и во вторичной древесине сосуды имеют лишь простые перфорации. Согласно взглядам школы Бэйли, первая группа должна являться наименее, а третья наиболее специализированной, при чем, пример второй группы показывает, что первичная ксилема, как содержащая лестничные перфорации, более примитивна, чем вторичная древесина тех же видов.

Применяя свой обычный критерий — длину элемента, Фрост получил данные, приведенные нами в таблице 22, которые подтверждают, что корреляция между типом перфорации и длиной элементов распространяется и на первичную древесину.

Таблица 22

Длина трахеид и членников сосудов в различных группах двудольных (по Фросту 1930). Объяснение в тексте.

Группа	Протоксилема (в мм)	Метаксилема (в мм)	Первые слои вторичной древесины (в мм)
I	1,948	1,647	0,709
II	1,331	1,203	0,426
III	0,974	0,974	0,338

Примечание: Измерялись членники сосудов, а в случае их отсутствия — трахеиды.

На этом основании, Фрост сделал вывод о том, что первичная ксилема сохраняет черты примитивности и, что, следовательно, находимые в ней переходные структуры между лестничными трахеидами и сосудами с лестничными перфорациями, как раз восполняют то звено, которого недоставало для его теории в зрелой древесине. А то, что эти переходные формы существуют в первичной древесине, было известно уже давно и соответствующие рисунки, начиная с курса Юлиуса Сакса (1874) многократно приводились в учебниках анатомии растений на всех языках. Сравнительно недавно, Александров (1927) дал детальное описание тех превращений скульптуры вторичной обо-

лочки, которые приводят к превращению спиральных утолщений в обычную супротивную или очередную поровость. Фрост в своей статье, также изобразил целый ряд последовательных стадий превращения лестничных трахеид в сосуды, у *Schizandra chinensis* и *Nyssa aquatica*. Следует заметить, что, если первые слои вторичной древесины не сохранили нам переходов от лестничных трахеид к лестничным сосудам, то переходы от лестничных перфораций к простым являются здесь вполне обычными. Среди многих примеров, укажем на наблюдения Золередера (1888) о наличии в первом годичном кольце (во вторичной древесине) многих *Rosaceae* лестничных перфораций, полностью отсутствующих в зрелой древесине. Это наблюдение было в последнее время подтверждено Туманян (1948) для *Amelanchier*.

Чок (*Chalk* 1937) попытался подтвердить представление о примитивности лестничных перфораций данными палеоботаники. Он сопоставил признаки строения древесины у ископаемых растений, за исключением плейстоценовых (по известному каталогу Эдвардса—*Edwards* 1931) с этими же признаками у современных растений и пришел к выводу, что, в целом, ископаемые древесины характеризуются преобладанием тех признаков, которые современная филогенетическая анатомия рассматривает как примитивные. Собранный им материал приведен в таблице 23.

Таблица 23

Сравнение отношений специализированных и неспециализированных признаков в ископаемых и современных древесинах (по Чоку, 1937).

	I-я группа Лестничные перфорации	II-я группа Перфорации простые, ярусного расположения элементов (нет*)	III-я группа Перфорации простые; име- ющие ярусное расположение элементов
a. Роды			
Число ископаемых родов . . .	17 (35%)	25 (51%)	7 (14%)
Ожидаемое число по современному распределению . . .	5 (11%)	35 (71%)	9 (18%)
Отличие от ожидаемого . . .	+12	-10	-2
б. Виды			
Число ископаемых видов . . .	90 (38%)	120 (50%)	28 (12%)
Ожидаемое число по современному распределению . . .	26 (11%)	169 (71%)	43 (18%)
Отличие от ожидаемого . . .	+64	-49	-15

*). Ярусное расположение элементов древесины, как мы это увидим несколько ниже, рассматривается как признак высокой специализации.

Эти факты, в дополнение ко всему тому, что было изложено выше, тоже могут служить лишним доказательством происхождения простой перфорации из лестничной.

Признание лестничной трахеиды исходным типом для сосудов двудольных, естественно, повысило интерес ботаников к тем немногочисленным двудольным, в которых сосуды отсутствуют и где единственным проводящим воду элементом являются трахеиды. Впрочем, задолго до появления работ по филогенетической анатомии древесины Джэффри и Бэйли и их учеников, эти своеобразные растения были предметом пристального внимания многих исследователей. Более ста лет тому назад, Гепперт описал строение древесины *Drimys* и отметил отсутствие в ней сосудов (Goeppert 1842). Эйхлер (Eichler 1864, 1865) посвятил специальное исследование *Trochodendron* и *Drimys*. После ряда работ, не внесших ничего особенного нового в данные первых исследователей (напр. Гропплер—Groppler 1894) нужно указать на работу ван-Тигема (van Tieghem 1900), который придавал настолько большое значение своеобразной структуре этих растений, что отделил их, под названием *Homoxyloae* от всех остальных покрытосеменных. Подразделение это не получило признания среди систематиков, но термин «гомоксилярные растения» широко употребляется в литературе.

Описание основного элемента этих растений—трахеидами было дано в предыдущем параграфе.

Особенности строения гомоксилярных покрытосеменных с древесиной, напоминающей—даже не хвойные—но некоторые ископаемые (напр. беннеттитовые) или цикадовые, естественно, приводили к мысли о том, что где то в родстве с *Homoxyloae* можно искать предков *Angiospermae* (напр. Thompson and Bailey 1915). С критикой этих взглядов выступили Джэффри и Кол (Jeffrey and Cole 1916), утверждавшие, что ими были обнаружены в древесине *Drimys* в пораженных участках корня, образования, напоминающие сосуды и что, следовательно отсутствие сосудов у этого рода есть следствие редукции. Последующая ответная работа Бэйли и Томпсона (Bailey and Thompson 1918) показала, что утверждения Джэффри были ошибочны и что, действительно, отсутствие сосудов у гомоксилярных растений является первичным признаком. Так как, среди всех *Angiospermae*, лишь гомоксилярные растения, не только не имеют сосудов, но сохранили в зрелой древесине лестничные трахеиды, то, вполне естественно видеть в такой структуре черты очень древнего типа покрытосеменных, вероятно —в том, что касается строения древесины—исходного для всего этого класса (ср. Gupta 1933, 1934; Wieland 1934; Bailey 1944).

Заканчивая обзор направленной специализации у сосудов двудольных нужно еще отметить особый тип перфораций, встречающейся у некоторых групп растений и обозначаемой обычно термином «сетчатая перфорационная пластинка». Во второй главе, мы указали на распространение этого типа перфораций и на его систематическое значение. Школа Джэффри видела в этих перфорациях чрезвычайно важ-

ный этап в эволюционном ряду сосудов двудольных, указывающий на постулируемое ею происхождение перфораций из сливающихся окаймленных пор. Исследования Томпсона (1923), проведенные на большом материале показали, что эти перфорации, напротив, представляют собой редкое явление, генетически не связанное с перфорациями типа эфедры. Сетчатые перфорации, по Томпсону, возникают в одних случаях, как недоразвитые лестничные перфорации, причем встречаются в одном и том же образце вместе с последними, образуя константно переходы к обычным перфорациям. Другой, более редкий тип сетчатых перфораций связан с простыми перфорациями и, является, повидимому, фиксацией в зрелой древесине первых стадий возникновения простой перфорации. Этот тип перфораций никогда не встречается без простых перфораций, причем последнее всегда составляет абсолютное большинство.

Из своих наблюдений, Томпсон делает вывод о том, что сетчатые перфорации представляют собой аномальный или же вторичный тип, преимущественно находимый в специализированных формах.

Распределение сосудов в толще годичного слоя, повидимому, тоже может характеризовать ряд последовательных стадий специализации древесины. Типпо (1938) привел в своей работе неопубликованные данные Фроста, указывающие на то, что наиболее примитивным типом распределения сосудов является одиночное, переходящее в разнообразные сочетания их, обозначаемые как «цепочки просветов», «сомкнутые просветы» и т. д. (Яценко-Хмелевский и Джапаридзе 1930).

Гилберт (*Gilbert* 1940) подверг специальному исследованию вопрос эволюционного значения кольцесосудистости. Мы уже упоминали о том, что распространение этого признака связано с определенным географическим районом—именно областью северного умеренного полушария. Исследуя северо-американские древесные породы, Гилберт применил как «методы Джэффри» (т. е. изучение проростков, корней и репродуктивных органов, несущих в себе предковые черты), так и «методы Бэйли» (т. е. статистические данные, подробно охарактеризованные нами выше). Оба метода дали вполне согласные результаты, показывающие, что кольцесосудистость возникает как признак специализации, причем возникновение ее повидимому «полифилетично», т. е. кольцесосудистость может появиться в различных группах, генетически между собой не связанных.

Можно указать, что геологические данные подтверждают утверждение о примитивности рассеяннососудистости, так как до сих пор в низших ярусах третичной эпохи были находимы только рассеяннососудистые древесины, в то время, как в миоцене наблюдаются формы, переходные и кольцесосудистые (*Felix* 1896, *Knowlton* 1899).

Семейства двудольных, в которых сосуды отсутствуют не ограничиваются немногими гомоксилярными родами. У многих травянистых растений сосуды никогда находимы не были. Так, Золередер (1908) указывает, например, на отсутствие сосудов у некоторых *Cactaceae*,

Nymphaeaceae, *Droseraceae* и т. д. Однако, общая специализация тела растения во всех этих случаях не оставляет сомнения в том, что мы имеем здесь дело с процессом редукции.

Сосуды однодольных были предметом детальных исследований Чидла, на работы которого мы уже имели случай ссылаться (1941, 1942, 1943, 1943а). Эти исследования охватили очень разнообразный материал (320 видов 210 родов) и были проведены с исключительной тщательностью. Автор установил, что у однодольных сосуды могут встречаться или только в корнях или же в корнях и в других органах (стеблях, ризомах, цветочных осях и листьях). Некоторые семейства, как напр. *Hydrocharitaceae* и *Lemnaceae* вообще лишены сосудов. Тип перфораций сосудов и поровость их продольных стенок довольно разнообразны и в этом отношении наблюдаются значительные аналогии с сосудами покрытосеменных. Чидл различает ряд типов ксилемы с различными комбинациями типов перфорации сосудов (только простые перфорации у всех сосудов, сосуды с простыми перфорациями преобладают, сосуды с лестничными и с простыми перфорациями в равных соотношениях и т. д.) и ряд типов перфораций (простые, с числами перекладин от 1 до 10, от 10 до 50 и свыше 50).

Сопоставляя длины членников сосудов и трахеид с типом перфораций Чидл отметил ту же закономерность, которая была установлена Бэйли и Таппером для двудольных—именно сосуды с лестничными перфорациями, при чем, чем больше перекладин в перфорации, тем длиннее членник сосуда.

На основании своих наблюдений, Чидл пришел к выводу, что эволюция сосудов у однодольных идет по тому же направлению, что и эволюция сосудов двудольных,—т. е. от лестничных сосудов с большим числом перекладин к лестничным сосудам с малым числом перекладин и затем к сосудам с простыми перфорациями. При этом, у однодольных могут быть наблюдаемы все переходы от лестничных трахеид к сосудам с лестничными перфорациями.

Дальнейшие заключения Чидла являются, в некоторой степени, неожиданными. Он установил, что, в среднем, членники сосудов в тех видах, которые имеют сосуды только в корнях, являются наименее специализированными из всех сосудов однодольных. Кроме того, у тех видов, где сосуды, кроме корней, имеются и в других частях тела растения, сосуды корней менее специализированы, чем сосуды иных органов. Поэтому, автор приходит к выводу, что у однодольных, сосуды возникли сначала в корнях и затем уже в процессе эволюции группы появились в стеблях, листьях и других органах растения. Он утверждает, что им, ни в одном случае, не наблюдено фактов, которые могли бы быть истолкованы как доказательство редукции сосудов в стеблях.

В целом, все направления эволюции сосудов у однодольных, по мнению Чидла, доказывает, что сосуды у двудольных и однодольных произошли независимо.

Взгляды Чидла в значительной мере противоречат многим установленным в науке положениям. Во-первых, в свое время школой Джэффри было установлено много фактов, показывающих, что корень скорее надо рассматривать как консервативный орган, сохраняющий в своей структуре предковые черты. Поэтому, несколько неожиданным является предположение, что сосуды у однодольных возникают именно в корнях. С другой стороны, тесная связь между однодольными и некоторыми травянистыми раналиевыми установлена довольно прочно на основании многих данных. Бэйли (*Bailey* 1944) в одной из последних своих работ, целиком присоединяется к выводам Чидла. Однако, он формулирует независимость происхождения однодольных и двудольных в более осторожной форме. Именно, он утверждает, что если признавать монофилетическое происхождение покрытосеменных, то это означает, что однодольные произошли от двудольных на той стадии эволюции последних, когда сосуды у них еще отсутствовали.

Нам лично все же кажется, что в этой концепции Чидла—Бэйли о независимом происхождении сосудов однодольных и двудольных имеет место некоторое недоразумение. В настоящее время представляется бесспорным, что и наиболее примитивные покрытосеменные и весь круг их предполагаемых предков (которых современные морфологии склонны искать где-то в пределах группы семенных папоротников) состоят из форм, обладающих способностью ко вторичному росту и, следовательно, снабженных вторичной древесиной. Поэтому, возникновение однодольных (все равно—мыслить ли его от примитивных древесных двудольных через травянистые двудольные или, даже непосредственно от древесных двудольных) должно было сопровождаться потерей камбальной активности и исчезновением вторичной древесины (вероятно, примерно по тому же пути, что и возникновение травянистых двудольных форм). Поэтому, формулировка Бэйли, во всяком случае должна читаться так: однодольные произошли от двудольных, на той стадии их эволюции, когда они не имели сосудов в первичной древесине. А это, можно думать, существенно меняет дело. Выше мы указывали, что очень многие двудольные, вторичная древесина которых снабжена сосудами с лестничными перфорациями, в первичной древесине сосудов не имеют и в ней трахеальные элементы (*sensu lato*) представлены различными модификациями спиральных, лестничных и точечных трахеид. При этом, теория происхождения однодольных в результате неотении, которую, в последнее время, на основании совершенно других соображений, энергично аргументировал Тахтаджян (1943, 1945) получает еще одно очень веское подтверждение. Основным возражением против нашей точки зрения является, бесспорно тот факт, что те примитивные травянистые группы, которые по мнению современных фитофилогенетиков, явились промежуточным звеном между исходными древесными двудольными и однодольными, имеют сосуды. На это возражение можно ответить лишь ссылкой на чрезвычайную скучность наших сведений об онтогенезе водопроводящих путей в

этих группах травянистых растений и малую осведомленность о структуре тех форм двудольных («раналиевого плексуса»—чтобы употребить терминологию Тахаджяна), в которых можно искать предков однодольных.

Можно подвести некоторые итоги нашему краткому очерку эволюционной истории сосудов. Мы видели, что эти клеточные образования возникали в процессе эволюции неоднократно. При этом, появление сосудов в различных группах наземных растений каждый раз происходило по разному. Сосуды *Botrychium* совершенно не схожи с сосудами *Pteridium*, а последние отличаются также и от сосудов *Ephedra*. Между сосудами *Pteridium* и сосудами примитивных покрытосеменных имеется значительное внешнее сходство, давно отмеченное в литературе (см. напр. *Solereder* 1888). Однако, совершенно бесспорно, что все эти четыре случая появления сосудов в столь различных группах растений произошли совершенно независимо и являются одним из ярких примеров параллельной эволюции, столь обычной в филогенезе растительного мира. Ни у *Ophioglossaceae*, ни у *Polypodiaceae*, ни даже у *Gnetales* появление сосудов не оказалось решающим для успехов этих групп в борьбе за существование. Лишь в классе покрытосеменных, сосуды сделались неотъемлемой принадлежностью огромного большинства видов и приобрели то разнообразие структуры, которое, в самих общих чертах, было обрисовано нами во второй главе нашей работы.

Эволюционная история лучей и древесной паренхимы

Материалов для первых страниц геологической истории паренхимных тканей в древесине имеется гораздо меньше, чем для сосудов или, тем более, для трахеид. Во всяком случае, как будто в настоящее время можно считать установленным, что лучи в процессе эволюции древесины появляются значительно ранее древесной паренхимы. Все «папоротникообразные» как известные нам в ископаемом состоянии, так и ныне живущие, обладающие способностью ко вторичному росту имеют в древесине лучи. Появление лучей, как мы об этом уже говорили, связывается с необходимостью «витализации» сплошных масс ксилемы полосками живых клеток. Таково, во всяком случае, объяснение появлению лучей, которое дано Бауэром (*Bauer* 1930, 1935). С точки зрения современных представлений о механизме поднятия воды по стволу, не вполне, однако, ясно в чем заключается физиологическое значение живых клеток в толще трахеид вторичной древесины. Функция лучей в древесине высших голосеменных и двудольных определенно заключается в продвижении органических веществ и их отложении в паренхимном аппарате («магазин запасных веществ»). Древесина ископаемых папоротникообразных, надо думать, выполняла если не исключительно, то преимущественно функцию проведения воды, и отложение запасных веществ (предполагая, что в этом была необходимость) скоплений паренхимных тканей, ко-

торые характеризуют все ископаемые древовидные формы, не исключая и низшие голосеменные.

Клетки лучей лепидодендронов, как это показал в свое время Джэффри (1917) обнаруживают значительное сходство с трахеидами, несут спиральные утолщения и, повидимому, возникли путем метаморфоза трахеид. Ширина лучей не превышала одну клетку, в высоту они составляли от одной до нескольких клеток. Для этих, наиболее примитивных лучей, мы можем предположительно установить их генетическую связь с трахеидами. Для других, более продвинутых групп растений, эта связь лучей с трахеидами оказывается значительно менее ясной. Бэйли в целой серии статей (*Bailey* 1919, 1920, 1920a и ряд других) показал, что дифференциация лучей от остальной массы клеток древесины происходит уже в камбии, где вполне отчетливо могут быть различаемы «лучевые инициальные клетки» и веретеновидные инициальные клетки, дающие начало всем остальным элементам древесины.

Форма и состав лучей довольно однообразны у всех низших наземных растений. Насколько можно судить по имеющимся данным, беннеттитовые (*Wieland* 1906) имели однорядные лучи. У современных цикадовых (*Chamberlain* 1909, 1920, *Langdon* 1920) встречаются, наряду с однорядными, также 2—3 рядные лучи. В некоторых родах хвойных при неизменном сохранении однорядности лучей, состав их значительно усложняется появлением своеобразных лучевых трахеид и горизонтальных смоляных ходов. Томпсон еще давно (*Thompson* 1910) показал, что эти лучевые трахеиды представляют собой модификации трахеид и в некоторых случаях (напр. в корнях) можно наблюдать все переходы от вертикальных трахеид до лучевых.

У *Gnetales*—*Ephedra* и *Gnetum* встречаются многорядные гетерогенные лучи, близкие по типу к лучам древесины двудольных.

Однако наибольшего разнообразия лучи достигают у *Dicotyledoneae*. Попытки дать классификацию лучей делались неоднократно (напр. *Schulz* 1882), но только относительно недавно, один из работников школы Бэйли—Дэвид Крибс (*Kribs* 1935) установил основные направления специализации в лучах двудольных.

По его исследованиям, проведенные теми же методами, что и работы Фроста, имеются определенные корреляции между составом лучей и признаками примитивности древесины установленными в работах Фроста.

Данная Крибсом классификация, хотя и получившая довольно широкое распространение, отличается значительной сложностью. Насколько нам известно, на русском языке эта классификация ни разу не приводилась*. Поэтому укажем в общих чертах на основные установленные им типы:

I. Гетерогенный тип I.

а) Однорядные лучи обычно высокие, составленные из очень боль-

*) За исключением выходящей одновременно с настоящей работой книги А. Л. Тахтаджяна (1948), в которой автором предлагается несколько иная терминология.

ших, вертикально вытянутых клеток, не похожие на клетки многорядной части многорядных лучей.

б) Многорядные лучи преимущественно с параллельными краями и с очень большими, вертикально вытянутыми однорядными окончаниями, которые составлены из клеток, схожими с клетками однорядных лучей. Клетки многорядной части овальные, радиально или вертикально втянутые.

II. Гетерогенный тип II.

Однорядные лучи обычно не высокие и состоят из клеток, не похожих на клетки многорядной части многорядных лучей.

А. 1) Однорядные лучи составлены только из прямоугольных вертикально-вытянутых клеток.

2) Многорядные лучи с параллельными краями или же веретено-видного очертания, клетки многорядной части округлые или овальные, радиально вытянутые и с короткими однорядными окончаниями из крупных вертикально удлиненных клеток или же с одним рядом больших вертикально удлиненных клеток.

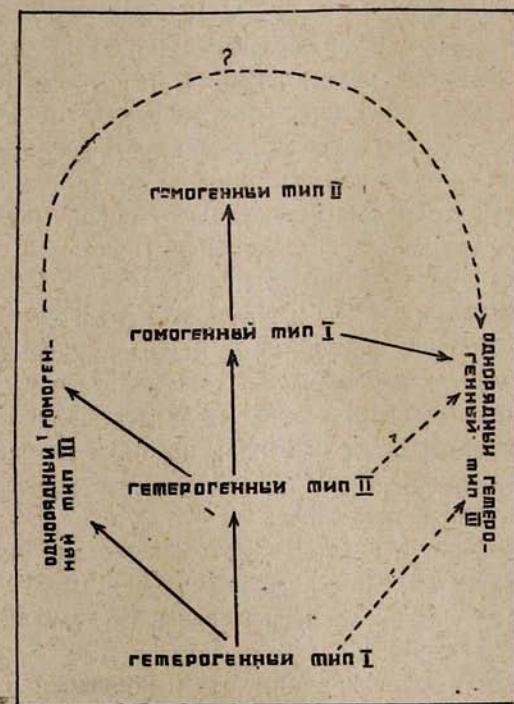


Рис. 11. Схема эволюции древесной паренхимы у двудольных (по Крибсу)

В. 1) Однорядные лучи двух типов, некоторые из них составлены из прямоугольных, вертикально удлиненных клеток, некоторые составлены из клеток более или менее идентичных с клетками многорядной части многорядных лучей.

2) Многорядные лучи с параллельными краями или же веретено-

видного очертания, клетки многорядной части округлые или овальные, радиально вытянутые, со средними или небольшими, вертикально вытянутыми краевыми клетками, обычно в один, иногда в два ряда.

Если однорядные окончания лучей более длинные, то их клетки имеют иной вид—они главным образом квадратные.

III. Гомогенный тип I.

1) Однорядные лучи скорее короткие, от многочисленных до редких; составлены из клеток идентичных с клетками многорядных лучей.

2) Многорядные лучи преимущественно веретеновидной формы, клетки многорядной части округлые или овальные, радиально вытянутые и с длинными или короткими однорядными окончаниями, составленными из клеток, идентичных с клетками многорядной части. Иногда многорядный луч несет один ряд краевых небольших квадратных клеток, которые встречаются спорадически.

IV. Гомогенный тип II.

1) Однорядные лучи редки или отсутствуют. Когда они имеются, они короткие и составлены из клеток идентичных с клетками многорядных лучей.

2) Многорядные лучи веретеновидные и составлены исключительно из малых, коротких, радиально вытянутых клеток, однорядные окончания отсутствуют или чрезвычайно коротки.

V. Только гетерогенные однорядные лучи—гетерогенный тип III.

VI. Только гомогенные однорядные лучи—гомогенный тип IV.

Два последних типа пояснения не требуют.

Таблица 25

Процент типов лучей в различных древесинах, характеризующихся определенным типом сосудов (по Крибсу 1935)

Типы сосудов	Число	Типы лучей				Только одно-рядные	
		Многорядные и однорядные		Гомогенные		Гетеро-ген. тип III	Гомоген. тип IV
		Гетерогенные	Гомогенные	Тип I	Тип II		
Лестничная перфорация с большим числом перекладин . . .	63	79,36	15,87	—	—	4,77	--
Лестничные перфорации с малым числом перекладин . . .	32	53,12	21,87	12,50	3,13	9,38	—
Перфорации и лестничные и пристые . . .	67	47,77	35,81	5,98	4,48	2,98	2,98
Перфорации простые на боковых стенках . . .	220	44,09	43,18	5,45	3,56	2,36	1,36
Перфорации простые на боковых или на поперечных стенках . . .	148	3,45	23,11	34,45	9,49	2,02	11,48
Перфорации простые на поперечных стенах . . .	220	—	19,09	27,28	44,10	1,81	7,72

Таблица 26

Средняя длина членика сосуда в мм для каждого типа лучей (по Крибсу 1935)

Тип лучей	число родов	Средняя длина членика сосуда (в мм)
Гетерогенный I . . .	210	0,81
Гетерогенный II . . .	227	0,58
Гомогенный I . . .	131	0,52
Гомогенный II . . .	123	0,35
Однорядный гетерогенный III . . .	18	0,64
Однорядный гомогенный III . . .	41	0,38

Располагая исследованных им представителей 750 родов древесных растений по типам члеников сосудов, Крибс получил чрезвычайно показательные данные, сведенные с особую таблицу (таблица 25). Действительно, корреляции между различными типами лучей и различными типами сосудов оказываются достаточно четкими.

Произведя измерения длины члеников сосудов в древесинах, различающихся составом своих лучей (таблица 26), Крибс также получил подтверждение направлению специализации лучей, совпадающее с данными таблицы 25.

Таким образом, по Крибсу эволюция лучей шла от гетерогенного типа I к гомогенному типу II. Что касается однорядных типов лучей, то они представляют собой боковые пути специализации. Свои представления о ходе специализации лучей Крибс схематически представил на рисунке, который мы приводим на стр. 130 (рис. 10).

В своей работе, Крибс не сделал никаких попыток интерпретировать физиологическую целесообразность перехода от гетерогенности к гомогенным лучам. Казалось бы, что структурная дифференциация такой физиологически активной ткани как лучи является, как раз наоборот, признаком эволюционной продвинутости. И действительно, старые авторы так и расценивали гетерогенные лучи (ср. напр. Николов—Nicoloff 1911). Обширный материал, собранный этим последним, показал, что в гетерогенных лучах мы имеем два типа не только структурно, но и физиологически различных клеток. Именно, рядом наблюдений оказалось возможным установить, что «стоячие» клетки преимущественно связаны с функцией отложения веществ, в то время как «лежащие» клетки, главным образом, играют роль путей передачи пластических веществ в древесине в радиальном направлении.

Однако, необходимо отметить, что как показали некоторые наши наблюдения и имеющийся литературный материал (главным образом работа того-же Крибса о древесной паренхиме, о которой мы будем говорить несколько ниже) имеется довольно тесное соответствие между развитием паратрахеальной (т. е. так или иначе связанной с сосу-

дами) древесной паренхимы и наличием гомогенных лучей. Вполне естественно предположить, при этом, что развитие этого типа паренхимы делает излишним наличие в лучей особой запасающей ткани и все клетки луча оказываются структурно приспособленными к выполнению лишь одной функции—проводящей.

При таком толковании, процесс специализации лучей от гетерогенных к гомогенным вполне совпадает с общей линией специализации элементов древесины, которая, в конце концов сводится к возникновении унифункциональных элементов—напр. сосудов и волокон либриформа, заменивших трахеиды, с их двойственной функцией проведения воды и создания опорного механизма.

В заключение нашего обзора направления специализации лучей укажем еще на один признак, так называемую ярусность. Этот признак, собственно говоря, не относится к признакам характеризующим лучи так как связан с особым родом деятельности камбия. Однако, нагляднее всего он проявляется именно в расположении лучей, почему и уместно будет рассмотреть его здесь. Как показали Рикорд (*Record* 1919), Янсониус (*Janssonius* 1931) и особенно Чок (*Chalk* 1937), этот признак свидетельствует о высокой специализации древесины. Последний исследователь даже считает ярусность характерным признаком наиболее продвинутых по пути эволюции древесин.

История древесной паренхимы во вторичной древесине повидимому гораздо короче истории других тканей.

Как это показали исследования Джэффри (*Jeffrey* 1919, 1925) древесная паренхима отсутствует в древесинах палеозоя—она ни разу не была обнаружена в стеблях *Lepidodendraceae*, *Sigillariaceae*, и *Pteridospermatae*. Также не наблюдалась древесная паренхима в древесине палеозойских и трасовых голосеменных. Древесина с клетками паренхимы начинает встречаться только в юре.

Кажется вполне правдоподобным объяснение Джэффри, что древесная паренхима возникла в стволе юрских хвойных под влиянием климатических изменений—появления чередования теплого и холодного времени года и, в связи с этим, необходимости создания в древесине вместеищ для запасных веществ, выработанных в течении вегетации и нужных растению для возобновления роста при наступлении теплой погоды.

С этой точки зрения, наиболее примитивным представляется так называемое «терминальное» расположение паренхимы—т. е. приуроченность ее к концу годичного слоя, образовавшемуся в конце лета и начале осени, в то время как «диффузное» расположение паренхимы, т. е. разбросанность ее по всему протяжению кольца, повидимому является признаком более высокой специализации.

Однако, наличие древесной паренхимы например, в древесине видов рода *Keteleeria*, и у многих представителей рода *Abies* и отсутствие ее или крайняя редкость в древесине других родов сем. *Pinaceae* отнюдь

не должно означать низкую специализацию и малую продвинутость на пути эволюции этих последних.

Напротив, имеются многие основания предполагать, что именно *Abies* и особенно *Keteleeria* являются более примитивными родами, менее эволюционировавшими, чем другие роды семейства сосновых.

Повидимому, отсутствие древесной паренхимы (у рода *Pinus*) и редкость ее (у других родов) должны быть поставлены в связь с другим признаком строения древесины, в известной степени заместившим древесную паренхиму—именно с наличием у подсемейства *Pineae* сем. сосновых смоляных ходов. В сем. *Pinaceae* существует довольно тесная зависимость между наличием паренхимы и смоляными ходами. Для всех хвойных за исключением сем. *Araucariaceae* (и то в этом отношении Джэффри (Jeffrey 1925) высказал некоторые сомнения, впрочем, возможно, мало обоснованные) характерно образование т. н. травматических смоляных ходов, возникающих в древесине в результате ее ранения.

Эти ходы были описаны для очень многих видов, относящихся ко всем семи семействам хвойных. Особенно подробно образование и распределение смоляных ходов было относительно недавно изучено Бэйли (Bailey and Faull 1934) у *Sequoia sempervirens*, в нормальной древесине которой они обычно отсутствуют. Однако, только для подсемейства *Pineae* семейства сосновых смоляные ходы являются постоянным признаком строения древесины. Особенно обильно смоляные ходы представлены у рода *Pinus*, где они образуют сложную сеть вертикальных и горизонтальных каналов сообщающихся между собой и способных выделять значительные массы смолы, что как известно, широко используется в практике для добывания терпентина, путем так называемой «подсочки» сосны.

Значительная роль, которую играет в жизни дерева смоловырабатывающий аппарат древесины сосен—главным образом, как автоматическая и быстродействующая реакция на всякого рода поражения ствола, в том числе и на поражение его грибами и насекомыми, заставляет рассматривать появление смоляных ходов как подлинный ароморфоз.

В этой плоскости, чрезвычайно интересным является высказанное Сифтоном и Томпсоном (Sifton and Thompson 1925) утверждение, что у *Abietoideae* образование смоляных ходов всегда в большей или меньшей степени связано с неблагоприятными внешними условиями и что различные роды этой группы отличаются большей или меньшей чувствительностью к внешним условиям.

Если согласиться с этой точкой зрения, то происхождение древесной паренхимы и смоляных ходов у *Pinaceae* может быть представлено в следующем схематическом виде: в настоящее время наиболее примитивными в семействе будут роды обладающие обильной древесной

паренхимой и малым количеством травматических смоляных ходов (низкой реакцией на поранение (*Abies* и *Keteleeria*) *).

Однако, среди представителей семейства выделилась группа родов у которых способность к образованию смоляных ходов сделалась из случайного явления постоянным признаком. Тем самым эти виды приобрели чрезвычайно мощный защитный аппарат, позволявший им с успехом конкурировать с другими близкими видами и сделавшими не нужным дальнейшее развитие в них древесной паренхимы. На высокую жизнеспособность родов с хорошо развитым смолоносным аппаратом указывает, между прочим и большое количество видов (у рода *Pinus* с наиболее совершенной смелоотделительной системой их около 75), а также громадные площади, которые они занимают.

Является ли отсутствие паренхимы у *Pinus* и крайняя бедность ею у *Picea*, *Larix* и *Pseudotsuga* следствием редукции этой ткани, некогда гораздо более обильной у предков современных представителей этой группы или же, напротив, эти роды берут свое начало от крайне примитивных типов, еще не образовавших в своей древесине вертикальной паренхимы и прямо начавших свою эволюцию с закрепления способности к образованию смоляных ходов—представляется в значительной мере неясным. Нам лично кажется более приемлемой вторая точка зрения. В таком случае, род *Pinus*, например, наиболее продвинутый из всех ныне живущих хвойных по строению своей древесины, должен был начать свою эволюцию от форм крайне примитивных, более примитивных, чем современные нам *Abies* и *Keteleeria*.

Джэффри (Jeffrey 1925) основываясь на случаях появления у многих ископаемых *Abies* значительного количества смоляных ходов, а также из иных соображений, о которых речь будет ниже, высказал утверждение о происхождении *Abies* от древесины типа *Pinus* (или *Picea*). Этот взгляд впрочем нам лично представляется мало убедительным.

Направлением специализации древесной паренхимы у двудольных Крибс (Kribs 1887) посвятил особое исследование, явившееся продолжением его работы над специализацией лучей. Как известно (ср. Яценко-Хмельевский и Джапаридзе 1936) международная стандартная терминология различает 6 типов распределения древесной паренхимы, включающих 3 типа не связанных с сосудами, (для этих типов Чок в 1937 году предложил один очень удачный общий термин «апотрахеальная паренхима»)—именно диффузная, терминальная и метатрахеальная паренхима и 3 типа паренхимы, так или иначе сочетанных в своем распределении с сосудами и обозначаемых общим термином паратрахеаль-

* Следует указать, что в отношении смоляных ходов у *Keteleeria* в литературе существуют значительные разногласия. Пиротта (Pirotta 1889—90) находил смоляные ходы только в корнях у *K. Fortunei* и не встречал их в древесине, Джэффри (I. c.) отрицал вообще наличие смоляных ходов у этого хвойного. Канехира (Kanekira 1921) описал и изобразил на микрофотографиях многочисленные смоляные ходы в древесине *K. davidiana*. Его наблюдения были подтверждены авторитетным показанием Бэйли (Bailey 1933). Нам лично не пришлось видеть древесину этого интересного представителя сем. *Pinaceae*.

ная паренхима. И к этому последнему типу относится вазицентрическая, крыловидная и сомкнуто-крыловидная паренхимы. Крибс считал необходимым различать еще два типа паренхимы — один относящийся к апоптракеальной группе — «диффузно-агрегатная» под которой он понимает наличие диффузной паренхимы, совместно с короткими тангенциальными полосками длиной от 2 до 10 клеток и «полосно-апоптракеальный тип», т. е. паратракеальная паренхима в виде широких полос²).

Пользуясь обычными методами школы Бэйли, Крибс получил следующие данные приводимые нами в таблицах 27 и 28.

Таблица 27

Процент типов паренхимы в различных древесинах, характеризующихся определенным типом сосудов (по Крибсу 1937)

Типы сосудов	Число родов	Тип паренхимы							
		Диффузная	Диффузно-агрегатная	Редкая вазицентрическая	Метатракеальная узкая	Метатракеальная широкая	Обильная вазицентрическая	Паренхима отсутств.	Терминальная
Лестничные перфорации с большим числом перекладин . . .	63	69,84	19,04	—	—	—	—	11,12	—
Лестничные перфорации с малым числом перекладин . . .	32	59,37	15,62	—	—	—	—	12,50	12,51
Перфорации и лестничные и простые . . .	68	13,23	41,18	20,59	8,82	—	—	11,76	4,42
Перфорации простые на боковых стенах . . .	202	11,88	32,65	15,78	8,41	—	11,96	12,87	6,45
Перфорации простые на боковых или на попечечных стенах . . .	192	4,16	14,06	7,81	17,18	10,42	31,28	4,16	10,93
Перфорации простые на попечечных стенах . . .	225	—	2,69	—	6,66	9,33	70,22	1,77	9,33

Таблица 28

Средняя длина членика сосуда в мм для каждого типа паренхимы (по Крибсу 1937)

Тип паренхимы	Число родов	Средняя длина членика сосудов
Диффузная . . .	104	0,92
Отсутствует . . .	57	0,78
Диффузно-агрегатная . . .	144	0,65
Редкая вазицентрическая . . .	61	0,60
Метатракеальная узкая . . .	71	0,51
Терминальная . . .	62	0,44
Метатракеальная широкая . . .	41	0,42
Вазицентрическая обильная . . .	242	0,31

²) Нам не вполне ясно, как Крибс отличает этот тип паренхимы от сомкнуто-крыловидного. Приведенные им микрофотографии обоих типов не рассеивают этого недоумения.

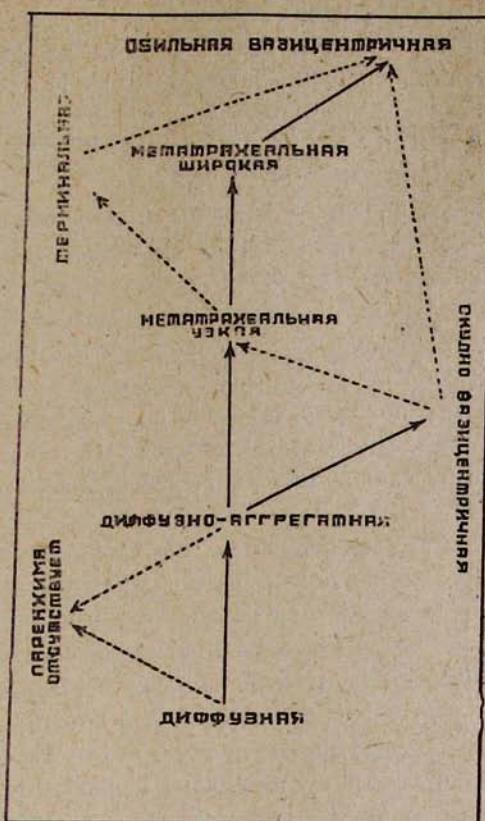


Рис. 11. Схема эволюции древесной паренхимы у двудольных (по Крибсу)

Одновременно, Крибс установил, что по мере специализации типов древесной паренхимы, ее клетки становятся шире и короче, т. е. что общее направление специализации древесины — укорочение элементов проявляется и в этой ткани.

В целом, эволюция древесной паренхимы представляется Крибсу в виде довольно сложной схемы (рис. 11).

Интересно отметить, что эволюция древесной паренхимы у хвойных — начавшаяся, как мы видели, с ее термиального расположения, шла по совершенно иному пути, чем специализация паренхимы у двудольных. На это, впрочем, указывал Джэффри еще в 1917 году.

Тахтаджян (1948) отвергает точку зрения Крибса о примитивности диффузной паренхимы у покрытосеменных. Основываясь главным образом, на наличии у ряда примитивнейших двудольных (напр. *Trochodendron aralioides*, а также многих других) только терминальной паренхимы и, кроме того, на изучении онтогенеза распределения паренхимы у целого ряда родов древесных растений, он выдвигает гипотезу о происхождении всех типов древесной паренхимы из терминального типа. При этом, по его мнению, терминальная паренхима может

встречаться и у более специализированных форм («остаточная терминальная древесная паренхима»). Аргументация Тахтаджана представляется вполне убедительной, тем более, что она хорошо согласуется с чисто физиологическими соображениями.

Некоторые основные положения филогенетической анатомии древесины

Тот краткий очерк эволюции основных элементов древесины, который был набросан нами на предыдущих страницах, позволяет изложить некоторые общие соображения о ходе эволюции различных типов, классов и порядков растительного мира. Еще раз оговоримся, однако, что признаки строения древесины дают основание к построению не филемы, а лишь морфологического ряда, приобретающего значение ряда генеалогического только после тщательного сопоставления со многими другими морфологическими рядами. Но, тем не менее, получаемые из имеющегося анатомического материала выводы часто могут иметь и общий интерес.

Начнем с того, что выдвигаемая многими исследователями (ср. напр. Имс 1936, Тахтаджян 1947; противоположные взгляды высказывал Берри 1937) точка зрения на псилофитов как на группу, исходную для всех остальных типов наземных растений находит себе полное подтверждение в данных анатомии. В ксилеме псилофитов заложены все те виды поровости трахеид, которые, в легко прослеживаемых модификациях, будут характеризовать все классы наземных растений*). Тем более это относится к протоксилеме псилофитов, основные черты которой сохранились без изменений в онтогенезе почти всех *Tracheophyta*.

Если у большинства папоротникообразных, состав ксилемы, благодаря своему однообразию дает очень мало для суждения о направлении эволюции в этих типах, то у голосеменных мы имеем очень четкий морфологический ряд модификаций слагаемых древесины, который говорит скорее всего за последовательный процесс эволюции в этом классе**). От окаймленных пор трахеид *Cycadofilices* (беннеттиевые, с их лестничными порами представляются здесь боковой, или— быть может—более примитивной группой), через окаймленные поры араукарий к совершенному аппарату окаймленной поры высших семейств хвойных ведет непрерывная линия специализации. Некоторые детали этого процесса известны еще может быть и без необходимых подробностей, но весь общий путь вырисовывается достаточно четко.

Gnetales в этом отношении совершенно бесспорно продолжают путь эволюции хвойных. Снабженная торусом окаймленная пора *Gnetales*

**) Мы исключаем отсюда мохообразные, так как полная редукция у них древесины не позволяет аргументировать с этой точки зрения ни за, ни против их связи с псилофитами.

**) Потому, трудно согласиться со взглядами Берtrand (Bertrand et Corsin 1938), выводящем все группы голосеменных независимо друг от друга от общего псилофитового предка.

ничем не отличается от такой же окаймленной поры *Abietaceae* и других высших семейств хвойных и целая пропасть лежит между сосудами и трахеидами эфедры и сосудами и трахеидами примитивных двудольных. Поэтому, взгляды Энглера, Ветштейна, и в более позднее время Хагерупа, на происхождение покрытосеменных от *Gnetales*, с точки зрения анатомии древесины никак не могут быть обоснованы.

Наиболее сложным вопросом в филогенетической анатомии древесины является проблема специализации древесин в пределах класса покрытосеменных. Все же весь собранный материал позволяет притти к некоторым, как кажется, прочно обоснованным положениям.

Прежде всего, в самых кратких чертах резюмируем те основные выводы, к которым привели нас исследования в области эволюционной анатомии древесины, подробно изложенные выше. Первый вариант этого «кодекса специализации древесин» был опубликован нами 8 лет тому назад (Яценко-Хмелевский 1939), последующие годы позволили внести в него некоторые уточнения.

1. В процессе эволюции древесины длина камбимальных клеток уменьшается. Соответственно этому уменьшается и длина всех клеточных отдельностей, 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 характеризуется постепенной потерей окаймления поры, приводящей к появлению форм с простыми щелевидно-вытянутыми порами (вторичные простые поры волокон либриформа).

3. Сосуды покрытосеменных возникли из лестничных трахеид, примером которых могут служить лестничные трахеиды некоторых из гомоксилярных 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 сосуда является завершением этого процесса. Дальнейшая эволюция сосудов шла по направлению перемещения перфорации с боковой стенки сосуда на поперечную и наиболее высший тип сосуда двудольных имеет вид полой трубы 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 годичного слоя также имеется определенная эволюционная направленность—именно,

наиболее примитивной формой распределения является одиночное, наиболее специализированное кольцесосудистое.

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

7. Помимо основного ряда: трахеида—волокнистая трахеида—волокно либриформа, имеются боковые линии специализации—наличие вазицентрических и сосудистых трахеид, появляющиеся 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) к паратрахеальной древесной паренхиме, причем наивысший тип древесной паренхимы—это обильная паратрахеальная паренхима.

Как мы уже подчеркивали, все указанные выше *«dicta»*, основаны на чисто сравнительно анатомических исследованиях и сопоставлениях. При установлении степени специализации того или иного типа структуры древесины совершенно не принимались во внимание соображения о примитивности той или иной группы растений, где эти признаки встречаются. Поэтому, этот кодекс разработан независимо**) от признания примитивности многоплодниковых или сережкоцветных и не только не связан с судьбой этих теорий, но напротив может и должен явиться критерием для их проверки.

Прежде чем приступить к попытке применения этого критерия к системе покрытосеменных, еще раз попробуем оценить достоверность нашего кодекса. Выше мы излагали и некоторые возражения против отдельных положений « neo-гарвардской » школы и указывал на отдельные ее слабые пункты. Все же нам представляется, что «кодекс» выдержал испытание времени. Не только логическая стройность концепции (часто обманчивая), но и проверка данными палеоботаники (пусть крайне скучными), и изучением онтогенеза до сих пор лишь подтверждала правильность найденного решения. Ожесточенные дискуссии, ведшиеся в свое время вокруг некоторых положений школы

*) см., впрочем, у Тахтаджяна (1948а) аргументацию за признание терминального типа исходным. Это, однако, не меняет основного положения о развитии паренхимы от апотрахеальной к паратрахеальной.

**) Понятно, что «независимость» эпохи в значительной степени условна. Исследование в области эволюционной анатомии древесины велись живыми людьми, стоявшими вполне на уровне современной науки и не оставшимися чуждыми оживленным дискуссиям, ведшимися вокруг них о кардинальных вопросах систематики покрытосеменных. Естественно и симпатия этих американцев к взглядам их соотечественника Бэсси. Но, и это самое главное, в своей аргументации они исходили из чисто анатомических соображений.

Бэйли, сыграли только положительную роль, укрепив аргументацию ее сторонников.

Любой инструмент познается в действии. Попытаемся теперь рассмотреть применение этого кодекса к разрешению некоторых вопросов филогенетии покрытосеменных. При этом мы исходим из некоторых общих положений методики филогенетических исследований, излагать которые здесь тем менее необходимо, что недавно они были превосходно сформулированы А. Л. Тахтаджяном (1947) в статье, представляющей собой платформу ереванской морфологической школы, к которой автор настоящих страниц примыкает полностью.

Попытки решения отдельных вопросов филогенетии групп двудольных растений—предков семейств или родов уже не редки в литературе. Из числа этих исследований назовем работы А. Никитина о *Rhamnaceae*, Яценко-Хмелевского об *Ericaceae* и роде *Acer*, Туманян о *Pomoideae* у нас в СССР, Типпо о *Moraceae* и *Encomiaceae*, Вестеля о *Hypericaceae*, Хэмша о *Terebinthales*, Хэмша и Уэтмора о *Juglandales* и некоторые другие в США. Во второй главе нашей работы мы останавливались на основном выводе из всех этих исследований—на констатации различий в признаках строения, часто очень значительных, у отдельных родов в пределах семейства, при чем все эти различия связаны между собой более или менее постепенными переходами.

На основе этих отличий делаются выводы о ходе эволюции в семействе, о большей или меньшей специализации отдельных родов и видов и более или менее тесной связи между ними. Выводы эти, пока они не выходят за пределы семейства, обычно не противоречат взглядам установившимися в систематике и лишь вносят в них те или иные уточнения и дополнения. Так, например, в работе Туманян о древесине рода *Rutus* (1947) взгляды Федорова (1945) на эволюцию этого рода получили неожиданное и веское подтверждение.

Однако, до сих пор не делалось ни одной более или менее цельной попытки применить данные, полученные при изучении эволюционной анатомии древесины к вопросам филогенеза покрытосеменных. Отдельные высказывания по этому вопросу имеются во многих статьях из числа перечисленных несколько выше, а также в работах Чока (*Chalk 1937*) и Меткафа (*Metcalfe 1946*). Уiland посвятил небольшую заметку вопросу о происхождении покрытосеменных и анатомии древесины (*Wieland 1934*). За исключением этой последней статьи, на которой мы остановимся несколько ниже, все остальные авторы приходят к общему очень неопределенному и очень пессимистическому выводу об отсутствии связи между любой из систем *Angiospermae* (учитываются обычно системы Бентама и Гукера, Энглера и Хачинсона) и данными анатомии древесины. При этом, Вестал (*Vestal 1937*) замечает, что при сравнении отдельных семейств, сходство в строении указывает скорее на сходный уровень развития, чем на генетические взаимоотношения. К близкой мысли приходит и Чок (1937) утверждающий, что переход от лестничной перфорации к прострой или от супротивной по-

ровости к очередной являются лишь ступенями специализации, через которые, возможно, прошли все древесины двудольных^{*)}). Оставляя в стороне последнее утверждение, с указанными положениями трудно не согласиться. Действительно, вряд ли кому придет в голову устанавливать родственные связи между *Eurotalesae* и *Citaceae*, например, на том основании, что признаки древесины в обоих семействах показывают одинаковый—низкий—уровень специализации древесины. Здесь мы имеем дело с явлениями параллельной эволюции (сопряженной—в том, что касается признаков цветка и плода—с резко выраженной гетерохронией). Но, если тот факт, что два семейства по какому либо признаку стоят на одном уровне специализации не говорит за то, что между ними есть генетическая связь, то обратный факт—разные уровни специализации—может определенно указывать на отсутствие этой связи в том смысле, что совершенно невероятно предполагать происхождение менее специализированной группы (если эта меньшая специализация—не следствие редукции, что всегда устанавливается без труда) от более специализированной. На это совершенно справедливо обратил недавно внимание Бэйли (1944) в своей статье о значении сосудов в морфологических исследованиях. Можно сказать, что здесь действует «закон бочки» Либиха и родственные связи должны начинаться с той группы, где любой из признаков находится в минимуме. И в этом отношении анатомия древесины, думается, может иметь весьма существенное значение для филогении всего класса покрытосеменных. Нами в 1942 г. было высказано утверждение, впоследствии повторенное Меткафом (*l. c.*) о том, что анатомия древесины оказывается бессильной решать вопросы филогении в семействах с преобладанием травянистых форм. Однако, нужно признать, что это верно только отчасти. Конечно, процессы редукции древесин у травянистых двудольных скрывают многие важные признаки, но все же, в огромном большинстве случаев, и у травянистых форм мы находим в ксилеме достаточно признаков, чтобы судить о той или иной степени продвинутости относящихся сюда таксономических единиц.

Как же можно представить себе эволюцию древесины в пределах двудольных. Вместе с Бэйли, Уиландом и некоторыми другими, мы считаем, что наиболее примитивным типом организации древесины двудольных является древесина гомоксилярных растений—*Tetracentron* и *Trochodendron* (но не *Zygogynum* и *Drimys*^{**)}). Если бы нам, на основании всех данных сравнительно-анатомического исследования пришлось бы реконструировать примитивный тип древесины гипотетического предка покрытосеменных, то этот тип бы совпал с древесиной *Trochodendron*.

^{*)} Мысль эта, бесспорно, выражена в довольно загадочной форме. Непонятно, что автор имеет ввиду. Неужели он думает, например, что, некогда (и когда именно?) дубы имели лестничные перфорации в древесине, оставаясь при этом дубами?

^{**)} Точка зрения, высказанная недавно Круаза (*Croisat* 1947) о связи гомоксиляров с «гамамелидоидно-саксифрагоидным плексусом», но не с группой раналиевых, представляется в настоящее время в литературе скорее исключением.

Именно здесь мы находим все те элементы из которых в дальнейшем разовьется бесконечное разнообразие древесины двудольных, идеальный промежуточный тип между древесиной примитивных голосеменных (ближих к беннеттитам, в том, что касается структуры древесины*) и примитивной древесиной двудольных. Конечно, современные *Homoxyloae* является вторичными формами, по признакам своего цветка более специализированные чем некоторые магнолиевые, но в этих редких растениях природа сохранила нам одно из важнейших промежуточных звеньев между бессосудистой древесиной низших групп голосеменных и древесиной покрытосеменных. Мы не будем больше останавливаться здесь на доказательстве примитивности древесины *Homoxyloae*, так как привели весь имеющийся в нашем распоряжении материал несколько выше.

Переходя к рассмотрению всей системы двудольных в целом, прежде всего нужно сказать, что анатомия древесины совершенно не может быть согласована с точкой зрения, рассматривающей, как наиболее примитивные растения *Casuarinaceae*, *Salicaceae*, *Betulaceae* и т. д. Все эти семейства обладают столь высоко организованной древесиной, что невозможно представить себе эволюцию древесины двудольных начавшуюся с этого уровня. Иначе дело обстоит при признании за наиболее примитивные растения группу раналиевых. Здесь мы находим действительно, многие крайне примитивные по признакам строения древесины роды, которые вполне могут быть истолкованы как исходные для эволюции структуры древесины. Беда, однако, заключается в том, что такие же формы могут быть находимы и в других местах системы Бесси (или Хачинсона или любой другой «раналиевой» системы). Все же в этом кажущемся хаосе (этот хаос особенно отчетливо выражен в таблицах приведенных в работе Чока) можно уловить некоторые закономерности, до сих пор, как будто, никем не замеченные. Прежде всего заметим, что среди семейств включающих преимущественно или исключительно травянистые формы (вся правая часть известной таблицы Хачинсона) в общем количестве 80, подавляющее большинство родов имеет простые перфорации сосудов, причем лестничные перфорации, за совершенно ничтожным исключением, имеют немногие древесные или кустарниковые формы, включаемые в эти семейства. На основании развивающихся нами положений из этого следует, что все травянистые формы имеют вторичное происхождение**) (оговоримся еще раз, если это нужно, что здесь речь идет об уровнях специализации, но не о степенях родства).

*) Как известно, Гупта (*Gupta 1934*) энергично протестовал против выведения магнолиевых из беннеттовых. Аргументация его, в том, что касается стратиграфических соображений и строения репродуктивных органов, возможно, вполне обоснована, но только беннеттиты среди *Gymnospermae* имеют лестничные поры на стенах трахеид.

**) Насколько нам известно, этот аргумент в пользу взгляда о происхождении травянистых от древесных ни разу не привлекался в обширной литературе вопроса (ср., напр., Ярмоленко 1941).

Такими же «семействами высшего уровня» являются все те семейства, с преобладанием древесных форм, где характерным признаком являются различного рода аномалии вторичного роста. Произведенный нами просмотр литературных данных показал, что для всех этих семейств также характерно наличие только простых перфораций. Это обстоятельство (тоже до сих пор насколько нам известно, не отмеченное в литературе) является подтверждением пункта 1-го *«dicta»* Тахтаджян (1947), о вторичном происхождении древесных форм с аномальной структурой от травянистых растений, причем к этим взглядам он пришел на основании чисто филогенетических соображений. В системе двудольных остается все же около 160 семейств с самым разнообразным набором признаков строения древесины. Нам представляется однако, что и здесь вполне возможно расположить их по различным уровням специализации древесины, что позволит в значительной мере определить их место в будущей—синтетической—системе двудольных. Для подробного изложения этой «системы уровней специализации древесины» у нас нет ни места да это и не входит в нашу задачу. Кроме того, в настоящее время, для такой работы ощущается еще слишком много пробелов в наших познаниях о строении древесины некоторых групп и она могла бы быть выполнена лишь в общих чертах. Естественно, что многие семейства (мы об этом уже говорили), обладают настолько большой амплитудой вариаций в анатомических признаках, что различные их представители могут оказаться в самых различных «уровнях специализации». Все же, можно привести некоторые примеры возможного решения этой задачи.

Если взять для определения уровня специализации четыре основных признака—характер перфорации, тип поровости волокон, расположение паренхимы и состав лучей и пренебречь другими, может быть и не менее важными признаками, то при этом окажется, например, что на первом, самом низшем уровне, разместится целый ряд семейств, генетически часто с собой очень мало связанных. В этих семействах, насколько это нам сейчас известно, ни один представитель не выходит за пределы очень низкой специализации древесины. К числу этих семейств относятся:

1. *Cercidiphyllaceae*
2. *Eupomatiaceae*
3. *Gomortegaceae*
4. *Saururaceae*
5. *Lacistemataceae*
6. *Geissolomataceae*
7. *Canellaceae*
8. *Saurauiaceae*
9. *Grossulariaceae*
10. *Hydrangeaceae*
11. *Bruniaceae*
12. *Stachyuraceae*
13. *Hammamelidaceae*
14. *Garryaceae*
15. *Balanopsidaceae*
16. *Grubbiaceae*
17. *Sabiaceae*
18. *Staphyleaceae*
19. *Cornaceae*
20. *Vacciniaceae*
21. *Styracaceae*
22. *Symplocaceae*

Как бы не были разнообразны и далеко продвинуты по другим признакам некоторых из этих семейств (в целом или в отдельных своих представителях) общим для них является примитивность древесины. Поэтому невозможно предположить возникновение этих типов от других, с более высоким уровнем организации этого признака. Здесь, однако, следует сделать две оговорки. Во-первых, мы не думаем, что этот список является окончательным или исчерпывающим. Разумеется, дальнейшие исследования позволяют внести целый ряд поправок, как в смысле возможного нахождения в пределах этих семейств отдельных более продвинутых типов, так и установления других семейств с аналогичным—низким—уровнем специализации. Другая оговорка заключается в том, что приведенный список заключает семейства, в которых все представители отличаются низким уровнем организации древесины. Это однако вовсе не означает, что нет других семейств, в которых отдельные представители не отличаются столь же низким уровнем эволюционной продвинутости древесины. Такие семейства, так сказать «второй уровень специализации древесины» довольно многочисленны. По нашим ориентировочным подсчетам к числу их относится 18 следующих семейств:

- | | |
|--------------------------|----------------------------|
| 1. <i>Magnoliaceae</i> | 10. <i>Scytopetalaceae</i> |
| 2. <i>Monimiaceae</i> | 11. <i>Humiriaceae</i> |
| 3. <i>Lauraceae</i> | 12. <i>Greyiaceae</i> |
| 4. <i>Chloranthaceae</i> | 13. <i>Chailletiacae</i> |
| 5. <i>Theaceae</i> | 14. <i>Myrothamnaceae</i> |
| 6. <i>Gutiferae</i> | 15. <i>Bixaceae</i> |
| 7. <i>Rhoipteleaceae</i> | 16. <i>Clethraceae</i> |
| 8. <i>Aquifoliaceae</i> | 17. <i>Ericaceae</i> |
| 9. <i>Nyssaceae</i> | 18. <i>Epacridaceae</i> |

Понятно, что отдельные представители этих семейств, находящихся на низком уровне специализации древесины (и на низком уровне по другим признакам) могут дать начало группам «первого уровня».

К «третьему уровню специализации древесин» мы относим семейства, в которых ни один представитель не обладает набором примитивных признаков, но степень специализации в целом не является высоко-поднятой. Практически, к этой группе мы отнесли все семейства в которой встречаются и лестничные и простые перфорации, причем лестничные перфорации без окаймления, с малым числом перекладин, преобладают лучи гетерогенного типа и т. д. Это наиболее многочисленная группа, в которую мы включили около 80 семейств, перечислять которые здесь излишне, так как весь наш абрис «системы уровней» является в значительной мере предварительным и служит пока для демонстрации принципов возможности применения анатомии древесины к филогении двудольных.

В «четвертый уровень» мы включили 24 семейства у всех предста-

вителей которых, мы имеем набор признаков высокой специализации — простые перфорации, преобладание гомогенных лучей (или, во всяком случае, слабо выраженная гетерогенность) паратрахеальную паренхому, волокна с простыми порами или остаточным окаймлением.

К семействам этим относятся:

- | | |
|----------------------------|--------------------------|
| 1. <i>Tamaricaceae</i> | 13. <i>Ulmaceae</i> |
| 2. <i>Dioscoreaceae</i> | 14. <i>Moraceae</i> |
| 3. <i>Cactaceae</i> | 15. <i>Rhamnaceae</i> |
| 4. <i>Dipterocarpaceae</i> | 16. <i>Rutaceae</i> |
| 5. <i>Lecythidaceae</i> | 17. <i>Simarubaceae</i> |
| 6. <i>Tiliaceae</i> | 18. <i>Meliaceae</i> |
| 7. <i>Sterculiaceae</i> | 19. <i>Sapindaceae</i> |
| 8. <i>Bombacaceae</i> | 20. <i>Acanthaceae</i> |
| 9. <i>Malpighiaceae</i> | 21. <i>Aceraceae</i> |
| 10. <i>Malvaceae</i> | 22. <i>Melianthaceae</i> |
| 11. <i>Leguminosae</i> | 23. <i>Didieraceae</i> |
| 12. <i>Leitneriaceae</i> | 24. <i>Sapotaceae</i> |
| 25. <i>Oleaceae</i> | |

Естественно, что выведение из этих семейств, других, с менее продвинутой древесиной является крайне мало вероятным. К этой же группе должны быть отнесены те 80 семейств с преобладанием травянистых растений и около 20 семейств, характеризующихся аномальным строением, о которых мы говорили выше.

Таковы, в общих чертах наши представления о «системе уровней специализации древесины» в пределах двудольных. Разумеется, для создания такой системы предстоит проделать еще много упорной работы по описанию многих родов и видов древесных растений, после чего она сможет стать гораздо более детальной и более четкой. Вполне вероятно, что окажется возможным различать не четыре уровня, а больше и по большему числу признаков. Несмотря на значительные коррелятивные связи, существующие между отдельными признаками строения древесины, явления гетерохронии и здесь довольно обычны*. Поэтому — «система уровней» окажется вероятно довольно сложной.

В нашей схеме, семейства расположены не по предполагаемым генетическим связям, а лишь по степени их специализации. Однако, это вовсе не означает, что признаки строения древесины не могут быть использованы и как признаки родства. Каждый признак в зависимости от размера таксономической группы может быть рассматриваем и как доказательство одинакового уровня филогенетического развития (по данному комплексу признаков) и если дело касается небольшой группы — рода, напр. как признание несомненных генетических связей.

*) Нам пришлось недавно показать это на примере кавказских представителей *Elaeagnaceae* (Яценко-Хмелевский 1946).

Поэтому, подчеркнем еще раз, что анатомия древесины является очень плодотворным методом для разработки филогении семейств и групп родов.

В предыдущем изложении, мы, за редкими исключениями, вполне сознательно избегали физиологических интерпретаций выявленных направлений структурной специализации древесины. Для суждения о физиологической целесообразности возникновения тех или иных структур, у нас, к сожалению, слишком мало данных. Нам уже приходилось указывать в своем месте, касаясь вопроса об эволюции строения древесины у *Eriocaulaceae* что, в целом, процесс специализации древесины — это процесс приспособления к все возрастающей сухости среды (Яценко-Хмелевский 1946). Действительно, появление простой перфорации сосудов, означает, как будто, значительное повышение проводящей способности «водного ложа» древесины. Как это ни странно, однако, в обширной анатомо-физиологической литературе, посвященной вопросу «водопроводимости» древесины, отсутствуют четкие эксперименты, которые показали бы меньшую проводимость сосудов с лестничной перфорацией по сравнению с сосудами того же сечения, но с простой перфорацией.

Ствол древесного растения выполняет различные физиологические функции и, чисто умозрительно, кажется несомненным, что наиболее специализированные древесины, со всем тем комплексом признаков, который был очерчен несколько выше, наиболее целесообразно организованы для выполнения задач проведения воды, отложения запасных веществ и создания механической опоры для мощного фотосинтетического аппарата — кроны.

Логически, столь же понятным является, и постепенная редукция сложных анатомических структур древесины в травянистых растениях, где физиологические задачи, поставленные перед стеблем, часто упрощены до минимума.

Нужно признать, однако, что для суждения о физиологической эволюции древесины, (а тем более о физиологической эволюции растения в целом) мы, в настоящее время, располагаем слишком малыми данными.

З а к л ю ч е н и е .

Нам представляется, что на предыдущих страницах было достаточно убедительно показано, что анатомия древесины является не только методом диагностики, методом систематики, но и методом филогении растений. И если два первых применения микроскопии древесины являются более или менее важными прикладными применениями «анатомического метода» для разрешения запросов практики древесиноведения или таксономии, то в ботанической филогении анатомия древесины должна занять свое место как самостоятельный раздел общей эволюционной морфологии растений. Уже имеющиеся данные дают нам достаточно яркое представление о том как в процессе эволюции

возникало все многообразие структур этой важнейшей ткани. Многие детали этого процесса еще не ясны, но, как нам кажется, заложены твердые основы для дальнейшего движения вперед. Необходимы еще новые факты, новые обобщения и новые дискуссии, возможны значительные перемены в отдельных положениях, но все же успехи достигнутые в этой области велики. До сих пор, советская ботаника проявляла мало интереса к проблемам систематической и филогенетической анатомии, и только в самое последнее время замечается повышение внимания к этой области ботанического знания. Хочется думать, что это внимание не явится преходящим и последующие страницы нашей науки будут написаны в основном руками советских исследователей.

ЛИТЕРАТУРА*)

- Александров В. Г. 1925. Журн. Русск. Бот. О-ва, т. 10, № 3—4.
- Александров В. Г. 1936. Бот. журнал СССР, 21 (3).
- Александров В. Г. и К. Ю. Абесадзе 1927. Журн. Русск. Бот. О-ва, 12 (1—2).
- Александров В. Г., К. Ю. Абесадзе, В. И. Насонов и М. С. Яковлев 1932. Тр. прик. бот. ген. и селекции, 2.
- Ванин С. И. 1935. Сов. Ботаника, 3.
- Ванин С. И. 1935. Сов. Ботаника, 5.
- Ванин и др. 1940. Определитель древесных пород. Гослестехиздат.
- Вихров В. Е. 1947. Строение древесины лиственницы в связи с ее мех. свойствами. Рукопись.
- Громова В. 1946. ДАН СССР, 59 (5).
- Жилкин Б. Д. 1936. Труды Брянского лесн. Ин-та, 1.
- Коссович Н. Л. 1935. Бот. Журнал СССР, 20.
- Коссович Н. Л. 1935. Труды Ленингр. об-ва естеств. 64, 2.
- Мейер К. И. 1946. Происхождение наземной растительности. Москва.
- Мелехов И. С. 1932. О качестве северной сосны. Архангельск.
- Мелехов И. С. 1934. Древесина северной ели. Гослестехиздат.
- Мелехов И. С. 1934. Сбор. работ Арханг. лесо-техн. Ин-та.
- Мелехов И. С. 1940. Об изменении анатомического строения древесины сосны под влиянием лесных пожаров. Архангельск.
- Мелехов И. С. и Н. И. Стрекаловский 1934. Механ. обраб. древесины, 9.
- Нердлингер К. 1868. Технические свойства древесины. Петербург.
- Никитин А. А. 1938. Тр. Бот. Ин-та АН СССР, сер. 5, 1.
- Перельгин Л. М. 1936. Сов. Ботаника, 5.
- Радкевич О. Н. 1926. Бюлл. С-А Гос. Ун-та, 14.
- Радкевич О. Н. 1928. Дневник Лгр. съезда Ботаников, 94.
- Радкевич О. Н. 1932. Материалы по анатомии псаммофитов. Ташкент.
- Радкевич О. Н. и Васильевская В. К. 1933. Тр. прикл. бот., ген. сел., сер. 1, 1.
- Ротерт О. 1897. Тр. Об-ва еств. при Казан. Ун-те, 31 (1).
- Савина А. В. 1939. Тр. ВНИИЛХ, 2.
- Стрекаловский Н. И. 1939. О технических свойствах древесины сосны бассейна р. Ваги. Архангельск.
- Тахтаджян А. Л. 1941. Известия Арм. Фил. АН СССР, 8 (13).
- Тахтаджян А. Л. 1943. Труды Ереван. Гос. Ун-та, 22.

*) Настоящий список отнюдь не является библиографией систематики древесин. Здесь приведены только важнейшие из работ, цитированных в тексте.

- Тахтаджян А. Л. 1945. ДАН Арм. ССР, 3 (2).
- Тахтаджян А. Л. 1947. Бюлл. Моск. об-ва испыт. природы.
- Тахтаджян А. Л. 1948. Морфологическая эволюция покрытосеменных (в печати).
- Тахтаджян А. Л. 1947. Руководство по морфологии и систематике высших растений. Рукопись.
- Тахтаджян А. Л. и А. А. Яценко-Хмелевский 1946. ДАН Арм. ССР, 4 (2).
- Туманян С. А. 1947. ДАН Арм. ССР 6, (1).
- Туманян С. А. 1948 Опыт применения анатомии древесины к классификации кавказских *Romoideae*. Труды Бот. Ин-та АН Арм. ССР, VI.
- Федоров А. А. 1943. Кавказские представители рода *Rutus*. Докторская диссертация. Ереван.
- Чхубинишвили И. И. 1934. Тр. Тифл. Бот. Ин-та, 1.
- Чхубинишвили И. И. 1936. Сборник трудов Тбилисской Лесо-техн., Ин-та, 2.
- Шатерникова А. Н. 1929. Труды по лес. оп. делу, II, 76.
- Ярмоленко А. В. 1933. Сов. Ботаника, 6.
- Ярмоленко А. В. 1934. Сов. Ботаника, 2.
- Ярмоленко А. В. 1939. Сов. Ботаника, 6—7.
- Ярмоленко А. В. 1941. Флора и систематика высших растений, 5.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1934. Труды Тифл. Бот. Ин-та, 1.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1934а. Труды Тифл. Бот. Ин-та, 1.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1935. Соц. хоз. Закавказья, 1.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1936. Анатомическое строение листа, древесины, коры и плода благородного лавра. Глава в книге Е. К. Сванадзе «Культура благородного лавра в ССР Грузии». Тбилиси.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1936а. Анатомия древесины бук. Глава в книге Л. Я. Зактрегера «Бук восточный в промышленности и строительстве». Тбилиси.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1936в. Труды Тбилисской Лесо-техн., Ин-та, 2.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1937. ДАН СССР 14 (1).
- Яценко-Хмелевский А. А. 1938. ДАН СССР, 18 (3).
- Яценко-Хмелевский А. А. 1938а. Материалы к изучению режима пластических веществ древесины после валки дерева. Тезисы канд. диссерт. Тбилиси.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1938в. ДАН СССР, 20 (2—3).
- Яценко-Хмелевский А. А. 1939. Заметки по систематике и географии растений. Тбилисский Бот. Ин-т, 7.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1939а. Природа, 10.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1939в. Труды Тбилисского Бот. Ин-та, 7.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1940. Сообщения Груз. Фил. АН СССР 1 (2).
- Яценко-Хмелевский А. А. 1942. Труды Кироваканской лесной опытной станции, 3.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1945. ДАН Арм. ССР, 2 (4).
- Яценко-Хмелевский А. А. 1946. Известия АН Арм. ССР, 5.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1946а. ДАН Арм. ССР 4 (4).
- Яценко-Хмелевский А. А. 1946в. Известия АН Арм. ССР, 10.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1946с. Труды Бот. Ин-та АН Арм. ССР, 4.
- Яценко-Хмелевский А. А. 1947. Известия АН Арм. ССР, 5.
- Яценко-Хмелевский А. А. и Н. Н. Брегвадзе 1939. ДАН СССР, 24 (6).
- Яценко-Хмелевский А. А. и Н. Н. Брегвадзе 1939. ДАН СССР, 25 (9).
- Яценко-Хмелевский А. А. и Л. М. Василевская 1940. Тезисы докладов совещания по физиологии растений. Москва.
- Яценко-Хмелевский А. А. и Л. М. Василевская 1940. ДАН СССР, 26 (7).
- Яценко-Хмелевский А. А. и Л. И. Джапаридзе 1936. Словарь терминов, употребляемых при описании древесины.
- Яценко-Хмелевский А. А. и Г. В. Канделаки 1940. Сообщ. Груз. Фил. АН СССР, 1(5).
- Яценко-Хмелевский А. А. и Г. В. Канделаки 1941. Известия Ин-та языка, истории и материальной культуры АН СССР, 10.

- Яценко-Хмелевский А. А. и Г. В. Канделаки 1941а. Сообщ. АН ГССР, 2(5).
 Яценко-Хмелевский А. А. и Г. В. Канделаки 1941в. Сообщ. АН ГССР, 2(6).
 Яценко-Хмелевский А. А. и Г. В. Канделаки 1941с. Сообщ. АН ГССР 2(8).
 Яценко-Хмелевский А. А. и Е. Л. Конюшевская 1936. Труды Тбил. Лесо-техн. Ин-та, 2.
 Яценко-Хмелевский А. А. и Е. Л. Конюшевская 1938. ДАН СССР, 20(4).
- Abromeit J.* 1884 Jahrb. für Wiss. Bot. 15 und Diss. Königsberg.
Bailey, I. W. 1910 Forest. Quart. 8. (2)
 " " 1910a Bot. Gaz. 50.
 " " 1911 Ann. Bot. 25.
 " " 1912 Ann. Bot. 26.
 " " 1913 Forest. Quart. II.
 " " 1916 Bot. Gaz. 62.
 " " 1917 Journ. Forest. 15.
 " " 1919 Proc. National Ac. Sc. 5.
 " " 1919a Bot. Gaz. 67.
 " " 1920 Amer. Journ. Bot. 7.
 " " 1920a Amer. Jour. Bot. 7.
 " " 1924 Ann. Bot. 38.
 " " 1926 Ann. Bot. 39.
 " " 1932 Trop. Woods. 31.
 " " 1933 Journ. Arnold. Arboretum. 47.
 " " 1933a Ann. Bot. 47.
 " " 1936 Trop. Woods. 45.
 " " 1941 Journ. Arnold Arboretum. 22.
 " " 1944 Amer. Journ. Bot. 31. (7).
- Bailey, I. W. and Faull Anna* 1924 Journ. Arnold Arboretum. 15.
Bailey, I. W. and Shepard, H. B. 1915 Bot. Gaz. 60.
Bailey, I. W. and Thompson, W. P. Ann. Bot. 32
Bailey, I. W. and Tupper, W. W. 1918 Proc. Amer. Acad. Arts and Sc. 54 (2).
- Bancroft, H.* 1931 Ann. Bot. 46
Barghoorn, E. S. 1940 Amer. Journ. Bot. 27.
 " " 1941 Bull. Torrey Bot. Club 68.
- Berger, Den L. G.* 1927 Bull. du Jardin Bot. Buitenzorg (ser.3) 8 ('4)
Bliss, M. G. 1921 Bot Gaz. 71.
- Boodle, L. A. and Worsdell, W. C.* 1894 Ann. Bot. 8.
Brem, M. 1934 Bull. Intern. Ac. Pol. Sc. № 8—10, Bd. I.
- Burgerstein, A.* 1895 Sitzungs. Akad. Wiss. Wien, 104.
 " " 1896 Sitzungs. Akad. Wiss Wien, 105.
 " " 1898 Sitzungs. Akad. Wiss. Wien, 107.
 " " 1899 Zool. Bot. Verem Wien, 49.
 " " 1911 Ber. deut. Bot. Ges., 29.
- Chalk, L.* 1930 Forestry 4.
 " " 1936 Imperial Forest. Inst., Oxford Inst. Pap. (42).
 " " 1937 Ann. Bot., ('n. s.) (3).
- Chalk, L. and Chattaway,* 1933 Proc. Roy. Soc. B. 113 (82).
 " " " 1934 Trop. Woods. 40.
 " " " 1935 Trop. Woods. 41.
 " " " 1937 Trop. Woods. 50.

- Chattaway, M. M.* 1932 *Trop. Woods.* 29.
 " " 1933 *New Phyt.* 32 (4).
 " " 1933a *Foresry.* 7.
 " " 1934 *Trop. Woods.* 38.
Cheadle, V. I. 1944 *Am. Journ. Bot.*, 31 (2).
Chevalier A. 1918 *Bull. économ. Indochine*, 132.
Chowdhury, K. A. 1934 *Nat.* 133 (215).
 " " 1936 *New Phyt.* 35 (4).
Clarke, S. H. 1935 *Forest.* 9.
 " " 1938 *New Phyt.* 37 (4).
Conwentz, H. 1882 *Jahrb. K. Preuss. Geol. Land Bergakademie Berlin*, 144.
Croizat, L. 1947 *Bull. Torey Bot. Club.* 74 (1).
Dadswell, H. E. 1933 *Coun. Sci. and Ind. Res.*, 47.
Dadswell, H. E. and Burnell, M. 1932 *Coun. Sci. and Ind. Res.*, 67.
Dadswell, H. E., Burnell, M. and Eckersley, A. M. 1934 *Coun. Sci. and Ind. Res.* 87.
Dadswell, H. E. and Eckersley, A. M. 1935 *Bull. Coun. Sci. and Ind. Res.* 16.
Dadswell, H. E. and Record, S. J. 1936 *Trop. Woods.* 48.
Desch, H. E. 1931 *New Phyt.* 31.
 " " 1934 *Malayan Forest.* 3.
Dippel, L. 1860 *Bot. Ztg.* 18.
Duthie, Au. V. 1912 *Ann. Bot.* 26 (102).
Eames, A. J. 1910 *Bot. Gaz.* 49.
 " " 1911 *Ann. Bot.*, 25.
 " " 1936 *Morphology of Vascular Plants.* N. Y.
Edwards, W. N. 1931 *Fossilium Catalogus. II Plantae*, Pars 17
Dicotyledones (Ligna). Berlin.
Eichler, A. E. 1864 *Flora N. F.*, 22.
Essner, B. 1882 *Abhand. d. Nat. Ges. Halle*, 4.
Forsaith, C. C. 1920 *Ecology.* I.
Foxworthy, F. W. 1909 *Phil. Journ. Sci. C. Bot.* 4.
Frost, F. H. 1926 *Bull. Torey Bot. Club* 56.
 " " 1930 *Bot. Gaz.* 89.
 " " 1930a *Bot. Gaz.* 90.
 " " 1931 *Bot. Gaz.* 91.
Fujioka, M. 1927 *Trop. Woods.* II.
Gamble, 1922 *A Manual of Indian Timbers.* London.
Garratt, G. A. 1933 *Trop. Woods.* 36.
 " " 1934 *Trop. Woods.* 39.
Gilbert, S. G. 1940 *Bot Gaz.* 102 (1).
Gothan, W. 1905 *Abh. Kgl. Preuss. Geol. Land. Neue Folge* 44.
 " " 1907 *Sitzungsber. d. Ges. Nat. Freunde.* 2.
Groppler R. 1894 *Biblioth. Bot.* 6 (31).
Gupta, K. M. 1933 *Current Sci.* 2.
 " " 1934 *Journ. Ind. Bot. Soc.* 13.
Harrar, E. S. 1946 *Trop. Woods.* 85.
Hartig R. und Weber 1888 *Das Holz der Rotbuche.* Berlin.
Heimsch, Ch. 1940 *Journ. Arnold Arborerum* 21 (3).
 " " and *Wetmore, R. H.* 1939 *Amer. Journ. Bot.* 26.

- Heimsch, C.* 1941 Comparative Anatomy of the Secondary Xylem in the Gruinales and Terbinthales of Weststein with Reference to Taxonomic Grouping. Thesis. Harvard.
- Hess, R. V.* 1936 Trop. Woods. 46.
1946 Trop. Woods. 86.
- Houlbert, C.* 1899 Revue gén. de bot. 9.
- Hyde, K. C.* 1925 Bot. Gaz. 79.
- Jaensch, Th.* 1884 Ber. deut. Bot. Ges. 2.
- Jane, F. W.* 1934 Nat. 133.
- Janssonius, H. H.* 1906—1936 Mikrographie des Holzes der auf Java vorkommenden Baumarten. Leiden.
- Jeffrey, E. C.* 1892 Trans. Can. Inst. 6.
" " 1902 Phil. Trans. Roy. Soc. London, 195 B.
" " 1903 Mem. Bost. Soc. Nat. Hist., 5.
" " 1904 Mem. Bost. Soc. Nat. Hist., 6.
" " 1917 Anatomy of Woody Plants. Chicago.
" " 1925 Proc. Nat. Ac. Sc. USA, II.
" " 1925a Proc. Nat. Ac. Sc. USA, II.
- Jones, W. C.* 1924 Timbers: their structure and identification. Oxford.
- Jost, L.* 1901 Bot. Zeitung. 59.
- Kanehira, R.* 1921 Identification of the Important Japanese Woods by Anatomical Characters. Taihoku. Formosa.
- Kanehira, R.* 1921a Anatomical Characters and Identification of Formosan Woods with Critical Remarks from the Climatic Point of View. Taihoku.
- Kidston, R. and Lang, W. H.* 1917 Trans. Roy. Soc. Edinburg, 51.
- Kihlmann, O.* 1890. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland.
- Kohl, G. F.* 1881 Vergleichende Untersuchungen über den Bau des Holzes der Oleaceae. Diss. Leipzig.
- Krah, F. W.* 1883 Über die Verteilung der parenchymatischen Elemente in Xylem und Phloem der dikotylen Laubbaume. Diss. Berlin.
- Kraus, G.* 1889 Nord und Süd im Jahrring. Würzburg.
- Kribs, D. A.* 1927 Trop. Woods, 12.
" " 1928 Univ. Minnesota Agr. Exp. St. Techn. Bull. 54.
" " 1935 Bot. Gaz. 96.
" " 1937 Bull. Torey Bot. Club. 64.
- Lee, H. H. and Smith, E. M.* 1916 Forest. Quart. 14.
- Linne, C.* 1747 Cländska och Gothländska Resa (Stockholm och Upsala 1745) Westg. Resa. Stockholm.
- Mac Duffie, R. C.* 1921 Bot. Gaz. 71.
- Mac Millan, W. S.* 1925 Journ. For. 23.
- Marco, H. F.* 1935 Trop. Woods. 44.
- Mc Laughlin, H. P.* 1933 Trop. Woods. 34.
- Mell, C. D.* 1910 For. Quart. 8.
- Mohl, Hugo von* 1845 Vermischte Schriften.
1851 Grundzüge der Anatomie und Physiologie der vegetabilischen Zelle. Braunschweig.

- Noeff, 1920 *Ztschr. f. Bot.* 12.
 Nicoloff, Th. 1911 *Rev. gén. Bot.* 23.
 Normand, D. 1934 *Revue Internationale des Bois*, II.
 Panshin, A. J. 1932 *Philip. Journal of Sc.* 48 (2).
 Paul, H. Benson, 1930 U. S. Dept. Agr. Techn. Bull. 68.
 Perrot, G. et Gerard 1907 *Bull. Soc. Bot. de France*, 6.
 Petersen, O. G. 1904 *Mém. Acad. Roy. Sc. Let. du Danmark*, 7 série sect. des Sc. 1 (3).
 Phillips, E. W. J. 1937 *Empire Forestry Journ.* 16 (1).
 Journ. Linn. Soc., Bot. 52.
 Piccioli, L. 1906 I caratteri anatomici per conoscere i principali legnami adoperati in Italia, *Bull. Lab. Orto Bot. Siena*.
 Pirotta, R. 1889—90 *Ann. R. Inst. Bot. Roma*, 4.
 Preston, and Phillips 1914 *Forest. Quart.*
 Prichard, R. P. and Bailey, 1916 *Forest. Quart.* 24.
 Record, S. J. 1913 *Hardwood Record* 36 (6).
 " 1917 *Bot. Gaz.* 64.
 " 1918 *Journ. Forest.* 16. (4).
 " 1921 *Journ. Forest.* 19 (3).
 " 1925 *Trop. Woods.* 1.
 " 1925a *Trop. Woods.* 3.
 " 1925b *Trop. Woods.* 4.
 " 1925c *Trop. Woods.* 4.
 " 1926 *Trop. Woods.* 8.
 " 1927 *Trop. Woods.* 9.
 " 1927a *Trop. Woods.* 12.
 " 1934 *Trop. Woods.* 37.
 " 1934a *Identification of the Timbers of Temperate North America.* New York.
 " 1935 *Trop. Woods.* 44.
 " 1936 *Trop. Woods.* 47.
 " 1938 *Trop. Woods.* 54.
 " 1942—1944 *Trop. Woods.* 72—80.
 Record, S. J. and Chattaway, M. M. 1939 *Trop. Woods.* 57.
 Record, S. J. and Garratt, G. A. 1925 *Boxwoods.*—*Bull. of the Yale School of Forestry.* 14.
 Record, S. J. and Hess, R. W. 1943 *Timbers of the New World-Yale.*
 Record, S. J. and Mell, C. D. 1924 *Timbers of Tropical America.* Yale.
 Reinders, E. 1935 *Trop. Woods.* 44.
 Rendle, B. J. 1937 *Trop. Woods.* 52.
 Rendle, B. J. and Clarke, S. H. 1934 *Trop. Woods.* 38.
 " 1934a *Trop. Woods.* 40.
 Reyes, L. J. 1923 *Philipp. Journ. Sc.* 22: 291.
 Sahni, B. 1935. *Proc. Ind. Bot. Comp.* 2.
 Saint-Laurent, J. de 1926—1928 *Bull. de la Station de Rech. forest. du Nord de l'Afrique (Alger)* 1 (7).
 Saint-Laurent, J. de 1932 *Bull. de la Station de Rech. forest. du Nord de l'Afrique* 2. (1).

- Saint-Laurent, J.* de 1932a Bull. de la Station de Rech. forest. du Nord de l' Afrique, 2 (1).
- Saint-Laurent, J.* de 1934 Bull. de la St. de Rech. forest. du Nord de l'Afrique, 2.
- Sanio, N.* 1860 Bot. Ztg. 18.
 " 1863 Bot. Ztg. 21.
 " 1863 a Bot. Ztg. 22.
 " 1872 Jahrb. für Wiss. Bot. 8.
- Saupe, K. A.* 1887 Der anatomischen Bau des Holzes der Leguminosen und sein systematischen Werth. Diss. Leipzig; Flora. 70.
- Schacht, H.* 1860 Der Baum. Bonn.
- Schenck, H.* 1892 Beiträge zur Botanik und Anatomie der Lianen. Jena.
- Scherer,* 1904 Beihefte zum Bot. Central. 16.
- Schulz, P.* 1882 Jahrb. Bot. Gaz. Berlin, 2.
- Schultze, E.* 1882 Über die Grösse der Holzzellen bei Laub- und Nadelhölzern.— Diss. Halle.
- Senn, H. A.* 1945 Chron. Bot., 7 (7).
- Shaw, G. R.* 1914 Publ. Arnold Arboretum. 5.
- Schepard, H. B.* and *Bailey, I. W.* 1914 Proc. Soc. Am. For. 9.
- Sherff, E. E.* 1940 Bull. Torrey Bot. Club, 67 (5).
- Shimakura, M.* 1936 Bot. Mag. of. Tokyo, 50
- Shope, P. F.* 1927 Amer. Journ. of Bot. 14.
- Sifton, H. B.* 1910 Bot. Gaz. 60.
 1922 Trans. Soc. Roy. Can. Sect. 16.
- Sim, T. R.* 1907 The Forest and Forest Flora of Cape Colony. Aberdeen.
- Sinnott, E. W.* and *Bailey, I. W.* 1914 Ann. Bot., 28.
 1922 Ann. Bot. 36.
- Solereder, H.* 1885 Über die systematischen Werth der Holzstruktur bei den Dicotylen. Diss. München.
- Solereder, H.* 1888 Bot. Centr.
 " 1899 Systematische Anatomie der Dicotyledonen. Stuttgart.
- Tassi,* 1906 Ricerche comparate sul tessuto midollare della conifere etc.— Bull. del labot. et orto botanica Siena.
- Tieghem, P. van* 1900 Journ. Bot. 14.
- The Concept of the Genus.* 1940 Bull. Torrey Bot. Club. 67 (5).
- Thompson, W. P.* 1911 Ann. Bot. 25.
 " 1912 Bot. Gaz. 53.
- The Species Problem (Symposium)* 1941 Amer. Naturalist, 75 (758.)
- Tompson, W. P.* 1912a Ann. Bot. 26.
 " 1918 Bot. Gaz. 65.
 " 1923 Ann. Bot. 37.
- Tompson, W. P.* and *Bailey, I. W.* 1916 Mem. of the N. Y. Bot Garden, 6.
- Tillson, A. H.* and *Muller, C. H.* 1942 Amer. Journ. Bot. 29 (7).
- Tippo, O.* 1938 Bot Gaz. 100.
- Tuzson, J.* 1903 Ber. deut. Bot. Ges. 21, 276.
- Vesque, J.* 1882 Ann. Sci. Nat. 6 sér. 13.
 " 1889 Bull. Soc. Sc. Bot. France, 36.

- Vesque, J. et Viet, Ch.* 1881 Ann. Sci. Nat. Bot. Sér. 6, 12.
Vestal, P. A. 1937 Philipp. Journ. Sci. 64.
Watkins, K. S. 1939 Bot. Gaz. 101.
Webber, I. E. 1934 Trop. Woods 37.
 " " 1934a Trop. Woods 38.
 " " 1936 Amer. Journ. Bot. 23. (3).
Wieland, G. R. 1934 Trop. Woods. 39
Wiesner, J. 1873 Die Rohstoffe des Pflanzenreiches Wien.
Williams, S. 1939 Bull. Torrey Bot. Club, 66. (6).
 " " 1942 Bull. Torrey Bot. Club, 69 (1).
 " " 1942 a Bull. Torrey Bot. Club, 69 (1).
Williamson, W. 1871 Phil. Trans. Roy. Soc. London. 161.
Williamson, W. C. and Scott, D. H. 1894 Phil. Trans. Roy. Soc. London, 185.
Woodworth, R. H. 1935 Trop. Woods. 4.
Yatsenko-Khmelevsky, A. et Konuchevska, H. 1935 Rev. Gen. Bot. 47.
Zache, 1886 Ueber Anzahl und Grösse der Markstrahlen bei einiger Laubholzern. Diss. Halle.
Zimmermann, A. 1930 Die Phylogenie der Pflanzen. Jena.

Ա. Ա. Յացենկո—Խմելեվսկի

ԲՆԱՓԱՅՏԻ ՍԻՍՏԵՄԱՏԻԿԱՅԻ ՍԿԶԲՈՒՆՔՆԵՐԸ

Հասակի և արտաքին գործոնների ազդեցությունը բնափայտի կառուցվածքի վրա (դիագնոստիկ բնափայտի անատոմիայի հմունքները): *Skeuakir,* ցեղի և ընտանիքի հատկանիշները բնափայտի կառուցվածքում (բնափայտի սիստեմատիկական անատոմիայի հիմունքները): Բնափայտի կազմության հատկանիշների էվոլյուցիան (բնափայտի ֆիլոգենետիկական անատոմիայի հիմունքները):

Գրականություն:

— — —

ANNE HENRIETTE

2. *gratia* & *propter beneficium* *admodum*
difficilis est *admodum* *honestum*
beneficium *propter gratiam* *admodum*
difficilis est *admodum* *honestum*
gratiam *admodum* *honestum*