УДК 581.829:582.462:582.47

ТЯЖЕВЫЕ ТРАХЕИДЫ ГИНКГОВЫХ И ХВОЙНЫХ

В. Р. Филин

STRAND TRACHEIDS OF GINKGOALES AND CONIFERALES

V. R. Filin

При микроскопическом описании современных и ископаемых древесин и составлении ключей для их определения большое значение имеет правильная оценка признаков анатомического строения древесины. Успешное использование любого признака в целях диагностики зависит от того, насколько хорошо известны пределы его изменчивости и встречаемости у различных представителей какой-либо таксономической категории. Важное значение при этом имеет и правильная терминология, которая, в свою очередь, также зависит от степени изученности этого признака, более точное знание которого требует и более точного названия. В научных публикациях нежелательны как синонимия, так и, еще более, многозначность терминов. Актуальность приведенных положений хорошо подтверждается историей открытия и изучения тяжевых трахеид гинкговых и хвойных.

Под тяжевой трахеидой следует понимать структуру, входящую наряду с подобными же структурами или с паренхимными клетками в состав продольного тяжа элементов, возникшего из одной камбиальной инициали. Стенки таких трахеид несут окаймленные поры, что хорошо видно на поперечных (рис. 1, а) и продольных срезах (рис. 1, б).

Вероятно, первым, кто отметил эту структуру, был Накамура (Nakamura, 1882) [1], описавший трахеиды с поперечными пористыми перегородками у *Ginkgo biloba* L. Двумя годами позже Кни (Kny, 1884), разбирая строение древесины сосны, пишет о перенхимных трахеидах, которые располагаются близ вертикальных смоляных ходов и образуются при поперечном делении длинной материнской клетки. Хартиг (Hartig, 1901) описал и изобразил их в поврежденной древесине пихты. Наиболее полные для того времени сведения о тяжевых трахеидах мы находим у Пенхэллова (Penhallow, 1907). Обнаружив их рядом со смоляносной паренхимой у *Abies amabilis* и в непосредственной близости к смоляным вместилищам (травматическим и нормальным ходам и цистам) у *Sequoia sempervirens* Endl. и всех представителей Pinaceae, он признал эти трахеиды «особой модификацией паренхимных элементов» (стр. 115) [2] и предложил называть их паренхимными трахеидами, чтобы указать «на их сходство и отличие от древесинных

[1] Цит. по Грегушу (Greguss, 1955).

[2] Здесь и далее везде разрядка моя.— *В. Ф.*

трахеид, которые имеют совершенно иное происхождение, и от лучевых трахеид, которые имеют совершенно отличное местоположение» (там же). Пенхэллов полагал, что тяжевые трахеиды способствуют питанию клеток, выделяющих смолу, и указывал на то, что они чаще встречаются у растений с более высоким типом организации (например, Pinus), являясь, таким образом, закономерным исходом последовательной агрегации клеток смолоносной паренхимы. Точку зрения Пенхэллова, согласно которой тяжевые трахеиды следует

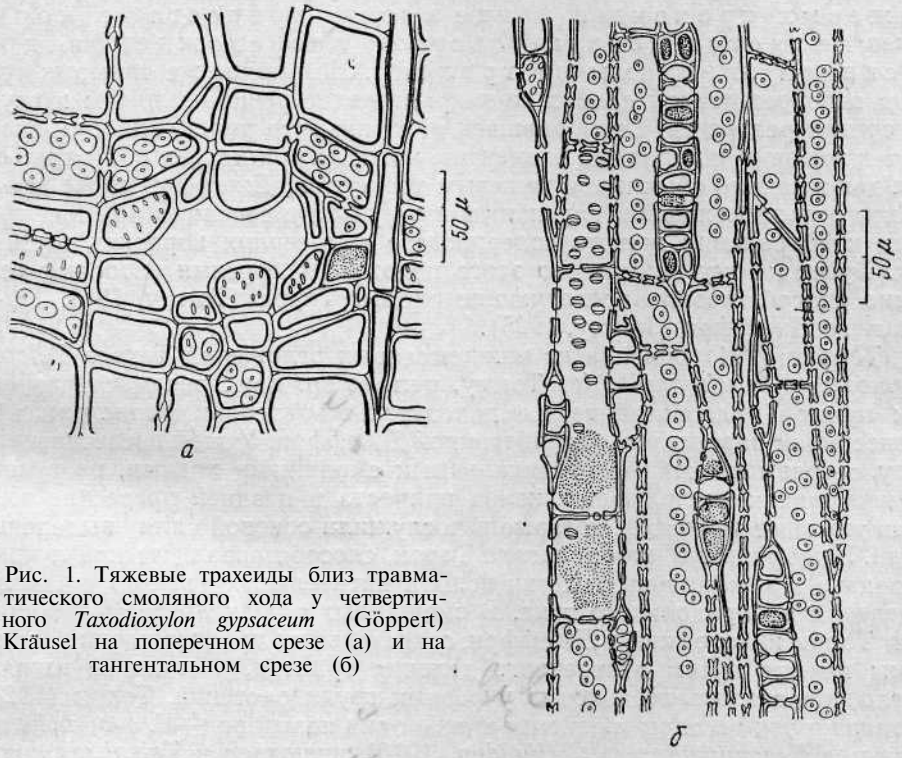

Рис. 1. Тяжевые трахеиды близ травматического смоляного хода у четвертичного *Taxodioxylon gypsaceum* (Göppert) Kräusel на поперечном срезе (а) и на тангентальном срезе (б)

считать переходной стадией от древесинной паренхимы к продольным трахеидам, принимает и Гофман (Hofmann, 1934) [3].

Совершенно противоположную оценку тяжевых трахеид мы находим у других авторов. Бейли (Bailey, 1909), отметив на внешней стороне колец прироста *Picea, Larix* и *Pseudotsuga* обычные трахеиды, трахеиды септированные, трахеиды частично септированные, а частично паренхиматозные, и тяжевую перенхиму, пришел к заключению, что данный морфологический ряд является иллюстрацией эволюционного процесса превращения трахеид в паренхиму. Текст работы и некоторые другие данные позволяют считать, что Бейли в действительности имел дело с тяжевыми трахеидами, хотя на микрофотографии им изображена скорее септированная трахеида. Холден (Holden, 1913) обнаружила тяжевые трахеиды у *Brachyoxylon* sp. из юрских отложений йоркшира. Наличие их

[3] Излагая данные Пенхэллова, Гофман допускает ошибку, когда тяжевые трахеиды вокруг смоляного хода у *Pinus reflexa* описывает как древесинную паренхиму; виной этому, вероятно, послужил индекс «р», которым Пенхэллов обозначил паренхимные (тяжевые) трахеиды.

в начале нескольких последующих колец прироста, не несущих никаких следов повреждения, позволило ей рассматривать тяжевые трахеиды как зарождающуюся (incipient) древесинную паренхиму. Следует отметить, что эта работа осталась неизвестной Джеффри (Jeffrey, 1917), когда он выдвинул свою теорию происхождения древесинной паренхимы. Рассматривая *Pinus, Picea* и *Pseudotsuga* как наиболее примитивные роды в семействе сосновых, а *Cedrus, Pseudolarix, Abies* и *Tsuga* как наиболее продвинутые и принимая корень за «хранилище» анцестральных признаков, Джеффри считал, что наличие тяжевых трахеид в конце слоев прироста в корне *Picea* является доказательством происхождения древесинной парехимы от трахеид. Появление же тяжевых трахеид в поврежденной древесине кедра, лжелиственницы, пихты и тсуги он считал реверсией. Оговорившись один раз, что паренхима возникает из тех же примордиальных элементов, которые при других обстоятельствах дают начало обычным и тяжевым трахеидам, Джеффри далее всюду пишет о происхождении паренхимы в результате септации поздних трахеид и сохранения живого содержимого в дочерних коротких элементах. Буквальному пониманию этого положения другими авторами особенно способствовали последующие работы Торри (Torrey, 1921, 1923) и самого Джеффри (Jeffrey, 1925).

Торри (1921) описала из нижнемеловых отложений Техаса *Telephragmoxylon brachyphylloides* Torrey, gen. et sp. nov., рассматривая его как прямое палеоботаническое доказательство теории происхождения древесинной паренхимы, разработанной Джеффри. У этой древесины, наряду с травматическими вертикальными смоляными ходами, на границе нескольких последующих колец прироста в поздней древесине имелись тяжевые трахеиды, которые и послужили основой для выделения рода. Эти трахеиды, как полагала Торри, способствовали весной лучшей передаче в камбиальные клетки воды и питательных веществ путем замедления их продольного тока. В смешанных тяжах древесины корней ели Торри видела, как и Джеффри, свидетельство происхождения паренхимы именно путем поперечного деления трахеид, что, на ее взгляд, могло происходить независимо у разных групп растений. Торри (1923) развивает эти взгляды и описывает еще один новый вид—*T. comanchense* Torrey, а *Brachyoxylon* sp. (Holden, 1913) включает в *Telephragmoxylon*. Отвечая на замечание Крейзеля (Kräusel, 1921), она пишет о том, что не согласна считать тяжевые трахеиды у этого рода травматической структурой, поскольку они присутствуют в кольцах прироста, не несущих следов повреждения. Наличие же таких трахеид в поврежденной древесине установленных ею новых видов *Podocarpoxylon texense* Torrey и *Sequoioxylon dakotense* Torrey она объясняет реверсией при повреждении. Учитывая работы Торри, Джеффри (1925) нарисовал схему происхождения древесинной паренхимы из трахеид. Процесс этот, по его мнению, начался в мезозое, и первым этапом его осуществления было образование тяжевых трахеид в поздней древесине, как у *Telephragmoxylon*. Схема эта сейчас принимается авторами известных руководств и теоретических статей (Boureau, 1956; Grambast, 1960).

Третья, наиболее правильная, на мой взгляд, точка зрения на тяжевые трахеиды была высказана в свое время Крейзелем (Kräusel, 1921). Он считал, что они возникают в результате отклонений в работе камбия под действием вредных стимулов, и не склонен был рассматривать тяжевые трахеиды современных хвойных как атавизм, полагая, что образование раневой древесины у них протекает так же, как и у третичных и мезозойских хвойных. Крейзель вы-

разил сомнение в родовом статусе *Tetephragmoxylon* Torrey и указал на его близость к *Brachyoxylon* Jeffrey. К сожалению, позже Kräusel (1949) отошел от своей точки зрения и, сведя первый род в синонимы второго, использовал в качестве единственного отличительного признака *B. brachyphylloides* (Torrey) Kraüsel наличие тяжевых трахеид в конце зон прироста. Правильность этого критерия не оспаривается другими палеоботаниками (Boureau, 1952; Veillet-Bartoszewska, 1954).

Как на отклонение в нормальной деятельности камбия смотрели на тяжевые трахеиды Томсон (Thomson, 1913), Томсон и Сифтон (Thomson a. Sifton, 1925), Беннен (Bannan, 1936), но о том, считать ли данное отклонение реверсией или нет, эти авторы не пишут, хотя первые два и рассматривают паренхиму как дериват трахеид, поскольку она образуется, на их взгляд, из потенциально трахеальных клеток камбия.

Особо следует отметить работу Бейли и Фолл (Bailey a. Faull, 1934), которые обнаружили у *Sequoia sempervirens* Endl. многочисленные тяжевые трахеиды в поздней древесине нескольких последующих колец прироста. Отсутствие травматических смоляных ходов производило впечатление, что эти трахеиды имеют нормальную природу, и их появление авторы объясняли влиянием каких-то периодически повторяющихся стимулов внешней среды. На основе этих и других данных Бейли и Фолл считали, что оба известных им вида *Telephragmoxylon* могут быть остатками *Sequoia* или близкого к ней рода. Таким образом, они придавали тяжевым трахеидам некоторое диагностическое значение.

Нужно упомянуть еще ряд зарубежных работ, которые, хотя и не содержат никакой оценки тяжевых трахеид, дополняют наши представления о встречаемости данной структуры. Эти трахеиды были описаны в раневой древесине третичных *Sequoia hondoensis* Yasui (Yasui, 1917), *Taxodioxylon sequoianutn* (Merckl. ampl. Schmalh.) Gothan (Takamatsu, 1929; Ogura, 1944), *T. ishikuraense* Takamatsu (Takamatsu, 1929), четвертичной субфоссильной *Cryptomeria japonica* D. Don. (Shimakura, 1936). Они повторно были отмечены у *Ginkgo biloba* L. (Greguss, 1955; Srivastava, 1963), причем последний автор подчеркнул их приуроченность к поздней древесине молодых стеблей гинкго. В целом можно заметить, что эта структура достаточно хорошо знакома зарубежным ученым, и указания на тяжевые трахеиды имеются в известных руководствах (кроме упоминавшихся, см. также Record, 1934; Record and Hess, 1943; Jane, 1956).

В отечественной литературе структура эта известна крайне слабо. А. А. Яценко-Хмелевский (1954б), разбирая статью Торри 1921 г., предлагает рассматривать тяжевые трахеиды как особый тип структурной специализации при условии, «если наблюдения Р. Торри были верны, а не явились лишь вольной интерпретацией наблюдаемой в микроскоп картины во славу теорий Джеффри». В том же году Яценко-Хмелевский описал тяжевые трахеиды у *Ginkgo biloba* L. и предложил называть их «паренхимоподобными трахеидами». Он считал, что появление этой «паренхимы с окаймленными порами» может быть связано с возникшей необходимостью в создании запаса пластических веществ... при отсутствии способности у камбия гинкго к отложению настоящей паренхимы» (Яценко-Хмелевский, 1954а, стр. 44) [4]. В 1958 г. у ископаемой древесины из третичных отложений Урала близ вертикальных травматических смоляных ходов были отмечены трахеиды

[4] У *Ginkgo biloba* L. есть и крахмалоносная, и кристаллоносная паренхима (см. Srivastava, 1963).

с «узелковыми поперечными стенками»[5] (Худайбердыев, 1958), что рассматривалось автором статьи как патология. Эта древесина сравнивается им с современными видами рода *Dacrydium* и описана как новый вид *Podocarpoxylon uralense* Chudajb. Просмотр типового материала, хранящегося в БИНе АН СССР, убедил меня в том, что это древесина таксодиевых с травматическими смоляными ходами[6] -и тяжевыми трахеидами (рис. 2). В данной работе я не ставлю перед собой задачу подробно разбирать взгляды Худайбердыева на классификацию ископаемых древесин и лишь отмечу, что отнесение данной древесины к форм-роду *Podocarpoxylon* Gothan произведено им без учета различий между орган- и форм-родами, и этот «новый» вид пока следует считать синонимом *Taxodioxylon gypsaceum* (Goppert) Krausel, 1949.

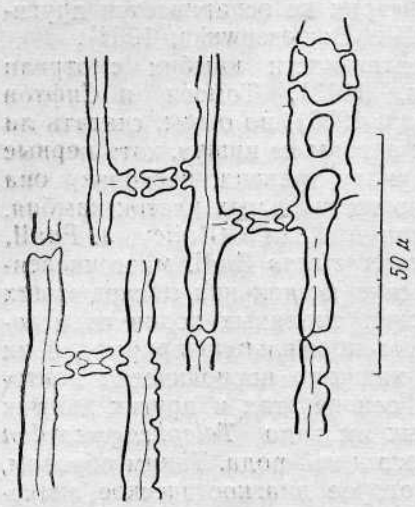

Рис. 2. Тяжевые трахеиды у *Taxodioxylon gypsaceum* (Göppert) Kräusel (syn. *Podocarpoxylon uralense* Chudajb.) на тангентальном шлифе

Из обзора литературы видно, что многочисленные авторы различно подходят к оценке тяжевых трахеид. Если же учесть, что некоторые из них связывают с этими трахеидами вопрос о происхождении древесинной паренхимы или придают им серьезное диагностическое значение, то выяснение истины становится не просто интересным, но и необходимым.

Чтобы правильно решить вопрос о природе того или иного элемента древесины, нужно последовать методу «тройного параллелизма», т. е. рассмотреть его с точки зрения данных онтогенетики, сравнительной анатомии и палеоботаники. Обратимся прежде всего к онтогенезу тяжевых трахеид, к тем изменениям в зоне камбия, которые приводят к их образованию. Известно, что основным элементом этой зоны являются веретеновидные инициали, которые, претерпевая антиклинальные (деления отщепления[7], поперечные и ложнопоперечные) и периклинальные деления, дают начало новым веретеновидным и лучевым инициалям и материнским клеткам флоэмы и ксилемы (см. Bailey, 1923; Barghoorn, 1940; Barman, 1957b; Barman and Bailey, 1956; Srivastava, 1963). Таким образом, вся масса вторичной древесины образуется за счет производных веретеновидных инициалей, и с этой точ-

[5] Интересно отметить, что в «Основах палеонтологии» (1963) те же трахеиды на той же микрофотографии обозначены как «паренхима с узелковыми поперечными стенками»; это лишний раз подчеркивает незнакомство наших исследователей с этой структурой.

[6] Худайбердыев при определении образца ссылается на ключи Грегуша (Greguss, 1955) и Тахтаджяна и Яценко-Хмелевского (Яценко-Хмелевский, 1954а), в которых будто бы есть указания на наличие смоляных ходов у Podocarpaceae. В первой работе я таких указаний не нашел, а что касается второй, то в ней на стр. 67 утверждается наличие вертикальных смоляных ходов в молодой древесине ветвей *Dacrydium,* а на стр. 95 отрицается присутствие таковых у всех членов семейства. В известной мне литературе указания на наличие смоляных ходов во вторичной древесине ногоплодниковых также отсутствуют.

[7] Делением отщепления мы совместно с Д. А. Транковским предлагаем называть тип антиклинального деления, известный как «division off the side» (Bannan, 1957b), «side division» (Hejnowicz, 1961), «radial division» (Srivastava, 1963).

ки зрения утверждение о том, что паренхима является дериватом трахеид, носит несколько идеалистический характер, оно вытекает из переоценки трахеид как основного элемента вторичной древесины хвойных (ср. с «гипнозом листа» в морфологии покрытосеменных).

Тяжевые трахеиды в своем происхождении не связаны ни с продольными трахеидами, ни с тяжевой паренхимой: все три элемента возникают из камбиальных инициалей независимо друг от друга, причем механизм образования тяжевых трахеид и тяжевой паренхимы безусловно очень сходен. Согласно работе Сриваставы (Srivastava, 1963), дифференциация паренхимных клеток у гинкго связана прежде всего с элиминируемыми веретеновидными инициалями. Он отметил, что эти инициали делятся поперечными, а иногда и наклонными перегородками на ряд члеников, все или часть которых остаются затем паренхиматозными, а оставшаяся часть приобретает окаймленные поры. Таким образом, возникает или тяж древесинной паренхимы, или смешанный тяж из паренхимы и трахеид. Ясно, что когда процесс развития вторичной оболочки с окаймленными порами охватит все клетки (что, вероятно, должно быть связано с бо́льшим количеством углеводов, идущих на построение стенки), то возникнет тяж, состоящий только из трахеид. Если учесть, что элиминируемая инициаль, прежде чем окончательно выпасть из камбиальной зоны, может претерпеть после поперечных и несколько периклинальных делений, то станет понятным расположение тяжевых трахеид радиальными сериями, расположенными на одном уровне и отмеченными Бенненом (Barman, 1957b).

Процесс образования тяжевых трахеид, на мой взгляд, свидетельствует о том, что структура эта, так же как и тяжевая паренхима, связана с нарушениями в обычной деятельности камбия, т. е. имеет травматическую природу. Как известно, веретеновидные инициали чаще всего делятся периклинально и ложнопоперечно, а их производные — обычно периклинально и реже ложнопоперечно (Barman, 1957b). При ложнопоперечных делениях перегородка всегда располагается наискось к продольной оси клетки. Собственно поперечные деления встречаются, как правило, очень редко, и в элиминируемых инициалях они не сопровождаются интрузивным ростом, так что расположение перегородки остается неизменным (Hejnowicz, 1961). Но при повреждении камбия (например, механическом) относительное количество поперечных делений возрастает, причем элиминируемые инициали обладают нередко многими перегородками (Hejnowicz, 1963a, b).

Поскольку тяж трахеид состоит из нескольких элементов, конечные перегородки которых перпендикулярны к боковым, логично допустить, что при образовании тяжа имело место повреждение камбия. Не случайно поэтому тяжевые трахеиды часто встречаются близ травматических смоляных ходов. Что же касается их «загадочного» присутствия рядом с так называемыми нормальными смоляными ходами, то следует напомнить, что травматическая природа и этих каналов была хорошо вскрыта работами Томсона и Сифтона (Thomson a. Sifton, 1925) и Беннена (Bannan, 1936).

Наличие тяжевых трахеид близ смоляных ходов указывает на то, что в данных областях усиленно шла элиминация веретеновидных инициалей, а это, в свою очередь, должно было быть связано с большей частотой ложнопоперечных делений в инициальном слое камбия, что и подтверждается данными Беннена (Bannan, 1963). Вообще говоря, элиминация веретеновидных инициалей — явление обычное для голосеменных, поскольку число образующихся в результате ложнопоперечных делений инициалей превышает потребности расширяющейся окружно-

сти камбиального кольца (см., напр., Barman, 1950; Whalley, 1950). Этот процесс оказывает огромное влияние на величину, а нередко и на ориентацию конечных стенок веретеновидных инициалей, удерживая их в определенных пределах, что не может не иметь значения для стабильности структуры вторичных тканей (Barman a. Bailey, 1956; Hejnowicz, 1961). Кроме этого, как полагает Сривастава (Srivastava, 1963), определенная скорость антиклинальных делений и потери новых инициалей может иметь большое значение в приспособлении камбия к изменениям внешней среды, увеличивая степень его пластичности. Представляется весьма вероятным, что определенные внешние причины (механическое повреждение, заморозки, нападение грибов, уколы насекомых и т. п.), вызывая нарушения в камбиальной зоне, сейчас же включают какой-то механизм, который увеличивает скорость ложнопоперечных делений, а это, в свою очередь, приводит к быстрейшему отсеву поврежденных или не слишком пластичных инициалей, так что в конце концов камбий возвращается к нормальной деятельности. Что же касается непосредственной причины увеличения числа ложнопоперечных делений, то здесь еще много неясного, и пока можно указать лишь на значение давления[8], гормонов и углеводов (Bannan, 1957a, 1962; Bannan a. Bailey, 1956), реакция на которые зависит от положения самой инициали (Bannan, 1957b). При этом степень повреждения и различная реактивная способность растений вызывают и разную степень развития травматических структур, поэтому и не всегда тяжевые трахеиды встречаются совместно со смоляными ходами и другими обычными следами травмы. Причиной же наличия этих трахеид на границе нескольких последующих колец прироста может быть повреждение камбия в результате нагревания его солнечными лучами в морозный период при условии повторения соответствующих метеорологических данных каждый год (ср. Адамович, 1960).

Результаты сравнительно-анатомического изучения показывают, что тяжевые трахеиды довольно часто встречаются у современных представителей почти всех семейств хвойных[9] и у гинкговых и не являются специфическим признаком какого-то определенного таксона. Наличие же этого элемента у ископаемых четвертичных, третичных и мезозойских хвойных не дает оснований рассматривать тяжевые трахеиды современных хвойных как реверсию, если под последней понимать появление признаков, отсутствующих у ближайших, но существовавших у очень далеких предков.

Таким образом, тяжевые трахеиды, возникающие из элиминируемых веретеновидных инициалей и располагающиеся близ мест повреждения, являются довольно обычной травматической структурой и не представляют собой реверсию, а потому и не имеют серьезного филогенетического и диагностического значения. Использование этих аномалий для обоснования теории происхождения древесинной паренхимы (Jeffrey, 1925) или в качестве диагностического признака (Kräusel, 1949) не оправдано.

Тяжевые трахеиды известны в истории науки под очень различными названиями, но наиболее точным следует признать то, которое вы-

[8] По-видимому, на морфогенез ткани оказывает влияние вообще отклонение от какой-то определенной нормы давления, а не просто его увеличение, как считает Беннен (Bannan, 1957a, 1962), так как при уменьшении давления морфогенез также нарушается (Brown, Sax, 1962).

[9] Отсутствие их у ногоплодниковых можно объяснить слабой изученностью последних.

несено в заголовок данной статьи. Впервые этот термин, по-видимому, употребили в 1934 г. Бейли и Фолл и Рикорд (Bailey a. Faull, 1934; Record, 1934) и позже его применяли очень немногие (Jane, 1956). Русскому термину «тяжевая трахеида», согласно «Многоязычному словарю терминов...» (Multilingual glossary..., 1964), соответствует английский — «srand tracheid», немецкий — «Strang-Tracheide», французский — «elément d'une file de trachéides». Употребление других терминов для обозначения этой структуры нецелесообразно. Особенно следует возразить против использования в качестве синонима названия «септированная трахеида» (англ.— «septate tracheid», нем.—«gefächerte (gekammerte) Tracheide», фр.—«trachéide cloisonnée»), под которым тяжевые трахеиды и описаны в большинстве работ (Boureau, 1956; Grambast, 1960; Jeffrey, 1917; 1925; Kräusel, 1949; Torrey, 1921, 1923 и др.). Септированная трахеида, в отличие от тяжевой, образуется в результате дифференциации не части, а всей камбиальной инициали и представляет собой длинную, сравнимую по величине и строению боковых стенок с обычными продольными трахеидами клетку, обладающую тонкими непористыми поперечными перегородками (септами). Полагают, что протопласт в этих элементах делится после образования вторичной оболочки. Чаще всего септы встречаются у узкопросветных поздних трахеид, но могут наблюдаться и у широкопросветных, как например у *Cycadinoxylon czeczotti* Zalewsk. (Zalewska, 1955) [10]. Поэтому признание только двух терминов — тяжевая трахеида (1) и септированная волокнистая трахеида (2) и сведение септированной трахеиды (3) в синоним тяжевой, как это рекомендуется Международным комитетом по номенклатуре (см. Multilingual glossary..., 1964),— кажется крайне нежелательным. Все три термина следует оставить в употреблении. Нежелательно и придание многозначности термину «септированная трахеида». Так, несколько неясно, о чем идет речь, когда Яценко-Хмелевский (1954а) пишет о перегородчатых трахеидах с септами у *Juniperus,* так как септированными трахеидами он вслед за Торри называет и тяжевые трахеиды *Telephragmoxylon* (Яценко-Хмелевский, 1954б). По всей вероятности, у можжевельника действительно имеются собственно септированные трахеиды, но поскольку перегородчатые трахеиды используются уже некоторыми авторами для обоснования определения ископаемых древесин (Гайворонский, 1961), вопрос этот нуждается в проверке, так как образование тяжевых трахеид у кипарисовых, по моим наблюдениям, также возможно.

С тяжевыми трахеидами не следует путать клетки, которые вместе с ними могут входить в состав тяжа, но отличаются от них наличием и простых, и окаймленных пор. Отмечено, что такие клетки могут сохранять свое живое содержимое после дифференциации оболочки (Лотова и Лярская, 1959; Hartig, 1901), и потому их правильно называть клетками трахеидальной паренхимы [11]. Наличие трахеидальной паренхимы характерно для древесины повреждения (см. еще Küster, 1903), и вряд ли стоит рассматривать ее как переходный от паренхимы к трахеидам элемент, как это делает В. Г. Александров (1954, стр. 184, 185), хотя она и обладает признаками обеих структур.

Структурой, очень сходной с тяжевыми трахеидами, являются клетки, составляющие трансфузионную ткань (термин введен Молем, 1871)

[10] Ссылка Залевской на работу Чемберлена (Chamberlain, 1911), в которой якобы описаны септированные трахеиды у современных цикадовых, неправомерна, поскольку Чемберлен отметил септы в клетках паренхимы, а не трахеид.

[11] Для большей точности в описаниях можно употреблять термины «тяжевая», «веретеновидная» и просто «трахеидальная паренхима» по аналогии с обычной паренхимой.

и известные также под именем гидроцитов (слишком широкое и потому не совсем удачное название, предложенное Шода, 1907) или элементов аквиксилемы (Lemoigne, 1960). Но в отличие от тяжевых трахеид они возникают из клеток первичных меристем, имеющих чаще всего паренхимную форму, или же из сходных по форме клеток раневых меристем и представляют собой продукт дифференциации всей материнской клетки, а не ее части. Поэтому вряд ли целесообразно отождествлять оба элемента между собой, как это делают, например, М. С. Бардинская и В. Е. Москалева (1960).

ЛИТЕРАТУРА

Адамович Э. И. 1960. Смоляносная система ели сибирской *(Picea obovata* Ldb.). «Лесной журн.», № 5

Александров В. Г. 1954. Анатомия растений. М.

Бардинская М. С, Москалева В. Е. 1960. Некоторые данные о структуре трахеидальных клеток в каллусной ткани *Ginkgo biloba* L. ДАН СССР, т. 135, вып. 1..

Гайворонский В. Г. 1961. Среднеолигоценовые хвойные из Западного Кавказа. ДАН СССР, т. 139, вып. 6.

Лотова Л. И., Лярская Р. П. 1959. Некоторые анатомические особенности срастания корней гималайского и атласского кедров. «Научн. докл. высшей школы», биол. науки, вып. 4.

«Основы палеонтологии». Голосеменные и покрытосеменные. Изд-во АН СССР, М.

Худайбердыев Р. 1958. Ископаемые древесины из окрестностей оз. Смолино. «Бот. журн.», т. 43, № 5.

Яценко-Хмелевский А. А. 1954а. Древесины Кавказа, т. 1. Ереван.

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

Bailey I. W. 1909. The structure of the wood in the Pineae. «Bot. Gaz.», vol. 48.

Bailey I. W. 1923. The cambium and its derivative tissues. IV. The increase in: girth of the cambium. «Amer. J. Bot.», vol. 10.

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

Bannan M. W. 1936. Vertical resin ducts in the secondary wood the Abietineae. «New Phytol.», vol. 35.

Bannan M. W. 1950. The frequency of anticlinal divisions in fusiform cambial: cells of Chamaecyparis. «Amer. J. Bot.», vol. 37.

Bannan M. W. 1957a. Girth increase in white cedar stems of irregular form. «Can. J. Bot.», vol. 35, No. 4.

Bannan M. W. 1957b. The relative frequency of the different types of anticlinal divisions in conifer cambium. «Can. J. Bot.», vol. 35, No. 6.

Bannan M. W. 1962. Cambial behavior with reference to cell length and ring width in *Pinus strobus* L. «Can. J. Bot.», vol. 40, No. 8.

Bannan M. W. 1963. Cambial behavior with reference to cell length and ring; width in Picea. «Can. J. Bot.», vol. 41, No. 6.

Bannan M. W. a. Bailey I. L. 1956. Cell size and survival in conifer cambium.. «Can. J. Bot.», vol. 34, No. 5.

Boureau E. 1952. Contribution a l'etude paleoxylologique de l'Afrique du Nord (IV): Sur un echantillon de Brachyoxylon (Telephragmoxylon) du Jurassique moyen de Tunisie, «Bull. Soc. geol. France», n° 2.

Boureau E. 1956. Anatomie vegetale, t. 2. Paris.

Brown C L, Sax K. 1962. The influence of pressure on the differentiation of secondary tissues. «Amer. J. Bot.», vol. 7.

Chamberlain C I. 1911. The adult cycad trunk. «Bot. Gaz.», vol. 52, No. 2.

Chodat R. 1907. Principes de botanique. Geneve.

Grambast L. 1960. Evolution des structures ligneuses ches les Coniferophytes.. «Mem. Soc. bot. France».

Greguss P. 1955. Identification of living Gymnosperms on the basis of xylotomy. Budapest.

Hartig R. 1901. Holzuntersuchungen. Altes und Neues. Berlin.

Hejnowicz Z. 1961. Anticlinal divisions, intrusive growth, and loss of fusiform initials in nonstoried cambium. «Acta Soc. bot. Polon.», t. 30, № 3—4 (польск.; рез. англ.).

Hejnowicz Z. 1963a. Intrusive growth, transverse and pseudotransverse divi-

sions in fusiform initials of wounded cambium of Larix europaea. «Acta Soc. bot. Po-Ion.», t. 32, № 32 (польск.; рез. англ.).

Hejnowicz Z. 1963b. Significance of intrusive growth in establishment of cambial union after transverse incision in Larix. «Acta Soc. Bot. Polon.», t. 32, № 4 (польск.; рез. англ.).

Hofmann E. 1934. Paläohistologie der Pflanze. Wien.

Holden R. 1913. Contributions to the anatomy of mesozoic Conifers. No. 1. Jurassic Coniferous woods from Yorkshire. «Ann. Bot.», vol. 17.

Jane F. M. 1956. The structure of wood. London.

Jeffrey E. C. 1917. The anatomy of woody plants. Chicago.

Jeffrey E. C 1925. The origin parenchyma in geological time. «Proc. Nat. Acad. Sci. USA», vol. 11, No. 1.

Kny L. 1884. Anatomie des Holzes von *Pinus silvestris* L. Botanischen Wandtafeln, Berlin.

Kräusel R. 1921. Paläobotanische Notizen. VI. Der Bau des Wundholzes bei fossilen und rezenten Sequoien. «Senckenberg. biol.», Bd. 3.

Kräusel R. 1949. Die fossilen Koniferen-Hölzer. II. Teil. Kritische Untersuchungen zur Diagnostik lebender und fossiler Koniferen-Hölzer. «Palaeontographica», Bd. 89.

Kuster E. 1903. Patologische Pflanzenanatomie. Jena.

Lemoigne Y. 1960. Études analytiques et comparées des structures internes des Sigillaires. Notion d'aquixyléme dans la série des végétaux fossiles et actuels. «Ann. sci. natur. Bot. et biol. veget.», 12 ser., t. 1, n° 3.

Mohl H. von 1871. Morphologische, Betrachtungen der Blatter Sciadopitys. «Bot. Ztg.», J. 29.

Multilingual glossary of terms used in wood anatomy. 1964. «Mitt. Schweiz. Anstalt forstl. Versuchswesen», Bd. 40, Nr. 1.

Nakamura Y. 1882. Uber den anatomischen Bau des Holzes des wichtigsten japanischen Coniferen. Inaug. Diss. Julius Springer. Berlin.

Ogura Y. 1944. Notes on fossil woods from Japan and Manchoukuo. «Jap. J. Bot. Tokyo», vol. 13, No. 3.

Penhallow D. P. 1907. Manual of the North American Gymnosperms. Boston..

Record S. J. 1934. Identification of the timbers of temperate North America. New York.

Record S. J. a. Hess R. W. 1943. Timbers of the New World. London.

Shimakura M. 1936. Studies on fossil woods from Japan and adjacent lands. Contribution. I. «Sci. Repts. Tohoku Univ.», ser. 2. (Geol.), vol. 18, No. 3.

Srivastava L. M. 1963. Cambium and vascular derivates of *Ginkgo biloba*. «J. Arnold Arbor.», vol. 44, No. 2.

Takamatsu M. 1929. Fossile Koniferenhölzer aus Sendai-Tertiär. I. «Sci. Repts. Tohoku Univ.», Ser. IV, vol. 4, No. 3.

Thomson R. B. 1913. On the comparative anatomy and affinities of the Araucarineae. «Phil. Trans. Roy. Soc. London», 204 B, No. 303.

Thomson R. B., Sifton H. B. 1925. Resin canals in the Canadian spruce *(Picea canadensis* (Mill.) B. S. P.). An anatomical study, especially in relation to traumatic effects and their bearing on phylogeny. «Phil. Trans. Roy. Soc. London», 214 B, No. 413.

Torrey R. E. 1921. Telephragmoxylon and the origin of wood parenchyma. «Ann. Bot.», vol. 35.

Torrey R. E. 1923. The comparative anatomy and phylogeny of the Coniferales. Part 3. Mesozoic and Tertiary coniferous woods. «Mem. Bost. Soc. Natur. Hist.», vol. 6, No. 2.

Veillet-Bartoszewska M. 1954. Sur un bois fossile du genre Brachyoxylon-Jeffrey, dans la bordure sédimentaire orientale du massif de l'Air. «Ann. Sci. Nat.», ser. 11. Bot. et biol. végét., t. 15.

Whalley B. E. 1950. Increase in girth of the cambium in *Thuja occidentalis* L. «Can. J. Res.», C, vol. 28.

Yasui K. 1917. A fossil wood of Sequoia from the Tertiary of Japan. «Ann. Bot.»,. vol.31.

Zalewska Z. 1955. Tertiary refnains of fossil wood from Turow on the Lusatian Neisse. Part III. «Acta Geol. Polon.», t. 5, No. 4 (польск.; рез. англ.).