УДК 581.824:582.47

ОБ УКРАШЕННЫХ ПОРАХ ХВОЙНЫХ

В. Р. Филин

Постановка вопроса

Согласно словарю терминов, употребляемых при описании древесины («Multilingual glossary of terms used in wood anatomy», 1964), под украшенной порой у покрытосеменных следует понимать окаймленную пору, в камере которой имеются выступы третичной стенки.

Следует отметить, что в том же году появилась статья Шмида и Мачадо (Schmid, Machado, 1964), в которой авторы показали, что украшения не представляют собой выступы оболочки, а являются локализованными на ней и отличными от нее химически структурами, образованными живой цитоплазмой (рис. 1, 7). Эти структуры, в свою очередь, покрыты бородавчатым слоем (warty layer), который представляет собой, по мнению Шмида и Мачадо, остатки мертвого протопласта (Schmid, 1965). Интересно, что в понимании природы бородавчатого слоя Шмид и Мачадо придерживаются более ранних представлений об этой структуре (Liese, Johan, 1954; Wardrop, Liese, Davies, 1959; Cronshaw, Davies, Wardrop, 1961; Liese, 1963; Liese, Ledbetter, 1963), в то время как позже ряд авторов стал считать бородавчатый слой сложной структурой, состоящей из выступов третичной стенки и остатков мертвого протопласта (например, Cote, Day, 1962; Wardrop, Davies, 1962; Wardrop, Ingle, Davies, 1963; Wardrop, 1964; Wardrop, Harada, 1965). В последних же работах (Cronshaw, 1965; Davies, Ingle, 1968) бородавки у некоторых хвойных рассматриваются как структуры, подобные украшениям в понимании Шмида и Мачадо, но без бородавчатого слоя.

Все эти на первый взгляд противоречивые воззрения на строение бородавчатых структур и украшений можно легко свести к «единому знаменателю», если согласиться с Лизе (Liese, 1965) в том, что следует отличать истинные бородавки — крайне устойчивые к воздействию кислых реагентов остатки мертвого протопласта (рис. *1,4*)—от инкрустаций на клеточной стенке, возникающих при жизни клетки (рис. 1,5). Тогда строение стенки водопроводящих элементов (сосудов и трахеид) хвойных и покрытосеменных можно представить следующим образом (рис. 1). Из схемы вытекает, что украшения и инкрустации — явления одного порядка.

Что касается термина «третичная стенка», то, согласно упомянутому словарю, она представляет собой самый внутренний слой клеточной оболочки, примыкающий к просвету клетки. Не вдаваясь в дискуссию по данному вопросу, с которой можно частично ознакомиться по другим работам (Bucher, 1957a, b, 1959; Meier, 1955, 1957; Wardrop, Dadswell, 1957; Frey-Wyssling, 1959; Москалева, 1962; Liese, 1963; Wardrop, 1964), отмечу лишь, что я склонен придерживаться старого равнозначного термина — «внутренний слой вторичной оболочки».

Первым достаточно полно изучил эти структуры Бейли (Bailey, 1932, 1933); он же и предложил термин vestured pits. Исследовав древесину 2660 видов (из 979 родов 152 семейств) покрытосеменных, Бейли показал, что украшенные поры встречаются лишь у определенных видов растений обладающих более высоко специализированным типом

ткани, и потому могут иметь некоторое филогенетическое значение. А поскольку украшенные поры, если они имеются у данного вида, присутствуют постоянно во всех участках древесины разных экземпляров, то их можно использовать и в качестве диагностического признака. Диагностическую роль украшенных пор признают и новейшие исследователи этих структур (Côte, Day, 1962; Wardrop, Ingle, Davies, 1963; Wardrop, 1964; Schmid, 1965).

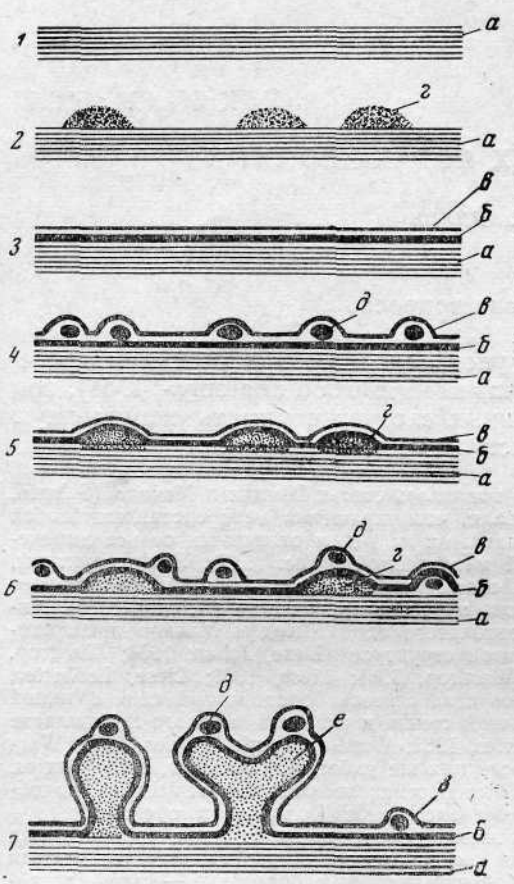

Рис. 1. Схема возможных типов строения стенки трахеид и сосудов *(4, 6*—Liese, 1965; 7 — Schmid, Machado, 1964; с небольшими изменениями):
а — клеточная оболочка; *б* — плазмалемма; *в* — тонопласт; *г* — инкрустация (в смысле Liese, 1965), часть бородавчатой структуры (в смысле Wardrop'a, 1964), собственно бородавка (в смысле Cronshaw, 1965); *д* — собственно бородавка (в смысле Liese, 1965), часть бородавчатой структуры — органелла (в смысле Wardrop'a, 1964); е — украшения

В то же время Бейли подчеркивал, что истинные украшенные поры у покрытосеменных не следует путать с окаймленными порами, камера которых заполнена отложениями аморфных веществ, аккумулированных в ней при посмертных изменениях древесины и особенно при превращении заболонной древесины в ядровую. От подобных ошибок предостерегают и другие авторы (Record, 1934; Jane, 1956; Schmid, 1965).

Украшенные поры описаны и в древесине хвойных, но сведения о них столь скудны, а оценки таких пор настолько противоречивы, что представляется интересным более подробно рассмотреть вопрос о встречаемости этих структур и выяснить их настоящую природу. Являются ли описанные в литературе украшенные поры хвойных истинными украшенными порами, закономерным продуктом отногенеза трахеиды, или украшения представляют собой накопления аморфных веществ, возникшие в результате других факторов после смерти протопласта трахеиды? Вопросы эти имеют не только теоретическое, но и большое практическое значение (диагностика современных и ископаемых древесин, проницаемость древесины при пропитывании ее различными консервирующими агентами и т. п.).

Украшенные поры хвойных (по литературным данным)

Из работ, в которых описаны украшенные поры хвойных, прежде всего следует упомянуть капитальный труд венгерского анатома Грегушша (Greguss, 1955). В словаре терминов, приведенном в начале своей работы, Грегушш определяет (ссылаясь при этом на микрофотографии *Abies concolor* Lindl. et Gord. и *Agathis australis* Salisb.)

украшенные (или орнаментированные) поры как поры с «крайне мелкими бусинковидными выступами по краю[1] окаймления или поры с другими отметинами в пределах окаймления» (стр. 26)[2]. При описании древесины *Agathis australis* он, действи-

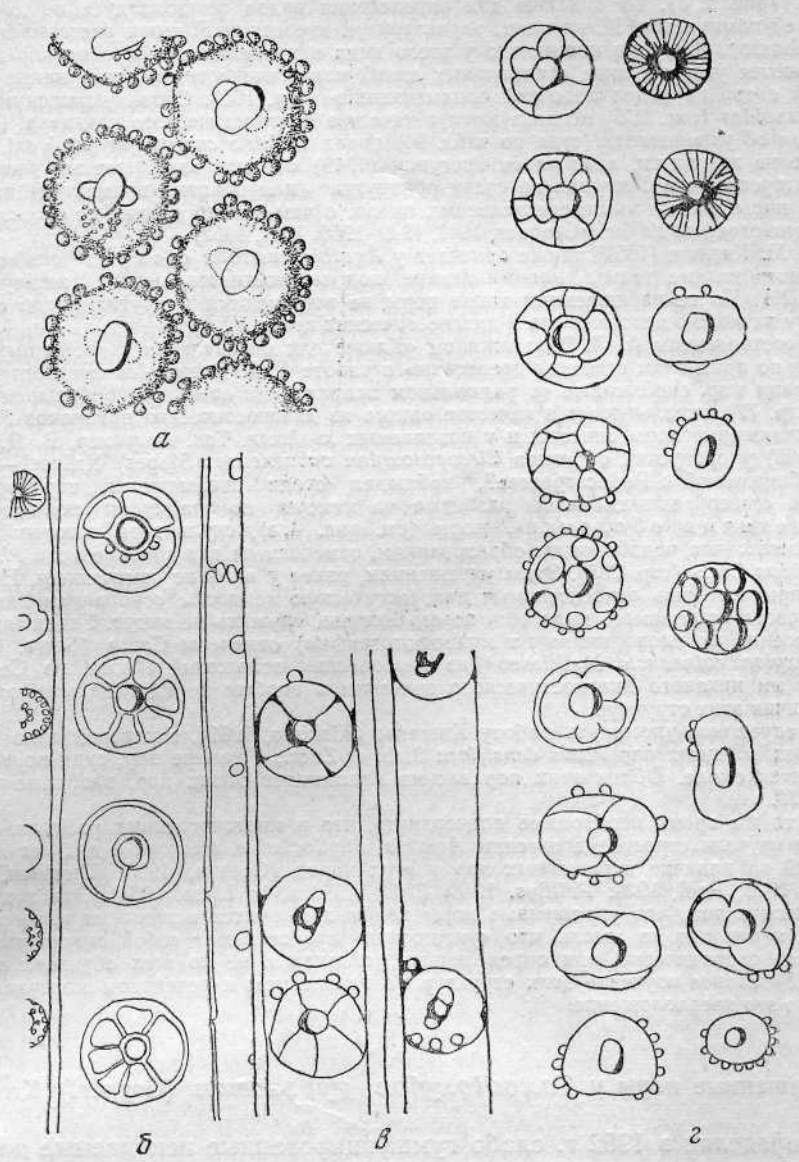

Рис. 2. Украшенные поры хвойных (Greguss, 1955):
а — у *Agathis australis* Salisb.; *б* — *Fitzroya cupressoides* (Molina) Johnston; *в* — *Phyllocladus alpinus* Hook. f; *г* — *P. glaucus* Carr.

тельно, говорит о том, что в стенках некоторых трахеид этого вида имеются «своеобразные украшенные поры, не наблюдавшиеся до сих пор в какой-либо другой хвойной древесине» (стр. 128) и вводит этот бросающийся в глаза признак (рис. 2, *а)* в ключ для определения видов агатиса по древесине. В описании же древесины *Abies concolor* никаких указаний на наличие у этого вида украшенных пор мы не находим, но чи-

[1] Здесь и далее разрядка моя.— *В. Ф.*
[2] Перевод сделан с издания на английском языке.

таем лишь о торусе с зубчатым или слегка волнистым краем (стр. 186). Украшенные поры у *Phyllocladus glaucus* Carr. (рис. 2, *г)* используются Грегушшем для отличия по древесине этого вида от других. Сходного облика поры изображены и у P. *alpinus* Hook. f. (рис. 2, в), но в ключе для определения видов филлокладуса по древесине о них не упоминается. И, наконец, характеризуя древесину *Fitzroya cupressoides* (Molina) Johnston, Грегушш пишет, что у этого вида в пределах окаймления пор нередко наблюдаются узоры в виде «радиальных линий или точечности» и «ни у каких других хвойных автор не видел подобной орнаментации» (стр. 165). Снова украшенные поры *F. cupressoides* (рис. 2, *б)* используются в качестве диагностического признака. Но в то же время об украшенных (судя по табл. 94) порах *Callitris cupressiformes* Vent. ничего в тексте не говорится, хотя ранее Грегушш (1949) отмечал «характерный узор» этих пор. Интересно, что Грегушш не сразу обнаружил (или обратил внимание?) на украшенные поры многих вышеперечисленных видов, о чем можно судить по его «заготовкам» к монографии 1955 г. (Greguss, 1948, 1949, 1950, 1951, 1952).

И. М. Кислюк (1959) также отмечает у *Agathis australis* «вокруг окаймленных пор... своеобразные тельца, напоминающие под микроскопом мелкие жемчужинки» (стр. 1629). По ее наблюдениям такие поры не встречаются у других видов агатиса, и потому их можно использовать в диагностических целях.

В составленном А. Л. Тахтаджяном «Ключе для определения современных родов хвойных по признакам строения древесины» в работе А. А. Яценко-Хмелевского (1954а) окаймления пор, снабженные «в радиальном направлении очень разнообразным рисунком» (стр. 77), используются в качестве одного из диагностических признаков *Fitzroya*.

Украшенные поры описаны и у ископаемых хвойных. Так, например, В. Д. Нащокин (1962) у сибирских образцов *Circoporoxylon voburnense* (Stopes) Kräusel— древесины, сближаемой с Podocarpaceae[3], наблюдал среди окаймленных пор обычного строения «своеобразные, как бы разбитые на камеры по радиусам скульптурными утолщениями оболочки», поры (см. рис. 4, г), скульптура которых «совершенно аналогична подобным же образованиям, отмечаемым для современного *Phyllocladus glaucus* Car.» (стр. 285). Этим украшениям, ранее у вида не отмеченным, Нащокин (1965) придает лишь относительную диагностическую ценность; основанием для выделения нового ископаемого вида они, по его мнению, служить не могут. Украшенные поры (строение их плохо видно на микрофотографии) отмечены Серра (Serra, 1964) у *Brachyoxylon rotnaensis* Mathiesen[4] из мезозойских отложений Лаоса, но Серра не придает им никакого диагностического значения и вообще не идет дальше констатации наличия этих структур.

Следует еще упомянуть работу Кишимы (Kishima, 1961), в которой дано изображение окаймленных пор *Pinus densiflora* Sieb. et Zucc; в камере пор, судя по подписи, содержится смола. Облик этих пор весьма напоминает облик пор, изображенных на рис. *7, 10.*

В то же время необходимо подчеркнуть, что в многочисленных работах, авторы которых изучали строение древесины *Agathis, Phyllocladus, Fitzroya* и др., нет никаких указаний на наличие украшенных пор у этих пород (Gothan, 1905; Thomson, 1913; Wright, 1928; Pool, 1929; Phillips, 1948; Eicke, 1958 a, b; Liese, 1964). Это заставляет усомниться в том, что украшенные поры хвойных являются истинными украшенными порами, и наводит на мысль, что «украшения» представляют собой структуры, появляющиеся спорадически, при определенных условиях и не во всех образцах данного вида[5]. Детальное изучение этих структур на ископаемом и рецентном материале подтвердило это предположение.

Украшенные поры у *Taxodioxylon gypsaceum* (Göppert) Kräusel

Определяя в 1962 г. слабо гумифицированные ископаемые древесины из нижнечетвертичных отложений Кавказа, я обнаружил у *Taxodioxylon gypsaceum* многочисленные окаймленные поры с украшениями. Облик пор весьма разнообразен (рис. 3; 4, *д)* и часто напоминает рисунок украшенных пор, изображенных в работах Грегушша. Внимательное изучение пор у ископаемой древесины таксодиевых показало, что камера пор заполнена буроватым веществом в виде балок различной

[3] И. А. Шилкина (1967) считает, что вписанную В. Д. Нащокиным древесину следует относить к роду *Araucariopitys.*

[4] У типового образца таких пор нет (Mathiesen, 1957).

[5] В полученных благодаря любезности проф. П. Грегушша образцах *Phyllocladus glaucus* и *Agathis australis* я не смог найти украшенных пор.

величины и формы (но всегда с вогнутыми сторонами при рассмотрении пор с полюса). По самому краю камеры (но не окаймления!) буроватое вещество образует более или менее широкое кольцо, в котором, если оно достаточно широко, можно увидеть многочисленные светлые пузырьки, расположенные в один ряд или беспорядочно и в ряде случаев заполненные, по-видимому, воздухом. Если пузырьки располагаются в один ряд в буроватом кольце, то подобные поры при беглом осмотре могут быть описаны как поры с бусинковидными украшениями вокруг камеры, а не внутри, как на самом деле. Отложения буроватого вещества в виде колец различного диаметра и толщины встречаются также и на продольных стенках трахеид (рис. 4, *д*). Внешний вид этих колец, так же как и украшений в камерах пор, наводит на мысль о том, что вещество, слагающее их, прежде чем отложения его приняли константную форму, набухало в большей или меньшей степени, располагаясь первоначально, до набухания, на стенках трахеид и в камерах пор. Это буроватое вещество не растворяется в воде, спирте, ацетоне, эфире и других органических растворителях, но быстро гидролизуется в концентрированной серной кислоте и гораздо медленнее деградирует в 5% -ном растворе едкого натра.

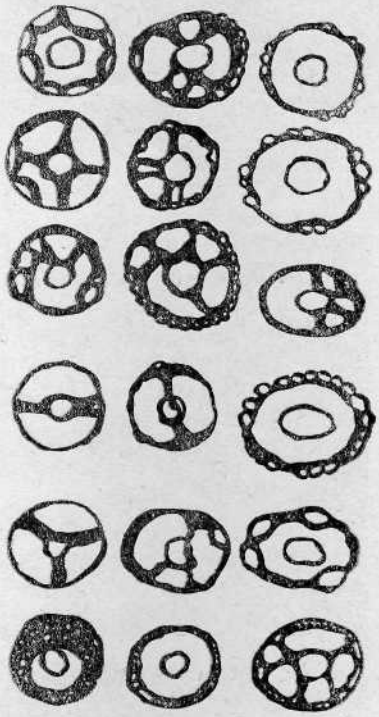

Рис. 3. Украшенные поры *Taxodioxylon gypsaceum* (Göppert) Kräusel (схематично)

Согласно предварительным данным (Schmid, 1965), истинные украшения в порах покрытосеменных состоят из пектиновых веществ. Но поскольку эти украшения покрыты крайне устойчивой к воздействию кислых реагентов бородавчатой мембраной, то и после обработки древесины 72%-ной серной кислотой и другими сильными реагентами по методике, изложенной у Пью (Pew, 1949), можно получить информацию о наличии украшений, так как реплики с них остаются. Никаких реплик с украшений у *T. gypsaceum* после обработки древесины 72%-ной серной кислотой не остается, но зато ясно видна бородавчатая мембрана, выстилающая полость трахеид и камеры пор. Устойчивость бородавчатой мембраны к химическим воздействиям сходна с устойчивостью спорополленина (Cronshaw, Davies, Wardrop, 1961). Это, на мой взгляд, свидетельствует о том, что бородавчатая мембрана, подобно суберину, кутину и спорополленину, представляет собой в основном продукт полимеризации и окисления высокомолекулярных ненасыщенных жирных кислот, которые присутствуют в протоплазме и нередко образуют устойчивый к воздействию концентрированной серной кислоты кутикулоподобный защитный слой еще при жизни клетки (Priestly, 1943; Scott a. oth., 1948; Scott, Lewis, 1953; Mader, 1958).

Отсюда вытекает, что буроватое вещество не смола[6], а скорее всего камедь '(гумми). Но окончательно выяснить природу этого вещества удалось лишь на рецентном материале.

---

[6] Под смолой лучше понимать гидрофобную сложную смесь, растворимую в нейтральных неполярных органических жидкостях (G. Harris, 1952; Mutton, 1962), а не расширять беспредельно границы этого термина, что особенно характерно для старых работ (см. примеры у Wolf-Berlin, 1928).

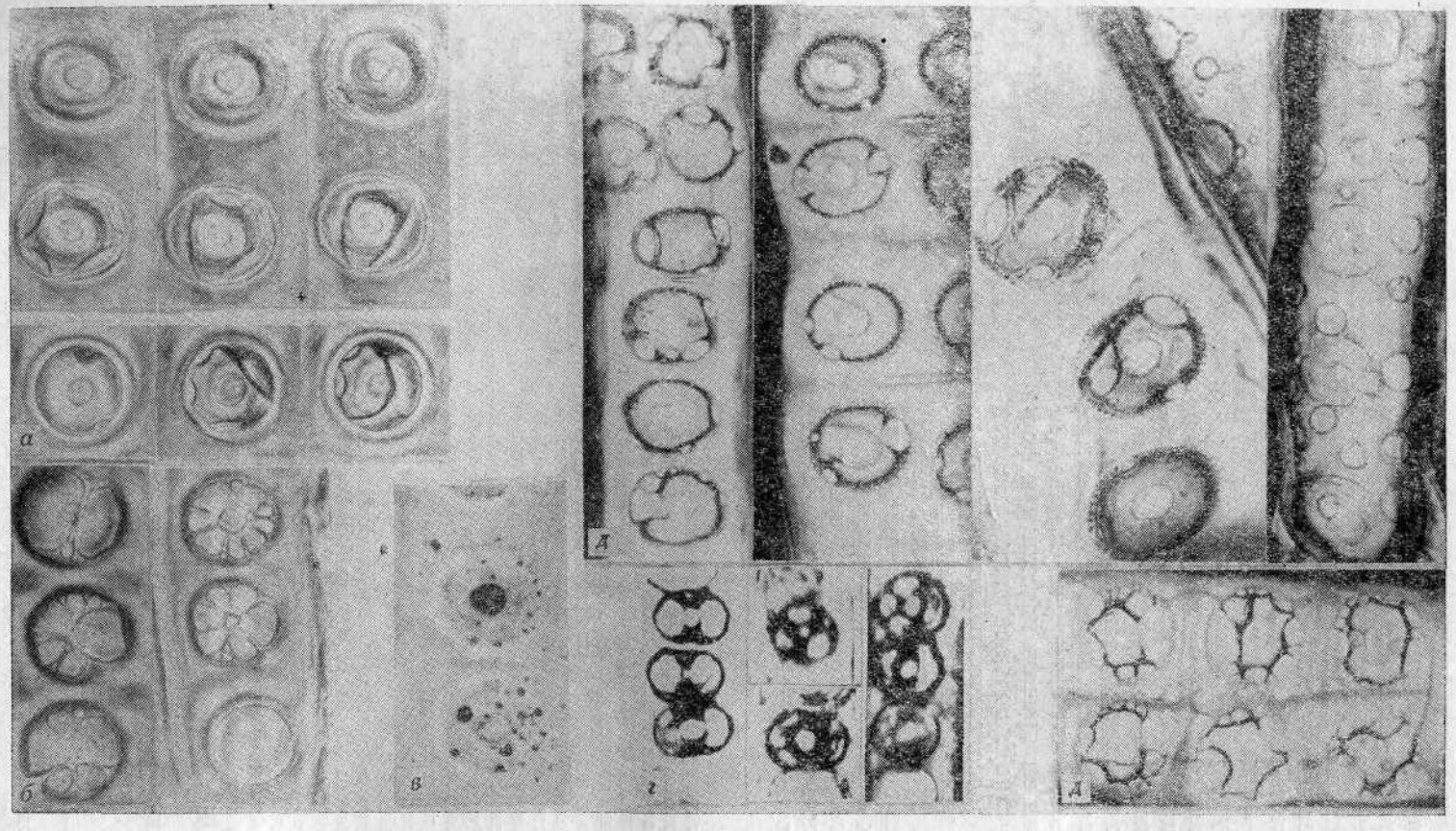

Рис. 4. Развитие и строение украшений у хвойных:
а — последовательные этапы набухания гумми в предварительно нагретой древесине *Pinus silvestris* L.; б — внешний вид украшений *P. silvestris; в* — капли фосфатидов в полостях трахеиды и камер окаймленных пор *P. silvestris; г* — украшенные поры *Circoporoxylon voburnense* (Stopes) Kräusel; *д* — украшенные поры и кольца из гумми у *Taxodioxylon gypsaceum* (Göppert) Kräusel

Образование и природа украшений у *Plnus silvestris* L.

Контролируя однажды под микроскопом качество срезов через древесину *Pinus silvestris*[7], я столкнулся с весьма интересным явлением набухания какого-то вещества, локализованного на стенках трахеи, в клетках лучей и в камерах окаймленных пор. При добавлении воды к сухим срезам на стенках некоторых трахеид возникают многочисленные мелкие капельки преломляющего свет вещества. Эти капельки быстро растут и, сливаясь, образуют сплошной покров на стенке трахеиды. Дальнейшее набухание приводит к тому, что вся полость трахеиды заполняется лиофильным коллоидом[8], который при достаточно большом количестве воды в окружающей среде переходит в раствор и вымывается из трахеиды. Весь этот процесс протекает довольно быстро (около минуты) и представляет большие трудности для микрофотографирования, поэтому отдельные стадии его изображены схематично на рис. 5.

В полости окаймленных пор отложения гидрофильного вещества при внимательном рассмотрении можно обнаружить по краю камеры в виде узкой светло-желтой, почти неотличимой по цвету от остальной массы древесины каймы (см. рис. *\7, 1)*. Набухание этой каймы при добавлении воды протекает несколько иначе, чем гидрофильного вещества в полости трахеид, к тому же ему предшествует набухание гидрофильного вещества, находящегося на своде камеры. Последнее, так же как и на стенках трахеид, набухает очень быстро и быстро же растворяется и вымывается из камеры, кайма же набухает медленнее. Набухание каймы можно еще более замедлить, если срез поместить в смесь глицерина с водой (2 :1); в таком случае отдельные этапы процесса набухания можно сфотографировать (рис. 6). Гидратация менее лиофильного вещества происходит следующим образом. В желтоватой кайме по краю камеры поры появляются мелкие светлые пузырьки, отделенные более темными границами в виде столбиков. Эти пузырьки быстро растут, вытягиваясь часто по радиусам поры, одновременно появляются новые светлые пузырьки, и в конце концов возникает сеть из более темных нитей, разделенных светлыми промежутками (рис. 7, *2—6)*. Отдельные нити могут разрываться и сливаться между собой, и облик поры в конечном счете будет зависеть от степени этих процессов, что, в свою очередь, связано с характером растворителя и наличия в нем различных примесей (рис. 4,*б*; 7, 7—*12)*. Нередко окаймленная пора приобретает вид колеса со спицами (4*б*).

Наблюдения за ходом образования украшений в порах *P. silvestris* позволяют предположить, что по краю камеры поры находятся молекулы органического высокополимерного вещества. Вода гидратирует эти молекулы по месту гидрофильных групп, происходит раздвижение молекул, что выражается в набухании всей массы полимера. Набухание это не кончается растворением, поскольку высокополимер и растворитель смешиваются ограниченно. Темные нити, по-видимому, представляют собой менее гидрофильные участки полимера, ориентация которых, возможно, связана с ориентацией микрофибрилл, поддерживающий торус[9]. Светлые пузырьки, по всей вероятности, представляют собой раствор

[7] Точное происхождение этого образца не известно, так как кусок древесины был отпилен от доски упаковочного ящика.

[8] Строго говоря, рассматриваемая лиофильная система не является коллоидной, но представляет собой раствор высокополимера (Воюцкий, 1964).

[9] Торус у хвойных очень часто подвешен на системе радиальных нитей, но в той же самой трахеиде могут встречаться поры с иной текстурой замыкающей мембраны (Bailey, 1957, 1958).

более гидрофильной части полимера. Само образование этих пузырьков можно, кажется, объяснить по аналогии с явлением отхождения слоев крахмального зерна друг от друга при набухании (Badenhuizen, 1959, 1965), когда объем лиофильной системы возрастает быстрее поверхности.

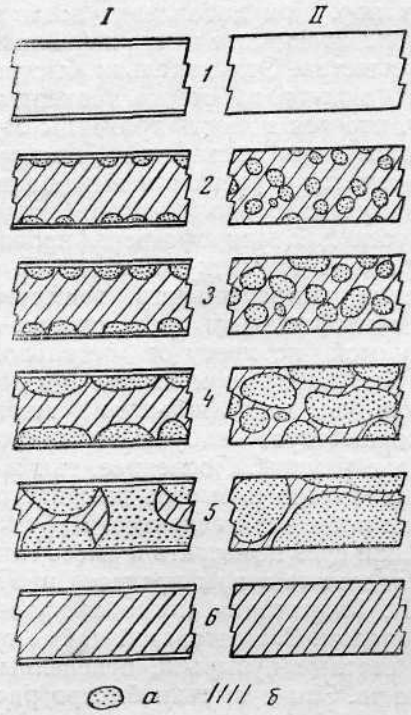

Рис. 5. Последовательные этапы набухания гумми в полости трахеид *Pinus silvestris* L. (схема):
I — клетка в оптическом разрезе; *II* — клетка в плане; *1* — клетка до добавления воды; *2—5* — последовательные стадии набухания; *6* — клетка после вымывания раствора гумми из ее полости водой; *а* — гумми; *б* — вода

Интересно, что в лучевых трахеидах высокополимер по своему отношению к воде близок к веществу каймы в камерах пор: при добавлении воды к срезу лучевые трахеиды заполняются как бы густой пеной. В паренхимных же клетках луча высокополимер набухает быстро и быстро же переходит в раствор; т. е. картина набухания в паренхимных клетках и в полости продольных трахеид сходна.

Чтобы выяснить природу гидрофильного высокополимерного вещества, находящегося на стенках элементов древесины и в камерах пор, срезы древесины подвергались различным воздействиям и обрабатывались красителями. Основное внимание при этом уделялось поведению полимера в камерах окаймленных пор.

Прежде всего следует отметить, что высокополимер в порах окрашивается в соответствующий цвет основными красителями (везувин, генциановый фиолетовый, метиленовый синий, метиловый фиолетовый, нильский синий, сафранин, фуксин), правда облик украшений в растворе красителя быстро меняется и вместо системы нитей, наблюдаемых в чистой воде или в воде с примесью глицерина, мы видим широкую, часто прерывистую полосу или каплевидные выросты по краю камеры (рис. *7, 10—12)*. Высокополимер окрашивается также гематоксилином Делафильда и родамином. Добавление в воду рутениевого красного вызывает лишь частичное окрашивание некоторых фигур и то спустя несколько часов. Это говорит о том, что в исследуемом веществе присутствуют, но в очень небольшом количестве, остатки уроновых кислот, специфическим красителем для которых (а не для пектинов, как обычно считают) и является рутениевый красный (Kerr, Bailey, 1934; Preston, 1952; Roelofsen, 1959). Незначительным количеством уроновых кислот исследуемый нами полимер отличается от многих обычных, широко известных растительных гумми.

Высокополимер не дает положительных реакций на одревеснение с флороглюцином и соляной кислотой [10], на дубильные вещества и на белки. При переносе срезов из воды в 50%-ный этиловый спирт осадка не образуется, что говорит об отсутствии пектиновых веществ (Miller, 1957; Хенглейн, 1960), но при этом происходит обратимая дегидратация набухшего полимера. Одновременно хорошо видно, что система радиальных нитей не является постоянно фиксированной системой. Обратимая дегидратация происходит и при замене воды раствором сахара или раствором такого электролита, как хлористый калий; это указывает на присутствие в изучаемом полимере полярных

[10] Некоторые гумми дают положительную реакцию, что можно объяснить наличием в них уроновых кислот (Trevor, 1963) или, возможно, тем, что такие гумми произошли из крахмала, зерна которого пропитаны лигнином. Подобный крахмал известен у некоторых деревьев (Campbell a. oth., 1951).

групп. Вероятно, полимер, так же как гуммиарабик или агар-агар, относится к полиэлектролитам,.

После кипячения срезов в 0,5%-ном растворе оксалата аммония в камере поры вместо системы нитей и пузырьков появляются мелкие капельки, которые не окрашиваются рутениевым красным, не поглощают судан III и судан IV, но быстро адсор-

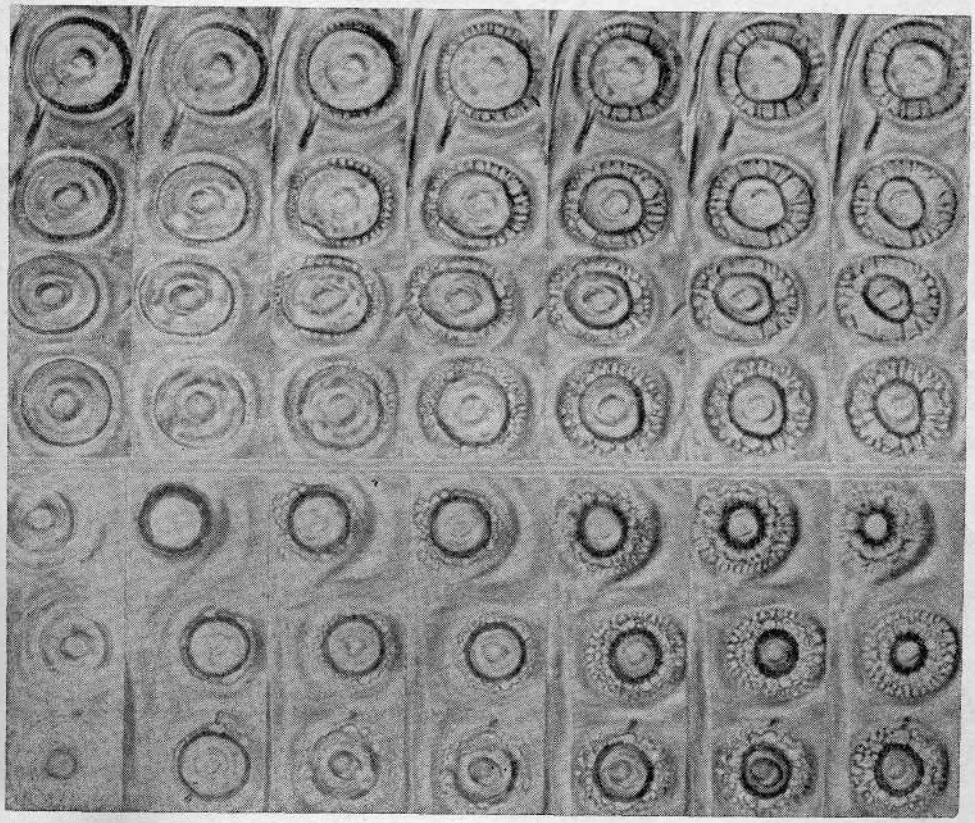

Рис. 6. Последовательные (слева направо) этапы набухания гумми в камерах окаймленных пор *Pinus silvestris* L.

бируют судан черный *B* (рис. 4, е). Поэтому можно полагать, что эти капли сложены фосфатидами (Gomori, 1952; Пирс, 1962; Jensen, 1962). Капельки хорошо также поглощают йод; они растворяются в абсолютном этиловом спирте, эфире, хлороформе. В камерах некоторых пор помимо мелких капелек, поглощающих судан черный *B,* находится также более крупная капля простых липидов, о чем можно судить по ее положительной окраске Суданом III или Суданом IV. После кипячения срезов в дистиллированной воде по краю камеры окаймленных пор возникают фигуры, напоминающие фигуры на рис. 7, *10.* Эти каплевидные, обычно ячеистые выступы также, судя по отношению к красителям, состоят из фосфатидов; капли простых липидов имеются лишь в некоторых порах. Очень мелкие капли фосфатидов и в незначительном числе отмечены после кипячения срезов в воде или в растворе аммония и в полости продольных трахеид. В лучевых же трахеидах наряду с каплями фосфатидов есть также крупные капли простых липидов. Нагревание срезов с набухшим полимером в 5%-ном растворе едкой щелочи приводит к полному удалению полимера из клеточных элементов, вероятно, вследствие его деградации и растворения. После обработки сухих срезов абсолютным этиловым или бутиловым спиртом набухание полимера в воде идет совершенно по-иному. В камерах окаймленных пор вместо системы из темных нитей и светлых пузырьков появляются капельки преломляющего свет вещества; эти капли очень быстро растут, сливаются друг с другом и, затем, граница между каплями и растворителем стирается — полимер переходит в раствор. В полости продольных трахеид картина набухания полимера такая же, как в древесине, необработанной предварительно спиртом,

но процесс набухания идет намного быстрее. Иными словами, гидрофильность полимера на стенках трахеид резко возрастает, что же касается камеры окаймленных пор, то там вместо полимера, ограниченно смешивающегося с водой, мы имеем теперь полимер, растворяющийся в воде. После обработки древесины спиртом изменяется и химический состав полимера: он по-прежнему окрашивается основными красителями (и даже быстрее), но следов простых липидов или фосфатидов в нем обнаружить не удается.

После нагревания сухих срезов над пламенем спиртовки до светло-бурого цвета отношение высокополимера к воде также несколько меняется. Кайма по краю камеры поры при добавлении воды набухает очень медленно, при этом возникают каплевидные выросты, которые постепенно растут и, наконец, сливаются друг с другом (рис. 4,а). Эти выросты окрашиваются Суданом черным *В* и не окрашиваются метиловым фиолетовым и рутениевым красным; они растворяются в абсолютном этиловом спирте, хлороформе.

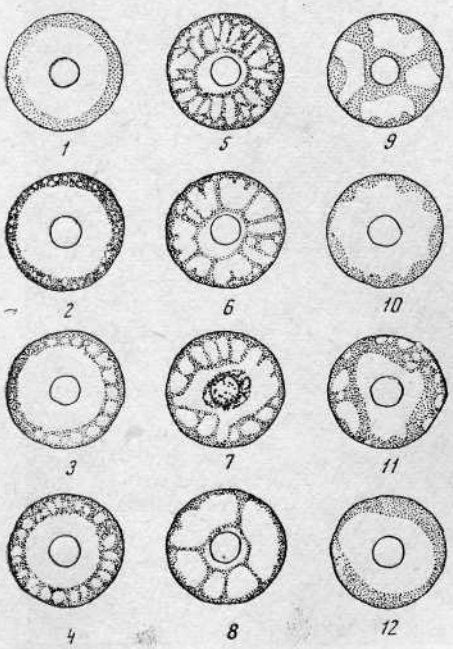

Рис. 7. Последовательные этапы набухания гумми и облик украшений в камерах окаймленных пор *Pinus silvestris* L. (схема):
1 — пора до добавления воды; *2—6* — последовательные стадии набухания; *7—8* — поры в воде; *9*—в водном растворе глицерина; *10*—в водном растворе генцианового фиолетового; *11* — в водном растворе нильского синего; *12* — в водном растворе сафранина

Исходя из перечисленных данных можно заключить, что высокополимер представляет собой непрочный комплекс, разрушающийся при повышении температуры и воздействии некоторых веществ. Комплекс состоит из двух отличных по физико-химическим свойствам компонентов — углеводного и липоидного, — которые смешаны между собой в разных пропорциях в различных элементах древесины. Углеводный компонент гидролизуется при кипячении в воде и деградирует и растворяется в слабых растворах щелочей. При нагревании сухих (но не абсолютно сухих срезов) происходит, вероятно, частичная деполимеризация и агрегация этого компонента подобно тому, что случается при нагревании водных растворов камедей (Роговин, Шорыгина, 1953; Whistler, Smart, 1953). Липоидный компонент комплекса также обладает гидрофильными свойствами, поскольку в его состав входят фосфатиды, которым присущи такие свойства (Демьянов, Феофилактов, 1933; Фрей-Висслинг, 1950; Wittcoff, 1951). Каков механизм связи липоидного и углеводного компонентов сказать трудно, так как для этого нужны более тонкие исследования.

Не следует думать, что комплекс, состоящий из фосфатидов и углеводов и обнаруженный у *P. silvestris,* представляет собой что-то особенное. Подобные комплексы давно известны, но точная природа входящих в них компонентов еще не достаточно изучена (Wittcoff, 1951), да она, вероятно, будет различна у разных растений. Следует подчеркнуть, что в состав такого комплекса в качестве углеводного компонента может, по-видимому, входить и крахмал или его производные.

По своим физико-химическим свойствам фосфатидно-углеводный комплекс у *P. silvestris* напоминает такие общеизвестные растительные высокополимеры, как гумми (камедь) и слизь, и, хотя резких различий

между последними нет [11], лишь в силу причин главным образом исторического порядка я буду называть в дальнейшем исследуемый комплекс камедью (гумми). При этом подчеркну, что под камедью я понимаю гидрофильный растительный клей и только. Состав и свойства этого клея, в том числе и степень его гидрофильности, могут быть различными у разных растений и даже у одного и того же растения, но происхождение его, как показывает обзор литературы [12], во многих случаях сходно. Гумми, так же как и менее гидрофильное смолистое гумми (resin-gum) или почти гидрофобная камедистая смола (gum-resin), образуются из крахмала в ответ на физиологические нарушения, вызванные потерей воды тканью, что может быть связано с различными факторами [13].

Причины фиксации украшений в окаймленных порах

Я уже отмечал, что при добавлении концентрированного раствора электролита к срезам через древесину *Pinus silvestris* происходит обратимая дегидратация набухшей камеди в камерах окаймленных пор, вследствие чего украшения исчезают. Отсюда должно казаться, что украшения — структуры очень нежные, не способные сохраняться на сколь-либо длительный срок в древесине. Но это не так. Смочив срезы водой и оставив их затем на воздухе при комнатной температуре, я тем не менее смог обнаружить украшения в виде сеточки из нитей в уже сухой древесине спустя месяц. Причем структуры эти, кажется, претерпели какие-то физико-химические изменения. Они уже не растворялись (во всяком случае в течение 10 *мин)* в бутиловом спирте, не изменяли свою форму при добавлении воды или раствора электролита, но по-прежнему растворялись в абсолютном этиловом спирте. Как показали результаты окрашивания, нити сложены фосфатидами, с трудом адсорбирующими судан черный *В.* Можно предполагать, что за это время произошла частичная фиксация украшений и они приобрели более или менее константную форму.

Каковы же причины подобной фиксации? Можно думать, что одной из причин фиксации структур из камеди, в состав которой входят в виде радикалов фосфатидов ненасыщенные жирные кислоты, может быть окисление этих радикалов кислородом воздуха. Как известно, фосфатиды при этом теряют способность растворятся и буреют. К такому же результату приведет и воздействие на фосфатиды света, но в данном случае этот фактор можно, пожалуй, не учитывать. Теоретически нельзя отрицать возможность образования в таком случае кислотоустойчивой, жировой по происхождению | мембраны на поверхности украшений. Правда, у *Taxodioxylon gypsaceum* я такой мембраны обнаружить не смог. Нерастворимая в серной кислоте, но набухающая в щелочах мембрана, согласно Пью (Pew, 1949), покрывает не только стенки клеток, но и бурые отложения аморфных веществ в клетках лучей ядровой дре-

[11] Тщательное изучение камедей и слизей показывает, что резких отличий их между собой ни по физическим, ни по химическим свойствам нет (Mantell 1947; Bonner, 1950; Whistler, Smart, 1953; Miller, 1957; Hirst, Jones, 1958; Roelofsen, 1959; Smith, Montgomery, 1959), так что в некоторых руководствах такое деление теперь не проводится.

[12] Из-за недостатка объема статьи, этот обзор будет дан отдельно.

[13] Применение вместо гумми термина «раневое вещество» для обозначения продуктов превращения крахмала, возникающих при повреждении древесины, как это предлагает А. А. Яденко-Хмелевский (Яценко-Хмелевский, Конюшевская, 1936; Яценко-Хмелевский, 1954б), я считаю нецелесообразным, так как доводы, которые он приводит, неосновательны. Гумми, подобно смоле,— понятие довольно широкое; для гумми отнюдь не характерен строго определенный химический состав, а возникает оно в первую очередь из запасных пластических веществ, главным образом крахмала.

весины хвойных. Эта мембрана отсутствует в свежей или быстро высушенной на воздухе заболонной древесине. Но при медленной сушке заболони в клетках лучей образуется фрагментарная мембрана. Судя по всему, мембрана возникает вследствие окисления и полимеризации непредельных жирных кислот. Так, например, Уордроп и Дэвис (Wardrop, Davies, 1958) обнаружили в свежей заболонной древесине *Pinus muricata* D. Don. и *P. radiata* D. Don. жировой материал, выстилающий полость трахеид и окаймленных пор. После сушки древесины при 102° в течение 72 *час* этот материал уже не экстрагировался спиртом и эфиром. С окислением и полимеризацией непредельных кислот, видимо, связан и факт постепенного уменьшения количества экстрагируемых органическими растворителями жирных кислот при переходе заболонной древесины в ядровую (J. Harris, 1954) или при сушке древесины при повышенной температуре (105°) (Хегглунд, 1933).

Другая возможная причина фиксации украшений — образование эфирной связи между полисахаридной основой гумми и различными органическими кислотами, содержащимися в древесине. Возникающие при этом эфиры будут обладать различными по отношению к каким-либо растворителям или реактивам свойствами, которые зависят от величин полисахаридного и кислотного остатков. Отчасти об этих свойствах можно судить по описанным в литературе особенностям эфиров более высокомолекулярных, чем входящих в состав гумми, полисахаридов. Например, эфиры крахмала, типа триацетатов, трибутиратов, трипальмитатов, нерастворимы в воде и в различных органических растворителях (Gault, 1923; Whistler,, 1945; Wolf a. oth., 1951), а эфиры клетчатки с ненасыщенными жирными кислотами дают после окисления крайне прочные антикоррозийные пленки (Malm, Forgyce, 1934; Forgyce, Hiatt, 1939; Forgyce, 1945).

Из двух возможных путей фиксации украшений наиболее вероятным мне представляется первый, поскольку для его осуществления не требуется наличия каких-либо жестких химических условий или присутствия ферментов.

Возможность образования украшенных пор у представителей Coniferales s. lat. и значение этого явления в ксилотомии

Поскольку у всех хвойных в качестве запасного вещества имеется крахмал, при определенных условиях способный к превращению в камедь, то теоретически наличие украшенных пор, типа описанных выше, можно ожидать у всех родов Coniferales s. lat., а не только у *Agathis, Filzroya, Phyllocladus, Pinus.* Беглый просмотр препаратов, бывших в моем распоряжении, подтвердил это. Украшенные поры были найдены у *Abies sibirica* Ldb. (древесина корня) и *Metasequoia glyptostroboides* Hu et Cheng (стволовая древесина), а также у ископаемой древесины *Xenoxylon latiporosum* (Cramer) Gothan.

Был также заложен специально следующий опыт. Свежесрубленная древесина ногоплодника, в которой никаких следов украшенных пор не было найдено, но которая в изобилии содержала зерна крахмала, была помещена в условия, препятствующие быстрому высыханию образца. Через некоторое время крахмал превратился в камедь, которая проникла из клеток паренхимы в полость трахеид. Помещая затем срезы древесины в воду, можно было иногда наблюдать образование украшений в порах подобно тому, что описано для *Pinus silvestris.*

Вероятно, у всех Coniferales s. lat. не исключена возможность образования украшенных пор. Но эти поры можно встретить лишь в тех

образцах древесины, в которых, благодаря особым условиям, крахмал превратился в камедь, а последняя проникла в камеру окаймленных пор, где, опять-таки случайно, она могла набухнуть и дать начало украшениям. Этой спорадичностью, зависимостью от окружающих условий украшенные поры хвойных существенно отличаются, не говоря о происхождении, от украшенных пор Angiospermae, которые встречаются во всех образцах всех деревьев данного вида. Поэтому украшенные поры хвойных, изображенные на рис. 2—4, лучше называть ложными украшенными порами (false vestured pits). Ясно, что структуры эти не следует использовать в диагностических целях при определении современных и ископаемых древесин.

Истинными или просто украшенными порами (vestured pits) у хвойных следует называть такие поры, камера которых покрыта инкрустациями, возникшими еще в онтогенезе трахеиды (см. стр. 65). Такие поры действительно имеют таксономическое значение, но использование их в диагностических целях затруднено из-за малой величины инкрустаций и сравнительно большого показателя преломления слагающего их вещества.

Возможность образования ложных украшений в древесине хвойных следует учитывать при интерпретации различных особенностей в строении окаймленных пор. Например, Райт (Wright, 1928) описала полосовидный торус (типа торуса *Dacrydium franclinii* Hook. f.) у *Ginkgo biloba* L. В природе известны такие случаи, когда фибриллы замыкающей мембраны образуют полосы, на которых висит торус (у *Tsuga heterophylla* Sarg. — см. Krahmer, Cote, 1963; Liese, 1964). Согласно Бейли (Bailey, 1957) полосы и у *Tsuga* и у *D. franclinii* — результат неполного удаления полиуронидов из замыкающей мембраны (см. также Buvat, 1954). Но такова ли природа полос у *G. biloba?* Не имеем ли мы дело с отложениями гумми? Во всяком случае ни один из авторов, изучавших древесину гинкго после Райт даже с помощью электронного микроскопа, таких полос не отмечал. Следовало бы уточнить вопрос и о строении торуса у самого *Dacrydium franclinii.* Бейли (Bailey, 1916) и Филлипс (Phillips, 1948) говорят о полосовидном торусе у этого вида, но Грегушш (Greguss, 1955) пишет лишь о мелких точках, расположенных по радиусу в пределах окаймления поры. Не исключено, что именно от отложений гумми зависит зазубренный или выемчатый контур некоторых пор у *Sequoia sempervirens* (D. Don) Endl. (Bailey, Faull, 1934).

Загадочные фибриллы в лестничных трахеидах ископаемых Lycopodophyta, на мой взгляд, представляют собой отложения камеди, а не являются частью первичной (Barghoorn, Scott, 1958), вторичной (Arnold, 1940; Pannell, 1942; Wesley, Kuyper, 1951; Fry, 1954) или третичной (Calder, 1933) оболочки. Подробнее этот вопрос будет изложен мной в другом месте.

Помнить о возможном наличии камеди следует и при электронно-микроскопических исследованиях древесины, выбирая соответствующую обработку образцов (ср., например, противоречивые данные о наличии украшенных пор у *Eucalyptus regnans* F. Muell.—Cronshaw, 1960; Côte, Day, 1962).

И, наконец, наличие камеди в трахеидах, особенно в камерах окаймленных пор, следует учитывать при работах по импрегнации древесины хвойных. Данные о том, что отверстия в замыкающей мембране забиты смолой, нарушающей проницаемость древесины (Hunt,, Garratt, 1953), необходимо проверять с помощью гистохимических методов. Оттого, является ли эта «смола» гидрофобным или гидрофильным веществом, за-

висит и дальнейшая предварительная обработка древесины перед окончательной пропиткой ее различными импрегнирующими агентами.

Пользуюсь случаем выразить благодарность за предоставление образцов древесины экзотических хвойных проф. П. Грегушшу (Сегед, Венгрия), за предоставление микрофотографий шлифов *Circoporoxylon voburnetise* В. Д. Нащокину (Красноярск), за консультацию по коллоидной химии проф. В. А. Пчелину (Москва).

ЛИТЕРАТУРА

Воюцкий С. С. 1964. Курс коллоидной химии. М., «Химия».

Демьянов Н. Я., Феофилактов В. В. 1933. Химия растительных веществ.. М.—Л., Снабтехиздат.

Кислюк И. М. 1959. Заметки по анатомии древесины араукариевых. «Бот. журн.», т. 44, № 11.

Москалева В. Е. 1962. Строение клеточной стенки древесины. «Тр. Ин-та леса и древесины СО АН СССР», т. 51. М.—Л., Изд-во АН СССР.

Нащекин В. Д. (правильно Нащокин.— *В. Ф.).* 1962. Ископаемые древесины из меловых отложений. Класс Gymnospermae. Пор. Coniferales. «Тр. Сибирск. н.-и. ин-та геол., геоф. и минер. сырья», вып. 22. Л.

Нащокин В. Д. 1965. Ископаемые древесины из меловых, третичных и четвертичных отложений приенисейских районов Средней Сибири. Автореф. канд. дисс Красноярск.

Пирс Э. 1962. Гистохимия. М., ИЛ.

Роговин З. А., Шорыгина К. В. 1953. Химия целлюлозы и ее спутников. М.—Л.,. Госхимиздат.

Фрей-Висслинг А. 1950. Субмикроскопическое строение протоплазмы и ее производных. М., ИЛ.

Хегглунд Э. 1933. Химия древесины. М., Гослестехиздат.

Хенглейн Ф. 1960. Пектины. В кн.: «Биохим. методы анализа растений». М., ИЛ.

Шилкина И. А. 1967. Ископаемые древесины Земли Франца-Иосифа. «Тр. Бот. ин-та АН СССР», сер. VIII (Палеоботаника), вып. VI. Л., «Наука».

Яценко-Хмелевский А. А. 1954а. Древесины Кавказа, т. I. Ереван.

Яценко-Хмелевский А. А. 1954б. Основы и методы анатомического исследования древесины. М.—Л., Изд-во АН СССР.

Яценко-Хмелевский А. А., Конюшевская Е. Л. 1936. Превращение крахмала в древесине срубленных буковых деревьев. «Сб. трудов Тбилисск. лесотехн. ин-та», вып. 2.

Arnold C. 1940. *Lepidodendron Johnsonii,* sp. nov., from the Lower Pennsylvanian of central Colorado. «Contrib. Museum Paleontol. Univ. Michigan», vol. 6, No. 2.

Badenhuizen N. P. 1959. Chemistry and biology of the starch granule. In: «Protoplasmatologia», II. Cytoplasma, B. Chemie, 2. Spezielle Cytochemie, b) Organische Verbindungen, 6) Chemistry and biology. Wien.

Badenhuizen N. P. 1965. Occurence and development of starch in plants. In: «Starch: chemistry and technology. Vol. I. Fundamental aspects». N. Y.—London.

Bailey I. W. 1916. The structure of the bordered pits of conifers and its bearing upon tension hypotesis of the ascent of sap in plants. «Bot. Gaz.», vol. 62, No. 2.

Bailey I. W. 1932. Preliminary notes on cribriform and vestured pits. «Trop. Woods.», vol. 31, No. 46.

Bailey I. W. 1933. The cambium and its derivative tissues. No. VIII. Structure, distribution, and diagnostic significance of vestured pits in dicotyledons. «J. Arnold Arbor.», vol. 14, No. 3.

Bailey I. W. 1957. Die Struktur der Tüpfelmembranen bei den Tracheiden der Koniferen. «Holz Roh- und Werkstoff», J. 15, H. 5.

Bailey I. W. 1958. The structure of tracheids in relation to the movement of liquids, suspensions and undissolved gases. In: «Physiology of forest trees». N. Y.

Bailey I. W., Faull A. F. 1934. The cambium and its derivative tissues. No. IX. Structural variability in the redwood, *Sequoia sempervirens,* and its significance in the identification of fossil woods. «J. Arnold Arbor», vol. 15, No. 3.

Barghoorn E. S., Scott R. A. 1958. Degradation of the plant cell wall and its relation to certain tracheary features of the Lepidodendrales. «Amer. J. Bot.», vol. 45, No. 3.

Bonner J. 1950. Plant biochemistry. N. Y.

Bucher H. 1957a. Die Struktur der Tertiarwand von Holzfasern. «Holzforschung», Bd. 11, H. 4.
Bucher H. 1957b. Die Tertïarwand von Holzfasern und ihre Erscheinungsformen bei Coniferen. «Holzforschung», Bd. 11, H. 1.
Bucher H. 1959. Der Aufschluss von Holz zu Zellstoff als topochemische Reaktion. «Chimia», J. 13, No. 12.
Buvat M. R. 1954. Observations sur la structure des ponctuations arêolées dans le xyléme secondaire de *Pinus silvestris L.* «Compt. Rend. Acad. Sci colon.», t. 239, n° 23.
Calder M. G. 1933. Notes on the Kidston collection of fossil plant slides. No. 1. The anatomy of the axis of *Lepidodendron Brownii* Unger sp., with special reference to the relationship between this stem and *Lepidostrobus Brownii* Unger sp. «Trans. Roy. Soc. Edinburgh», vol. 57, pt. 2.
Campbell W. G., Frahn J. L., Hirst E. L, Packman D. F., Percival E.G. 1951. Wood starches. Pt. I. «J. Chem. Soc», December.
Côte W. A., Jr., Day A. C. 1962. Vestured pits —fine structure and apparent relationship with warts. «Tappi», vol. 45, No. 12.
Cronshaw J. 1960. The fine structure of the pits of *Eucalyptus regnans* (F. Muell.) and their relation to the movement of liquids into wood. «Austral. J. Bot.», vol. 8, No. 1.
Cronshaw J. 1965. The formation of the wart structure in tracheids of *Pinus radiata.* «Protoplasma», Bd. 40, H. 2.
Cronshaw J., Davies G. W., Wardrop A. B. 1961. A note on the wart structure of conifer tracheids. «Holzforschung», Bd. 15, H. 3.
Davies G. W., Ingle H. D. 1966. Wall thickening in *Callitris glauca* R. Br. «Nature», vol. 209, No. 5025.
Eicke R. 1958a. Beitrag zur Kenntnis der submikroskopischen Struktur der Araucariaceenhölzer. «Ber. Dtsch. bot. Ges.», Bd. 71.
Eicke R. 1958b. Die Bedeutung der Feinstruktur der Hoftflpfel für die Phylogenie der Gymnospermen. «Z. Bot.», Bd. 46, H. 1.
Forgyce C. R. 1945. Cellulose esters of organic acids. «Advances Carbohydr. Chem.», vol. 1. N. Y.
Forgyce C. R., Hiatt G. D. 1939. Mixed esters of cellulose containing unsaturated acid radicals. «U. S. Patent Office», vol. 505, No. 4.
Frey-Wyssling A. 1959. Die pflanzliche Zellwande. Berlin.
Fry W. L. 1954. A study of the Carboniferous lycopods, *Paurodendron,* gen. nov. «Amer. J. Bot.», vol. 41, No. 5.
Gault M. H. 1923. Les ethers-sels solubles de l'amidon et des acides gras supérieurs. «Compt. Rend. Acad. Sci. colon», t. 177, n°14.
Gomori G. 1952. Microscopic histochemistry. Chicago.
Gothan W. 1905. Zur Anatomie lebender und fossiler Gymnospermen-Hölzer. «Abhandl. Köngl. Preuss. Geol. Landesanstalt», H. 44.
Greguss P. 1948. Identification of the most important genii of firs based on xylotomy. «Acta bot.», Szeged, t. 3, f. 1—6.
Greguss P. 1949. Xylotomic investigation of some uncommon tropical coniferous genera. «Acta bot.», Szeged, t. 4, f. 1—6.
Greguss P. 1950. Xylotomischer Bestimmungsschlüssel der heute lebenden Koniferengattungen. «Acta biol. Acad. scient. hung.», t. 1, f. 1—4.
Greguss P. 1951. Xylotomischer Bestimmungsschlussel der Gattungen und Arten der Podocarpaceae. «Acta biol. Acad. scient. hung.», t. 3, f. 1.
Greguss P. 1952. Der Xylotomie der Araukariaceen. «Acta biol. Acad. scient. hung.», t. 3, f. 4.
Greguss P. 1955. Identification of living Gymnosperms on the basis of xylotomy. Budapest. Dasselbe in deutscher Sprache (1955): Xylotomische Bestimmung der heute lebenden Gymnospermen. Budapest.
Harris G. C 1952. Wood resins. In: «Wood chemistry», vol. 1. N. Y.
Harris J. M. 1954. Heartwood formation in *Pinus radiata* (D. Don.). «New Phytologist», vol. 53, No.. 3.
Hirst E. L, Jones I. K. N. 1958. The gums and mucilages of plants. In: «Handbuch der Pflanzenphysiologie», Bd. 6, Berlin u. a.
Hunt G. M., Garrall G. A. 1953. Wood preservation. N. Y. a. oth.
Jane F. W. 1956. The structure of wood. London.
Jensen W. A. 1962. Botanical histochemistry. Principles and practice. San Francisco—London.
Kishima T. 1961. Review on the anatomical interpretation of liquid penetration into wood. «Bull. Kyoto Univ. Forests», No. 33 (Japanese; res. engl.).
Kerr T., Bailey I. W. 1934. The cambium and its derivative tissues. No. X. Structure, optical properties and chemical composition of the so-called middle lamella. «J. Arnold Arbor.», vol. 15, No. 4.

Krahmer R. L., Côte W. A., Jr. 1963. Changes in coniferous wood cells associated with heartwood formation. «Tappi», vol. 46, No. 1.
Liese W. 1963. Tertiary wall and warty layer in wood cells. «J. Polymer. Sci», pt. C, No. 2.
Liese W. 1964. Uber die Struktur der Hoftiipfel bei den Gymnospermen. In: Proc. 3-rd Europ. Conf. Electron microscopy. «Electron microscopy 1964. Vol. B.» Prague.
Liese W. 1965. The warty layer. In: «Cellular ultrastructure of woody plants». N. Y.
Liese W., Ledbetter M. C. 1963. Occurence of a warty layer in vascular cells of plants. «Nature», vol. 197, No. 4863.
Liese W., Johann I. 1954. Experimented Untersuchungen fiber die Feinstruktur der Hoftiipfel bei den Koniferen. «Naturwissenschaften», Bd. 41.
Mader H. 1958. Cutin. In: «Handbuch der Pflanzenphysiologie», Bd. X. Berlin, u. a.
Malm C. J., Forgyce C. R. 1934. Process for manufacturing plastic compositions. «U. S. Patent Office», vol. 446, No. 2.
Mantell C. L. 1947. The water-soluble gums. N. Y.
Mathiesen F. J. 1957. *Brachyoxylon Rotnaensis* n. sp. Et fossilt Ved fra Bornholms Lias. «Medd. Dansk Geol. Forening», Bd. 13, H. 5.
Meier H. 1955. Uber den Zellwandabbau durch Holzvermorschungspilze und die submikroskopische Struktur von Fichtentracheiden und Birkenholzfasern. «Holz als Roh- und Werkstoff», J. 13, H. 9.
Meier H. 1957. Discussion on the cell wall organization of tracheids and fibres. «Holzforschung», Bd. 11, H. 2.
Miller E. V. 1957. The chemistry of plants. N. Y.—London.
Multilingual glossary of terms used in wood anatomy. 1964. «Mitt. Schweiz. Anstalt forstl. Versuchswesen», Bd. 40, H. 1.
Mutton D. B. 1962. Wood resin. In: «Wood extractives and their significance to the pulp and paper industries», N. Y.—London.
Pannell E. 1942. Contributions to our knowledge of American Carboniferous floras. IV. A new species of *Lepidodendron*. «Ann. Mo. Bot. Gard.», vol. 29, No. 4.
Pew J. C. 1949. Membranous substances in common heartwoods. «J. Forestry», vol. 47, No. 3.
Phillips E. W. I. 1948 (1949). Identification of softwoods by their microscopic structure. «Bull. Forest Products Res. Dep. Sci. Ind. Res.», No. 22.
Pool D. J. W. 1929. On the anatomy of the Araucarian wood. «Rec. Trav. Bot. Néerl.», vol. 25.
Preston R. D. 1952. The molecular architecture of plant cell walls. London.
Priestly J. H. 1943. The cuticle in Angiosperms. «Bot. Rev.», vol. 9, No. 9.
Record S. J. 1934. Identification of the timbers of temperate North America. N. Y.
Roelofsen P. A. 1959. The plant cell-wall. In: «Handbuch der Pflanzenanatomie», Bd. 3, T. 4. Berlin.
Schmid R, 1965. The fine structure of pits in hardwoods. In: «Cellular ultrastructure of woody plants». N. Y.
Schmid R., Machado R. D. 1964. Zur Entstehung und Feinstruktur skulpturierter Hoftiipfel bei Leguminosen. «Planta», Bd. 60, Nr. 6.
Scott F. M., Lewis M. 1953. Pits, intercellular spaces, and internal «suberization» in the apical meristems of *Ricinus communis* and other plants. «Bot. Gaz.», vol. 114, No. 3.
Scott F. M., Schroeder M. R., Turrel F. M. 1948. Development, cell shape, suberization of internal surface, and abscission in the leaf of the Valencia orange, *Citrus sinensis*. «Bot. Gaz.», vol. 109, No. 4.
Serra C 1964. Presence d'un *Brachyoxylon rotnaensis* Mathiesen dans la flore mesozoique du Bas-Laos. In: «Compt. Rend. 88-e Congr. Natur. Soc. Savant. Clermont-Ferrag, 1963, Sec. Sci, t. 2». Paris.
Smith F., Montgomery R. 1959. The chemistry of plant gums and mucilages and some related polysaccharides. N. Y.
Thomson R. B. 1913. On the comparative anatomy and affinities of the Araucarineae. «Philos. Trans. Roy. Soc. London B», vol. 204, No. 303.
Trevor R. 1963. The organic constituents of higher plants. Their chemistry and interrelationships. N. Y.
Wardrop A. B. 1964. The structure and formation of the cell wall in xylem. In: «The formation of wood in forest trees». N. Y.—London.
Wardrop A. W., Dadswell H. E. 1957. Variations in the cell wall organization of tracheids and fibers. «Holzforschung», Bd. 11, H. 2.
Wardrop A. W., Davies G. W. 1958. Some anatomical factors relating to the penetration of water into xylem of Gymnosperm.. «Austral. J. Bot.», vol. 6, No. *2*.
Wardrop A. W., Davies G. W. 1962. Wart structure of Gymnosperm tracheids. «Nature», vol. 194, No. 4827.
Wardrop A. W., Harada H. 1965. The formation and structure of the cell wall in fibers and tracheids. «J. Exptl Bot», vol. 16, No. 47.

Wardrop A. W., Ingle H. D., Davies G. W. 1963. Nature of vestured pits in Angiosperms. «Nature», vol. 197, No. 4863.
Wardrop A. W., Liese W., Davies G. W. 1959. The nature of the wart structure in conifer tracheids. «Holzforschung», Bd. 13, H. 4.
Wesley A., Kuyper B. 1951. Electron-microscopic observations on the xylem elements of a fossil plant. «Nature», vol. 168, No. 4265.
Whistler R. L. 1945. Preparation and properties of starch esters. «Advances Carbohydr. Chem.», vol. 1. N. Y.
Whistler R. L., Smart C L. 1953. Polysaccharide chemistry. N. Y.
Wittcoff H. 1951. The phosphatides. «Amer. Chem. Soc. Monogr. Ser.», No. 112.
Wolff I. A., Olds D. W., Hilbert G. E. 1951. The acylation of corn starch, amylose and amylopectin. «J. Amer. Chem. Soc», vol. 73, No. 1.
Wolff-Berlin H. 1928. Die Natiirlichen Harze. «Monogr. Geb. Fett-Chemie», Bd. X. Stuttgart.
Wright J. G. 1928. The pit-closing membrane in the wood of the lower Gymnosperms. «Trans. Roy. Soc. Canada Sec. V», 3 Ser., vol. 22, pt. 1.

ABOUT VESTURED PITS OF CONIFERALES

V. R. Filin

Summary

A morphological and histochemical study of fossil and recent material has shown that the so-called vestured pits, of conifers are not true vestured pit's. Whereas the latter depend on incrustations on the cell wall and always appear in all samples of a 'given species in the final stages of the ontogenesis of water-conducting elements, the so-called vestured pits of conifers may occur sporadically in different samples of different species, being caused by the swelling of gum. The author considers gum as a hydrophylic product of the transformation of reserve plastic substances contained in the living elements of wood. This product may vary in chemical composition but a lipoid component seems to be essential for the formation and durable fixation of vestures in the bordered pores. The false vestures pits of conifers have no diagnostic value but the possibility of their occurence should be taken into acount in interpretations of peculiarities in the structure of bordered pores in fossil and recent forms, preparation of wood for electron microscopy, impregnation etc.